



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Y AGRIMENSURA

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE
DOCTOR EN BIOLOGÍA DE LA
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

Azul Courtis
2024



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

TRABAJO DE TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE
DOCTOR EN BIOLOGÍA DE LA
UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

**Estructura poblacional, reproducción, comunicación y ecología
térmica del geko del taragüi (*Homonota taragui*, Phyllodactylidae,
Squamata) endémico de los afloramientos rocosos del Paraje Tres
Cerros, Corrientes, Argentina.**

POR AZUL COURTIS

Director: Dr. Rodrigo Cajade

Co-director: Dr. Federico Marangoni

2024

*A mamá y su acompañamiento infinito,
a Caro y su inmenso amor...*

Ruth Giordani Carolina Flores
 Alejandra Hernando Felipa Anto Cinthia David
 Gabi PAPÁ Mamá Nelly Yoshi Vane Villar
 Simone Santoro **¡Gracias!** José Miguel
 Fede Marangoni Ariel Matías MARITA Dionel Caro Courtis Janinna
 Nora Ibarquengoytia GLADYS HERMIDA Francesco Agustín Giordani
 José Luis Rodri Cajade Pacheco

AGRADECIMIENTOS

A pesar de que las tesis tienen un solo autor, definitivamente no las hace uno sólo. Hay muchas personas que han colaborado con tiempo y conocimiento para que hoy pueda presentar mi trabajo de muchos años. Quiero agradecer a quienes sumaron su granito de arena, a veces gigantesco, en mi formación. Espero ser lo suficientemente precisa para que, en pocas líneas dimensionen su aporte y sientan mi gratitud.

A mi mamá Nelly que no hay día que no esté al lado mío apoyando todas (y realmente son todas) mis ideas y proyectos. Mami gracias, porque todo este trabajo lo hice con mucha tranquilidad porque supe y sentí tu compañía. Esta tesis te la dedico.

A mi papá que me enseñó en pocos años a admirar y amar la naturaleza, huella que ha quedado en mí por siempre. Sé que muchas cosas mías en realidad son tuyas, en cierta manera estamos y seguimos juntos. Te quiero tanto y te extraño más.

A mi hermana Caro que hace mi vida más linda. Tu cariño es infinito, igual que mi amor por vos y Francesco. Todo tiene más sentido cuando lo comparto con ustedes. Gracias por alentarme a seguir viajando a los cerros y escribir esta tesis.

A Yoshi que sumó en estos últimos años mucho amor y compañía. Los Tres Cerros no sólo me permitieron hacer una tesis doctoral, también te conocí a vos ¡qué suerte la mía! Los días tienen más alegría y las campañas fueron más fáciles con vos y tus palabras. Gracias, pero muchas gracias por acompañarme en la escritura, sin tu ayuda no habría tenido el tiempo necesario para terminar esto.

A mis directores Fede y Rodri por darme la oportunidad de conocer un lugar hermoso, un gecko lindísimo y hacer un trabajo que nunca antes pensé que estaba a mi alcance. Gracias por la paciencia.

A Alejandra Hernando quien trabaja incansablemente por sus alumnos y los cerros, quien es infinitamente generosa, atenta y predispuesta. Gracias por estar siempre apoyándonos y por darnos amor en forma de comidas ricas.

A José Miguel, mi amigo de campañas. Fueron muchos días, caminos, comidas, cerros y vida vivida. Siempre atento a la logística de los viajes, cocinero y planillero, gracias por viajar de copiloto, así yo dormía las 5 horas hasta los cerros. Editor incansable de imágenes para cualquiera que lo necesite, esta tesis también tiene tu magia.

A mi amiga Marita por enseñar con el ejemplo a ser feliz y buena compañera. Gracias a vos los días de trabajo fueron mucho más alegres y las horas pasaron rápido con tus risas y mates. Siempre musicalizando momentos, tarea fundamental en la convivencia laboral.

A mi amigo David, hermano de la vida que sigo eligiendo después de tantos años compartidos. Es que te sigo siempre, y por vos llegué al laboratorio de Biología de los Cordados, donde empezó todo. Bueno, ahora que lo pienso y escribo, puedo decir que sos el “culpable” de este trabajo. Además de un acompañante de campo ideal.

A mi amiga Rocío, que no conoce de biología y mucho menos de mi trabajo, pero me enseñó el valor inmenso de la amistad. Otra hermana de la vida, sos incondicional amiga, y mucho de lo que soy es gracias a vos.

A mis amigos Anto y Dionel, por acompañar en el proceso y sumar experiencias inolvidables. Los viajes y las comidas son parte de la vida durante esta tesis.

A Pedro, licenciado en casi todo. Espero que entiendas la importancia de tus manos mágicas. Resolvés el trabajo de los demás con mucho esmero y dedicación. Gracias por acompañarme mensualmente a los cerros, haciendo que las horas sean más llevaderas con tus ocurrencias y particular humor. Mucho de todo esto lo hice gracias a tu gran ayuda.

A Janinna, amistad afianzada en el último tramo de la tesis. Pero ¡qué esencial fue tener tu compañía durante la escritura! envié lo que necesité para terminar esto.

A mis amigas Guada, Jessy, Anita, Ceci y Marie, por ser apoyo psicológico y oídos de catarsis durante tantos años. Amistades fundamentales para no perder la conexión a tierra.

A Gabi Olea y la profe Carolina Flores quienes me abrieron las puertas del laboratorio para que yo pueda aprender y hacer histología en la Facultad de Ciencias Veterinarias. Estaba frustrada y gracias a ustedes destrabé la “clave histológica” que me faltaba.

A Vane Villar, técnica del laboratorio de histología animal de la Facultad de Veterinaria. Sos la amistad que me dejó la tesis. Hay dos cosas tuyas que fueron fundamentales: tus manos y habilidad para la histología que me ayudaron a terminar una parte de este trabajo que no pude hacerlo sola; y tu humildad y optimismo para ver la vida a pesar de las adversidades, para entender que se puede lograr lo que te propongas. Gracias amiga por tanta risa y charla durante el trabajo.

A Ruth y Agustín Giordani, por abrirnos las puertas a los cerros. Gracias por su generosidad y aporte a la naturaleza. Nada de este trabajo habría sido posible sin su ayuda desinteresada.

A Nora Iberguengoytia por su asesoramiento y por darme la oportunidad de una pasantía en donde aprendí mucho de lo que hice en esta tesis y conocí lugares hermosos. Bióloga admirable que gratuita y desinteresadamente colaboró con mi trabajo. Me sentí afortunada de aprender con los mejores.

A Simone Santoro por ayudarme a entender y hacer los análisis de supervivencia. Es que leímos el manual y no era nada fácil ejecutarlo. Además de ser necesario para la tesis, fue parte de mi primera publicación como primera autora.

A Gladys Hermida y todas las chicas del laboratorio de histología animal de la UBA, quienes fueron las guías en mis primeros pasos por la histología. Gracias por la paciencia y dedicación.

A José Luis, Ariel y Matías, los encargados de que vaya y venga de los cerros, 900 km mensuales durante tres años ¡Qué lejos y qué fácil fue con ustedes!

A mis compañeros del laboratorio de Biología de los Cordados Alejandra, José, Marita, David, Anto, Pedro, Cami, Cinthia, Martín, Andre, Juanma y Luz, por los almuerzos compartidos y los festejos con comida rica de por medio, siempre.

Los nombro a quienes han formado parte de mi vida durante la tesis, porque todos han sido importantes en este proceso. Me siento sumamente afortunada y agradecida por la compañía que tuve y tengo.

Otra vez,

Gracias...

Azul

ÍNDICE GENERAL

AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN.....	9
ABSTRACT.....	12
 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	
1.1 Marco teórico.....	14
1.2 <i>Homonota taragui</i> , el geco del taragüi	20
2. OBJETIVO GENERAL.....	25
3. MATERIALES Y MÉTODOS	
3.1. Área de estudio.....	26
3.2. Relevamiento de campo.....	33
4. BIBLIOGRAFÍA GENERAL.....	34
 5. CAPÍTULO I DEMOGRAFÍA DEL GECO DEL TARAGÜI	
5.1. Introducción.....	48
5.2. Objetivos particulares, hipótesis y predicciones del capítulo I.....	53
5.3. <u>Estudios de ecología poblacional</u>	
5.3.1. Materiales y Métodos: toma de datos.....	55
5.3.2. Análisis estadísticos.....	62
5.3.3. Resultados.....	63
5.4. <u>Supervivencia de <i>Homonota taragui</i></u>	

5.4.1 Materiales y Métodos.....	73
5.4.2 Análisis estadísticos.....	75
5.4.3 Resultados.....	77
5.5. <u>Ecología reproductiva</u>	
5.5.1. Materiales y Métodos:	80
5.5.2. Resultados.....	81
5.6. Discusión	
5.6.1 Estudios de ecología poblacional.....	83
5.6.2 Supervivencia de <i>Homonota taragui</i>	90
5.6.3. Ecología reproductiva.....	92
Comentarios finales.....	94
5.7. Bibliografía del capítulo I.....	95
5.8. Anexos del capítulo I.....	104

6. CAPÍTULO II | ECOLOGÍA TÉRMICA

6.1. Introducción.....	123
6.2. Objetivos particulares, hipótesis y predicciones del capítulo II.....	126
6.3. Materiales y Métodos	
6.3.1 Registro de temperaturas operativas y ambientales.....	127
6.3.2 Temperatura preferida de <i>Homonota taragui</i>	133
6.3.3 Estrategia de termorregulación de la especie.....	136
6.4. Resultados	
6.4.1 Descripción de las temperaturas de <i>Homonota taragui</i>	138
6.4.2 Estrategia de termorregulación de <i>Homonota taragui</i>	141
6.5. Discusión.....	142

6.6. Bibliografía del capítulo II.....	146
 7. CAPÍTULO III COMUNICACIÓN	
7.1. Introducción.....	150
7.2. Objetivos particulares, hipótesis y predicciones del capítulo III.....	152
7.3. Materiales y métodos	
7.3.1 Vocalizaciones de <i>Homonota taragui</i>	153
7.3.2 Sacos cloacales en <i>Homonota taragui</i>	158
7.4 Resultados	
7.4.1 Vocalizaciones de <i>Homonota taragui</i>	156
7.4.2 Sacos cloacales en <i>Homonota taragui</i>	154
7.5 Discusión.....	161
7.6 Bibliografía del capítulo III.....	163
 CONCLUSIONES GENERALES.....	
CONCLUSIONES GENERALES.....	166
ÍNDICE DE FIGURAS.....	169
ÍNDICE DE TABLAS.....	173

RESUMEN

La historia de vida de una especie comprende las adaptaciones de un organismo que inciden en diversos aspectos de su biología, tales como su tamaño corporal, supervivencia, número de descendientes, edad de madurez sexual, entre otros. Estas adaptaciones responden a las presiones ambientales y la persistencia de las poblaciones, lo que establece una relación entre la evolución y la ecología en la configuración de las características de la historia de vida de una especie. El geco del taragüi (*Homonota taragui*) habita exclusivamente en el Paraje Tres Cerros (Corrientes, Argentina). Es un caso de microendemismo, ya que sus tres únicas poblaciones conocidas hasta el momento, se distribuyen de manera aislada y discreta en cada uno de los cerros de esa localidad, alcanzando una distribución geográfica de 2km². Esta especie fue descrita en el año 2013 y ha sido categorizada como en “peligro crítico” según los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Sin embargo, existe un vacío en el conocimiento de su biología, la interacción con otras especies y el entorno donde habita. Con el objetivo de aportar conocimiento de base que pueda ser considerado al momento de definir estrategias de conservación de esta frágil especie, en esta tesis se abordaron diferentes aspectos de su demografía, comunicación y ecología térmica, según los capítulos que se detallan a continuación. Se estudió la ecología poblacional, con la descripción de parámetros demográficos como ser el tamaño corporal, proporción de sexos y clases etarias, presencia de dimorfismo sexual, variación morfológica entre poblaciones y estructura de edades. Se estimaron los parámetros demográficos asociados a la edad de los individuos, y se describieron algunas características reproductivas de la especie. Además, se estimaron la supervivencia y la probabilidad de recaptura de sus individuos. Con relación al ambiente que habita, se describió la ecología térmica, determinando la temperatura selecta, y la estrategia de termorregulación de *H. taragui*. Por último, se analizaron dos tipos de comunicación en la especie: la comunicación auditiva a través de la emisión de vocalizaciones, y la presencia de estructura saculares debajo

de la cloaca con posible función secretora la cual podría estar implicada en la comunicación química. Los resultados del trabajo confirman que las poblaciones de *H. taragui* están aisladas (no se observaron individuos de una población en otra). Es un especialista en el uso del microhábitat, ya que sólo se encontraron individuos debajo de rocas apoyadas sobre rocas más grandes, conformando un sustrato roca-roca. Además, muestra una alta fidelidad a su sitio, ya que las recapturas registradas fueron en el mismo microhábitat donde fueron vistos por primera vez. Se observa un patrón en la variación temporal del registro de individuos, encontrando mayor cantidad de geckos en otoño-invierno, y decayendo notoriamente en el registro de primavera-verano. Hay mayor densidad de individuos en el cerro Chico. No hay diferencias en la proporción de sexos entre poblaciones. Presenta dimorfismo sexual en el ancho de la cabeza, en favor de los machos y hay diferencias morfológicas entre los individuos de las dos poblaciones estudiadas, encontrándose un mayor ancho de la base de la cola y mayor ancho de la cloaca en los individuos que pertenecen al cerro Nazareno. La estructura de edades es similar en ambas poblaciones, la edad de mayor registro es de 3 y 4 años. Presenta una longevidad de 7 años de edad. *H. taragui* es una especie que se reproduce en verano con al menos una puesta por año. Alcanza su madurez sexual a los 2 años en los machos, y a los 3 años en las hembras. No se encontraron diferencias en la supervivencia entre machos y hembras, pero si entre poblaciones, siendo los individuos del cerro Nazareno los que presentaron una supervivencia mayor de la especie. La probabilidad de recaptura de los individuos fue mayor en los individuos del cerro Chico, y en machos. Es una especie con marcada territorialidad, comportamiento frecuentemente observado en geckos. La temperatura preferida de la especie está por encima de la temperatura ofrecida en el entorno, es decir, la calidad térmica de los Tres Cerros es baja. Son individuos termorreguladores activos, lo que implica que necesitan mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiental. Además, presentan una alta precisión en su capacidad de termorregulación. Esto podría ser una posible ventaja frente al aumento de las temperaturas globales debido al cambio climático actual. Se analiza la vocalización conocida como “distress

call” o llamada de auxilio, las cuales son utilizadas para ahuyentar depredadores, ya que la frecuencia dominante de éstas se encuentra por encima del rango de mejor sensibilidad auditiva de los geckos. Este estudio proporciona información de gran relevancia acerca de una especie poco conocida y vulnerable que reside en una zona exclusiva de dimensiones extraordinariamente reducidas. Comprender el estado de sus poblaciones, las tendencias históricas a lo largo del tiempo, la estructura de edades, la supervivencia de sus individuos, sus características reproductivas y su interacción con el entorno térmico, permitirá desarrollar estrategias efectivas para su gestión y conservación.

ABSTRACT

The life history of a species encompasses the adaptations of an organism that impact various aspects of its biology, such as its body size, survival, the number of offspring, its age of sexual maturity, among others. These adaptations are in response to environmental pressures and population persistence, establishing a relationship between evolution and ecology in shaping the characteristics of a species' life history. The Taragüi gecko (*Homonota taragui*) exclusively inhabits the Tres Cerros locality in Corrientes, Argentina. It is a case of microendemism, as its only three known populations are distributed in an isolated and discrete manner on each of the hills in that area, with a geographical range of 2 km². This species was described in 2013 and has been categorized as "critically endangered" according to IUCN criteria. However, there is a knowledge gap regarding its biology and its interaction with other species and the environment in which it lives. With the aim of providing foundational knowledge that can be considered when defining conservation strategies for this vulnerable species, this thesis addresses various aspects of its demography, communication, and thermal ecology, as detailed in the following chapters. Population ecology was studied, including the description of demographic parameters such as body size, sex ratio, age classes, the presence of sexual dimorphism, morphological variation among populations, and age structure. Demographic parameters associated with the age of individuals were estimated, and some reproductive characteristics of the species were described. Additionally, the species' survival and the probability of recapture of its individuals were estimated. Regarding its habitat, thermal ecology was described, including the determination of the preferred temperature and thermoregulation strategy of *H. taragui*. Finally, two types of communication in the species were analyzed: auditory communication through vocalizations and the presence of sac-like structures beneath the cloaca with a potential secretory function, which could be involved in chemical communication. The results of this study confirm that populations of *H. taragui* are isolated (individuals from one population were not observed in another). It is a microhabitat

specialist, as individuals were only found beneath rocks supported by larger rocks (forming a rock-to-rock substrate). Furthermore, it shows high site fidelity, as the recorded recaptures occurred in the same microhabitat where they were initially observed. There is a temporal variation pattern in the record of individuals, with a higher number of geckos found in the autumn-winter season and a noticeable decline in the spring-summer records. There is a higher density of individuals in Cerro Chico. There are no differences in sex ratios between populations. It exhibits sexual dimorphism in head width, favoring males, and there are morphological differences between individuals from the two studied populations, with greater tail base width and cloacal width in individuals belonging to Cerro Nazareno. Age structure is similar in both populations, with the highest recorded age being 3 to 4 years. The species has a lifespan of up to 7 years. *H. taragui* reproduces in the summer with at least one clutch per year. It reaches sexual maturity at 2 years in males and 3 years in females. There are no differences in survival between males and females, but there are differences between populations, with individuals from Cerro Nazareno showing higher survival rates. The probability of recapture is higher in individuals from Cerro Chico and in males. It's a species with marked territoriality, a behavior frequently observed in geckos. The preferred temperature of the species is above the temperature available in the environment, indicating that the thermal quality of the Tres Cerros area is low. They are active thermoregulators, which means they must maintain their body temperature above the ambient temperature, and their thermoregulation precision is high. This could be a potential advantage in the face of increasing global temperatures due to current climate change. The study analyzes vocalizations known as "distress calls," which are used to deter predators since their dominant frequency is above the gecko's best sensitivity range. This study provides highly relevant information about a little-known and vulnerable species that resides in an extremely small and exclusive area. Understanding the state of its populations, historical trends over time, age structure, individual survival, reproductive characteristics, and its interaction with the thermal environment will enable the development of effective strategies for its management and conservation.

2. INTRODUCCIÓN GENERAL

2.1 MARCO TEÓRICO

La historia de vida de una especie consiste en las adaptaciones de un organismo que influyen sobre aspectos de su biología tales como el tamaño corporal, la supervivencia, el número de descendientes que produce, la edad de madurez sexual, entre otros (Molles y Tibbets, 2002). Las presiones ambientales y la permanencia de las poblaciones afectan las características de la historia de vida de una especie, es decir, la interacción entre evolución y ecología. Ahora bien, ¿por qué es importante conocer la historia de vida de una especie en particular? La información que aportan los estudios encargados de describir estas características de una especie son particularmente importante ya que permiten conocer aspectos básicos de su biología (Colli et al., 2003; Wiederhecker et al., 2003; Valdez Ridoutt, 2016). Esta información es esencial para conocer la especie y el comportamiento de sus poblaciones en el tiempo, como así también, para definir estrategias de conservación, con especial relevancia en aquellas con algún grado de vulnerabilidad (Caswell, 1983). Es por ello que los estudios de ecología poblacional tienen como objetivo de base conocer los diferentes atributos que definen la estructura de una población (Winterhalder, 1994). Por mencionar algunos: número de individuos que conforman esa población, el tamaño corporal juvenil y adulto, el patrón de crecimiento individual y poblacional, la edad en la que alcanzan la madurez sexual, la estructura de edades, proporción de sexos presente en la población, dimorfismo sexual, la supervivencia o mortalidad. La importancia de conocer estos parámetros y su dinámica radica en el entendimiento del comportamiento de las poblaciones, sus relaciones con el ambiente y sus cambios en el tiempo.

Probablemente, el tamaño corporal sea el rasgo más relevante y con mayor número de implicancias en la vida de un organismo. Es por ello que su estudio y comprensión resulta esencial para el análisis evolutivo de gran parte de las características morfológicas y fisiológicas (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Atkinson, 1994). El tamaño corporal está fuertemente correlacionado con muchos caracteres fisiológicos y de supervivencia (Blanckenhorn, 2000) y, en consecuencia, con la mayor o menor proporción de genes que se transmiten un individuo en los genes totales de la siguiente generación (la aptitud, adecuación biológica o eficacia biológica, en inglés *fitness*). Por ejemplo, individuos con un gran tamaño corporal podrían aumentar su capacidad competitiva, su éxito como depredador o disminuir su vulnerabilidad frente a rivales de gran porte. Así, su supervivencia será mayor, incluso, dejarán mayor cantidad de

descendencia. Sin embargo, el gran tamaño corporal también representa ciertas desventajas, muchos depredadores muestran preferencia por presas más grandes, individuos grandes requieren mayor cantidad de recursos y, en consecuencia, son más susceptibles a la escasez de ellos, el coste reproductivo de dejar mayor cantidad de descendencia es mayor, entre otros (Begon et al., 1986; Blanckenhorn, 2000).

En la naturaleza el crecimiento de los individuos puede ser de dos tipos: determinado o indeterminado (Hemelaar, 1988). En las especies que poseen un tipo de crecimiento determinado, los individuos dejan de crecer después de la madurez sexual. En cambio, en las especies con crecimiento indeterminado, los individuos continúan creciendo durante toda su vida. En los vertebrados ectotérmicos, es decir, peces, anfibios y reptiles el crecimiento es indeterminado, aunque una vez que alcanzan la madurez sexual, hay una fuerte disminución de la tasa de crecimiento, como consecuencia de una redistribución de la energía destinada a la reproducción. (Hemelaar, 1988; Gregory y Larsen, 1993; Sagor et al., 1998).

Si analizamos la historia de vida de una especie con su estructura poblacional, podemos observar diferentes patrones (Tinkle, 1969). Por ejemplo, una especie cuyos individuos presenten una edad de madurez sexual tardía tendrán ciclos de vida largos, las poblaciones estarán formadas por individuos longevos, los cuales invertirán mayor cantidad de energía en aumentar sus estrategias de supervivencia y, por lo tanto, su mortalidad será baja. Por el contrario, especies que posean una temprana edad de madurez sexual, tendrán ciclos de vida más cortos, las poblaciones estarán constituidas por individuos más jóvenes, los cuales invertirán mayor energía en reproducirse lo más rápido y eficaz como sea posible. Sin embargo, el costo asociado será una disminución del tamaño corporal adulto y, en consecuencia, probablemente su riesgo de mortalidad sea mayor (Tinkle, 1969; Begon et al, 1986; Vitt y Pianka, 1994; Blanckenhorn, 2000).

La reproducción es uno de los componentes principales de la historia de vida de los organismos, posibilitando la replicación de los genes y la existencia de los seres vivos (Pizzato, 2003). Aspectos importantes de la reproducción como los ciclos reproductivos, la madurez sexual, la fecundidad y el dimorfismo sexual difieren entre especies y poblaciones, debido a que pueden estar condicionados por factores abióticos, ecológicos, ambientales, filogenéticos y geográficos (Pough et al., 2001, Zhang et al., 2009). Combinando todos estos detalles, las historias de vida a menudo se describen en términos de una medida compuesta de actividad reproductiva conocida como "esfuerzo reproductivo" (Begon et al., 1986).

Los lagartos presentan diferentes patrones reproductivos, estableciéndose tres tipos generales: un patrón de reproducción continuo, que es observado generalmente en especies ovíparas que habitan zonas tropicales, presentan edad de madurez temprana, tamaño corporal pequeño y producen múltiples puestas por temporada con un número reducido de crías. Otro patrón reproductivo puede ser de tipo anual, presente en lagartos que habitan zonas templadas o subtropicales, en el cual las hembras poseen madurez sexual tardía y producen una única postura o camada por estación reproductiva (Tinkle et al., 1970). El tercer tipo es un patrón bianual o trianual de zonas desérticas de alta montaña (Hernández-Gallegos et al., 2010). Esta diferencia deja en evidencia que los factores ambientales, principalmente la temperatura, ejercen una fuerte influencia sobre el patrón de reproducción en reptiles, incluso algunos autores aseguran que son factores determinantes en la reproducción de este grupo de vertebrados (Vitt, 1992; Telemeco et al., 2010). Sin embargo, hay estudios que demuestran variaciones en las características reproductivas en individuos bajo las mismas condiciones ambientales. Actualmente, se considera que numerosos factores influyen en la biología reproductiva, como la inercia filogenética (Stearns, 1984; Dunham y Miles, 1985; Dunham et al., 1988; Vitt, 1992; Mesquita y Colli, 2010), el modo de forrajeo y la táctica de escape de depredadores (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982), el tamaño y la forma del cuerpo (Vitt, 1981; Vitt y Goldberg, 1983; Vitt et al., 1997), y el riesgo de depredación (Shine, 1985; Tinkle y Dunham, 1986; Niewiarowski y Dunham, 1998; Miles et al., 2000; Lind y Cresswell, 2005).

El efecto de la temperatura en la historia de vida de los lagartos es sumamente importante (Adolph y Porter, 1993; Kearney, 2001), debido a su capacidad de regular y mantener su temperatura corporal en rangos más o menos constantes, a partir de fuentes de calor externas. De manera que los individuos ectotermos regularán su temperatura corporal adaptando su comportamiento, exponiéndose o resguardándose del sol (Hertz et al., 1993). En lagartos la temperatura ambiental influye en los periodos de actividad y, a veces, puede conducir a una correlación negativa entre la tasa de supervivencia y la fecundidad entre las poblaciones de ambientes cálidos y fríos (Adolph y Porter, 1993).

Para termorregular las lagartijas utilizan la temperatura disponible en su hábitat, tomando posturas que permitan la ganancia o pérdida de calor, o también modifican su comportamiento adaptando las horas de actividad en sus microhábitats, según las condiciones térmicas favorables (Pianka y Vitt, 2003; Vieira, 2009). Por lo tanto, la selección de microhábitat es un componente importante de la termorregulación de ectotermos, que deben evitar el

sobrecalentamiento tanto como las temperaturas extremadamente bajas, manteniendo una temperatura corporal en la que puedan desarrollar sus actividades (Huey et al., 1989).

Teniendo en cuenta a los lagartos con hábitos nocturnos, como hay ausencia de energía solar en las horas de mayor actividad, algunos autores proponen que termorregulan durante el día en sus refugios (Kearney, 2001), o bien lo hacen a partir de cambios comportamentales (tigmotermia). El interés en el estudio de los mecanismos de termorregulación en lagartos nocturnos ha aumentado debido al limitado conocimiento sobre la variación de su temperatura corporal, junto con la preocupación por el impacto futuro del calentamiento global. Además de las condiciones de los refugios, el tamaño corporal es un factor crucial a considerar en la investigación de la ecología térmica, dado que influye directamente en la velocidad de calentamiento y enfriamiento del cuerpo (Carothers et al., 1997).

El comportamiento social de los animales depende de la utilización de canales sensoriales. El creciente interés por comprender la relación y comunicación biológica en las distintas especies, ha favorecido el actual entendimiento de la comunicación en reptiles. En el infraorden Gekkota se han realizado estudios sobre las vocalizaciones y han sido clasificadas en señales de intimidación, sonidos de estrés y advertencia (Tang et al., 2009). Algunas especies utilizan este comportamiento para atraer a las hembras, o bien llamados de peligro, de temor y liberación. Probablemente este tipo de comportamiento se relacione con los hábitos nocturnos, ya que en estas especies las señales auditivas deberían estar mejor desarrolladas y ser más apropiadas que las señales visuales (Kluge, 1987).

Por otra parte, muchas especies de gecos de distintas familias presentan un par de estructuras saculares que se encuentran inmediatamente por debajo de la cloaca, denominados “sacos cloacales”. Los sacos cloacales están presentes en ambos sexos, y frecuentemente son más grandes en los machos que en las hembras (Kluge, 1987). Hasta el momento, se desconoce la función de estas estructuras anatómicas. Algunos autores han explorado la probable función secretora de estos sacos (Rieppel, 1976), y su relación con la comunicación intraespecífica no ha sido descartada, del mismo modo como ocurre con los poros y otras estructuras similares ubicadas en inmediaciones de la cloaca o miembros posteriores de otros reptiles.

En resumen, el tamaño corporal, estructura poblacional, proporción de sexos, tipo de ciclo diario de actividad, la ecología térmica y la comunicación social de cada especie son parámetros influenciados por factores abióticos, ecológicos, ambientales y filogenéticos. Estos parámetros se verán modificados según los diversos contextos geográficos en los que se encuentran las

poblaciones. Su análisis ayudará a entender los mecanismos por los cuales emergen y cómo se mantienen estas propiedades en una población. En consecuencia, uno de los principales objetivos para biólogos evolutivos y sistemáticos, es la detección y descripción de estos patrones de variación intraespecíficos y la inferencia de los procesos que ayuden a entenderlos (Cracraft, 1989) que, en última instancia, podrían formar nuevas especies (Endler, 1977; Foster y Endler, 1999). Además, en algunas áreas, la topografía accidentada puede actuar como una barrera geográfica para el flujo de genes y promover la evolución de especies endémicas (Porembski et al., 1998; Fredericksen et al., 2003). Como ejemplo, es frecuente encontrar especies endémicas en islas geográficas conocidas como “inselbergs”. Éstos pueden ser montañas solitarias, generalmente monolíticas o grupos de montañas que se elevan abruptamente desde las llanuras circundantes (Porembski et al., 1998). En estas áreas la combinación de condiciones físicas únicas, como ser microclima y suelo, y comunidades bióticas asociadas a menudo resulta en singularidades ambientales ecológicamente similares a las “islas geográficas” (Porembski y Barthlott, 2000; Burke, 2003; Fredericksen et al., 2003). Los inselbergs proporcionan un conjunto de microhábitats disponibles para muchas especies animales, muchas de ellas endémicas. Las condiciones ambientales de los inselbergs son únicas en términos de, por ejemplo, radiación de calor de la superficie de rocas después del atardecer, temperatura (alta) durante el día, abundante disponibilidad de agua, alta humedad y varias otras características estructurales (Fredericksen et al. 2003).

Los afloramientos rocosos del Paraje Tres Cerros son ejemplos de inselbergs, actúan como verdaderas islas geográficas, separándose de la llanura que los rodea (Cajade et al., 2013a; Piñeiro et al., 2021, ver punto 5.1 para más detalles). Constituyen las únicas elevaciones de toda la provincia de Corrientes, y son objeto de estudio de un grupo de investigación interdisciplinario, con varios proyectos para estudiar su biodiversidad, como así también otros aspectos culturales y arqueológicos (Meregalli, 1998; Cajade et al., 2013a,b; Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015; Isler, 2016; Ojanguren-Afilastro et al 2017; Gervazoni, 2017; Fandiño et al., 2017; Nadal et al., 2018; Oliva y Panizza, 2019; Ellis et al., 2020; Ravenna, 2003, 2009; Argoitia et al., 2021; Piñeiro et al., 2021; Courtis et al., 2022; Piñeiro, 2022). Estos ecosistemas aislados son puntos de concentración de biodiversidad, refugios para flora y fauna amenazada y, como se mencionó anteriormente, son escenarios favorables para fenómenos de endemismos y conservación de poblaciones relictuales (Porembski et al., 1998; Porembski y Barthlott, 2000; Fredericksen et al., 2003; Cajade et al., 2013b). Las especies que habitan en estas islas geográficas, con ambientes particulares y gran variedad de microhábitats, experimentan la

evolución en aislamiento (Barthlott y Porembski, 2000; Cajade et al., 2013b). A este tipo de ecosistemas se los considera “laboratorios naturales”, y su estudio aporta conocimientos para la comprensión de los procesos ecológicos y evolutivos que afectan a la biodiversidad de los mismos (Mc Arthur y Wilson, 1967; Whittaker, 1998, Barthlott y Porembski, 2000).

En el entorno natural del Paraje Tres Cerros, se destacan tres afloramientos rocosos que contrastan con el paisaje circundante (Figura 1.1). En este lugar, se encuentra exclusivamente *Homonota taragui*, lo que representa un caso notable de microendemismo. Ninguna otra especie dentro del género presenta una distribución geográfica tan limitada como esta.



Figura 1.1: Imagen del Paraje Tres Cerros. Fotografía tomada desde la cima del cerro Nazareno, donde se observa en frente el cerro Chico y en el horizonte el cerro Capará. Alrededor de éstos, la planicie que caracteriza a la provincia de Corrientes.

1.2 *HOMONOTA TARAGUI*, EL GECO DEL TARAGÜI

El género *Homonota*, de la familia Phyllodactylidae, incluye a 14 especies de geos ovíparos e insectívoros (Ceí, 1986; 1993; Abdala, 1997), en su mayoría terrestres, de hábitos nocturnos y con la capacidad de colonizar diferentes ambientes: hábitats arenosos, hojarasca húmeda y roquedales (Kluge, 1964; Ceí, 1986; 1993). Todo el género presenta una distribución sudamericana (Figura 1.2): Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Abdala, 1997; Avila et al., 2012; Cajade et al., 2013b; Morando et al., 2014; Cacciali et al., 2017; Cacciali et al., 2018, Malleret et al., 2023), con la particularidad de incluir a las especies con la distribución más austral dentro del grupo de los Gekkotas. Algunas de sus especies presentan una amplia distribución geográfica, como son *H. darwinii*, *H. borellii*, *H. andicola* y *H. underwoodi*. Mientras que otras (*H. uruguayensis* y *H. whitii*) tienen una distribución intermedia ($> 400 \text{ km}^2$). En el caso de *H. rupicola*, *H. williamsii* y *H. xiru* están restringidas a rangos mínimos (Morando et al., 2014; Cacciali et al., 2017, Malleret et al., 2023). La especie que se estudia en esta tesis, *H. taragui*, es la especie con la distribución más pequeña conocida para este género, menos de 2 km^2 . Sin embargo, debido a la falta de estudios científicos sobre este taxón, la distribución geográfica de algunas especies del género *Homonota* (*H. fasciata*, *H. horrida*, *H. septentrionalis*, *H. marthae*) todavía es vagamente conocida (Cacciali et al., 2017).

La literatura sobre las especies de *Homonota* se ha centrado en aspectos esenciales de la ecología y la biología (*H. fasciata*; Kluge, 1964; Aun y Martori, 1994; Gómez y Acosta, 2001; Nieva Cocilio et al., 2016), el uso del refugio (*H. borelli*, *H. darwini* y *H. rupicola*; Cruz et al., 2004; Aguilar y Cruz, 2010; Cacciali et al., 2015) reproducción (*H. horrida*, *H. darwini* y *H. fasciata*; Cruz, 1994; Ibargüengoitía y Casalins, 2007; Nieva et al., 2013), comportamiento (*H. borelli*; Godoy y Pincheira-Donoso, 2009); dieta (*H. darwini* y *H. fasciata*; Kun et al., 2010; Nieva Cocilio et al., 2016), crecimiento (*H. darwini*; Piantoni et al., 2006; Kubisch et al., 2012) y filogenia (*H. uruguayensis*; Morando et al., 2014; Felappi et al., 2015; Cacciali et al., 2017; Daza et al., 2017). Sin embargo, todavía existe una falta sustancial de conocimiento con respecto a la biología y ecología de este género y, en particular, de aquellas especies con los rangos de distribución más restringidos y recientemente descritas.

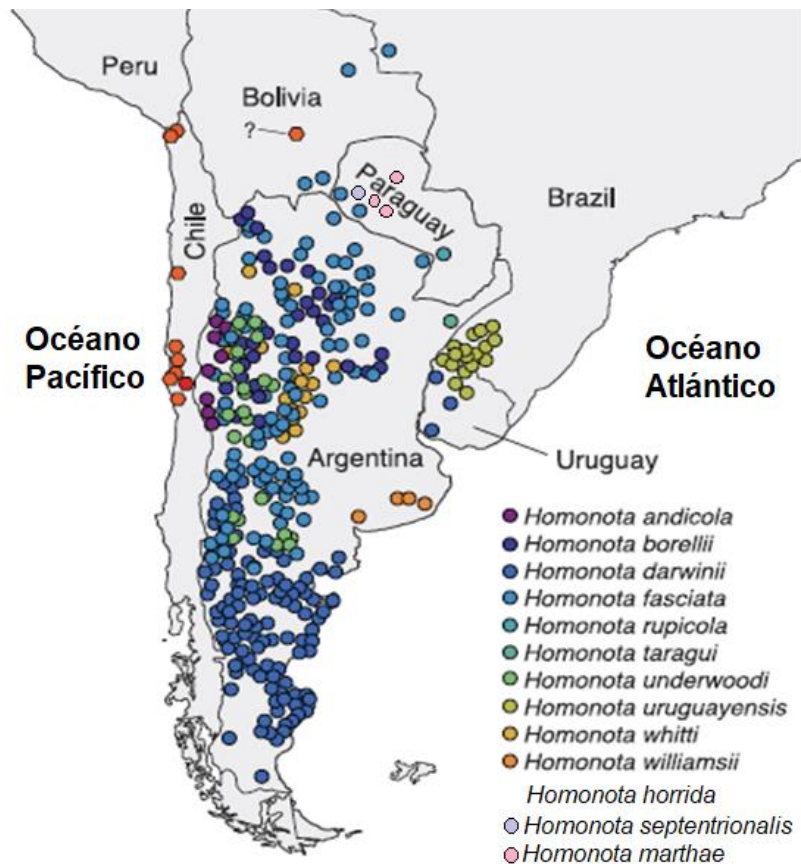


Figura 1.2: Mapa de distribución de las especies del género *Homonota*. Tomado y modificado de Dazza et al., 2017.

El geco taragüi (*Homonota taragui*, Figura 1.3) es endémico del Paraje Tres Cerros (Corrientes, Argentina) (ver punto 5.1). Sólo se conocen tres poblaciones de esta especie, y habitan en cada uno de los afloramientos rocosos de dicha localidad. Debido a su descripción reciente (Cajade et al., 2013b) y los escasos estudios realizados sobre ella, la información sobre esta especie se mantuvo escasa durante los últimos años, con la excepción de algunos aspectos sobre el uso del microhábitat (Odriozola, 2014). En dicho trabajo, se describió a esta especie como una especialista en el uso del microhábitat, encontrándose exclusivamente en sustratos conformados por roca-roca, es decir, su microhábitat se caracteriza por estar formado por grandes bloques de rocas, donde se sostienen rocas más pequeñas (Figura 1.4). Desde su descripción, las poblaciones de *H. taragui* han sido señaladas como vulnerables (Cajade et al., 2013b). La vulnerabilidad de esta especie está relacionada con su distribución geográfica extremadamente pequeña, por lo que cualquier cambio ambiental en su hábitat puede causar la

disminución irreparable de cualquiera de las tres poblaciones existentes, o incluso la extinción de todas las poblaciones conocidas (Cajade et al., 2013b). Además, el primer registro de un espécimen albino *Homonota* en *H. taragui* (Courtis et al., 2015), provocó alarmas de que la población tal vez estaba sufriendo un aumento en la depresión endogámica por la expresión de los alelos recesivos, como aquellos que se expresan en un fenotipo de albinismo, regularmente asociados a efectos deletéreos. Sin información nueva disponible, en 2016, el estado de conservación de *H. taragui* fue clasificado como "en peligro crítico" de acuerdo con los criterios de la UICN (Arzamendia et al., 2016). Afortunadamente, desde 2014, dos de los tres cerros están protegidos por la creación de un área de conservación privada: la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros, lo que garantiza la protección de dos de las tres poblaciones de *H. taragui*.



Figura 1.3: Macho adulto de *Homonota taragui*

De manera que este trabajo se enmarca en un "laboratorio natural", con ambientes pequeños y cerros que se comportan como islas geográficas, diferenciándose de la llanura que los rodea, con características tan particulares y con una especie poco conocida para la ciencia, permitiendo realizar un seguimiento detallado de sus poblaciones. Y así, obtener información valiosa que permita decidir las mejores estrategias de conservación para el geco del taragüi, como así también, conocer y entender el comportamiento de esta especie y sus poblaciones como un modelo de microendemismo.



Figura 1.4: Microhábitat de *Homonota taragui*. Espacio debajo de pequeñas rocas que se apoyan sobre grandes plataformas de rocas.

Para alcanzar el objetivo general de esta tesis doctoral, se presenta el trabajo organizado de la siguiente manera: se describe el área de estudio y los métodos generales del relevamiento de campo para la toma de los datos. Seguidamente, en cada capítulo se abordan los objetivos particulares que se han propuesto para incrementar el entendimiento de la ecología poblacional de *H. taragui*.

Durante el capítulo I, se aborda la descripción de la demografía de *H. taragui* desde tres perspectivas: estudios de ecología poblacional (punto 5.3), estudios de supervivencia de la especie y su probabilidad de recaptura (punto 5.4), y características reproductivas observadas en campo (punto 5.5).

En el capítulo II se determinan las características térmicas de la especie y del entorno en el que habita. Para ello se analizan datos de las temperaturas óptimas para el desarrollo de los individuos obtenidas en campo, y las temperaturas elegidas por la especie, datos obtenidos en ensayos en laboratorio.

En el capítulo III se abordan diferentes aspectos de la comunicación del geco del taragüi, teniendo en cuenta, por un lado, la descripción de los cantos emitidos como señal de alerta o alarma, como así también, describir la estructura de sacos ubicados por debajo de la cloaca para inferir su función, presente en todas las especies de Gekkotas.

Por último, se detallan las conclusiones obtenidas a partir de todo el trabajo antes expuesto.

2. OBJETIVO GENERAL

Con el propósito de establecer un precedente en la investigación de una especie vulnerable cuya biología aún permanece desconocida, el objetivo general de esta tesis es:

- * Estudiar la ecología poblacional, reproducción, ecología térmica y comunicación del geco del taragüi (*Homonota taragui*), aumentando los conocimientos de base que permitirán realizar proyecciones a futuro para establecer planes de manejo y conservación de esta especie amenazada.

3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El Paraje Tres Cerros se encuentra en el centro-este de la provincia de Corrientes, en el departamento de San Martín (Figura 2.1). Esta área pertenece a la ecorregión del Espinal (Burkart et al., 1999) y está situada en el distrito del Ñandubay, una de las divisiones de la provincia fitogeográfica del Espinal según la clasificación de Cabrera (1976).

El clima predominante en esta región es de tipo subtropical perhúmedo, siguiendo la categorización de Köppen (1900). Aunque no presenta una estación seca pronunciada, se observa una disminución significativa de las precipitaciones durante los meses más fríos. La precipitación promedio anual en esta zona alcanza los 1500 mm, siendo los meses de verano los que registran las mayores cantidades de lluvia. En cuanto a las temperaturas, la media anual se sitúa en 21,5°C. El mes más cálido, enero, tiene una temperatura media de 26°C, mientras que el mes más frío, julio, registra una media de 14°C. (Carnevali, 1994).

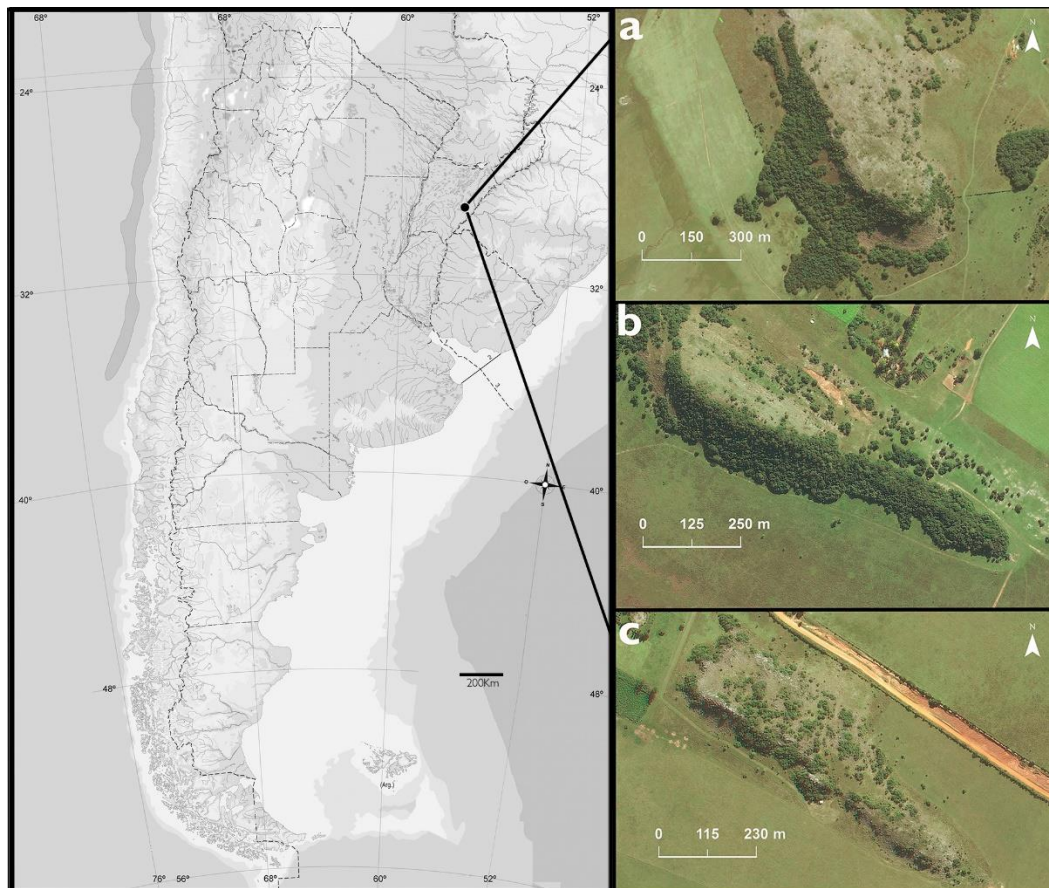


Figura 2.1: Ubicación del Paraje Tres Cerros en el centro-este de la provincia de Corrientes. A la derecha, detalle de los cerros Nazareno (a), Capará (b) y Chico (c)

El relieve del Paraje Tres Cerros se caracteriza por la presencia de tres cerros conocidos como Nazareno (Figura 2.2), Chico (Figura 2.3) y Capará. El cerro Nazareno, situado en las coordenadas $29^{\circ}0,6'26,51''\text{S}$ - $56^{\circ}55'56,90''\text{O}$, se eleva a 179 metros sobre el nivel del mar y abarca una extensión de 36 hectáreas. El cerro Chico, localizado en las coordenadas $20^{\circ}0,6'45,74''\text{S}$ - $56^{\circ}55'7,78''\text{O}$, alcanza una altitud de 148 metros sobre el nivel del mar y ocupa un área de 14 hectáreas. Por su parte, el cerro Capará, posicionado en las coordenadas $29^{\circ}0,9'14,00''\text{S}$ - $56^{\circ}51'44,5''\text{O}$, tiene una altura de 158 metros sobre el nivel del mar y cubre una superficie de 29 hectáreas (Figura 2.1). Estas elevaciones rocosas representan los puntos más altos de la provincia de Corrientes y están compuestas por rocas de areniscas cuarzosas que pertenecen a los periodos Jurásico superior y Cretácico inferior (Herbst y Santa Cruz, 1999) de la formación estratigráfica Botucatú (Aceñolaza, 2007).



Figura 2.2: Cerro Nazareno



Figura 2.3: Cerro Chico

La topografía de cada uno de los cerros se extiende longitudinalmente de este a oeste, y entre las cumbres truncadas se observan una ladera norte y una ladera sur con diferentes características paisajísticas (Figura 2.4). La ladera norte presenta una pendiente moderada, mayor exposición al sol, es más seca y está expuesta al viento norte. La vegetación se compone principalmente de arbustos y hierbas gramíneas (Figura 2.5), como *Andropogon lateralis* Nees y prados de *Paspalum notatum* Flügge, *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. y *Desmodium incanum* DC (Carnevali, 1994), creciendo entre los afloramientos rocosos y formando un mosaico de pastizales. Por otro lado, la ladera sur tiene una pendiente abrupta, formando quebradas y faldones de rocas de gran tamaño. La incidencia del sol es menor, y está protegida del viento norte, por lo que el ambiente es más húmedo. Como resultado, la vegetación está compuesta por un bosque higrófilo primario (Figura 2.6), con elementos florísticos de la selva paranaense misionera, aunque probablemente disminuido en cuanto a la riqueza de especies (Parodi, 1943). Entre las especies más destacadas se encuentran *Ruprechtia laxiflora* Meisn, *Cupania vernalis* Cambess, *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl, *Lueheadi*

varicata Mart, *Ocotea suaveolens* (Meisn.) Benth. & Hook. f. ex Hieron, *Schinus molle* L. y *Arecastrum romanzoffianum* (Cham.) Becc (Carnevali, 1994). En las llanuras que rodean los cerros, la vegetación predominante consiste en pastizales y malezales, donde se desarrollan actividades agrícolas y ganaderas como la siembra de arroz, plantaciones de pino y cría de ganado vacuno (Figura 2.7).

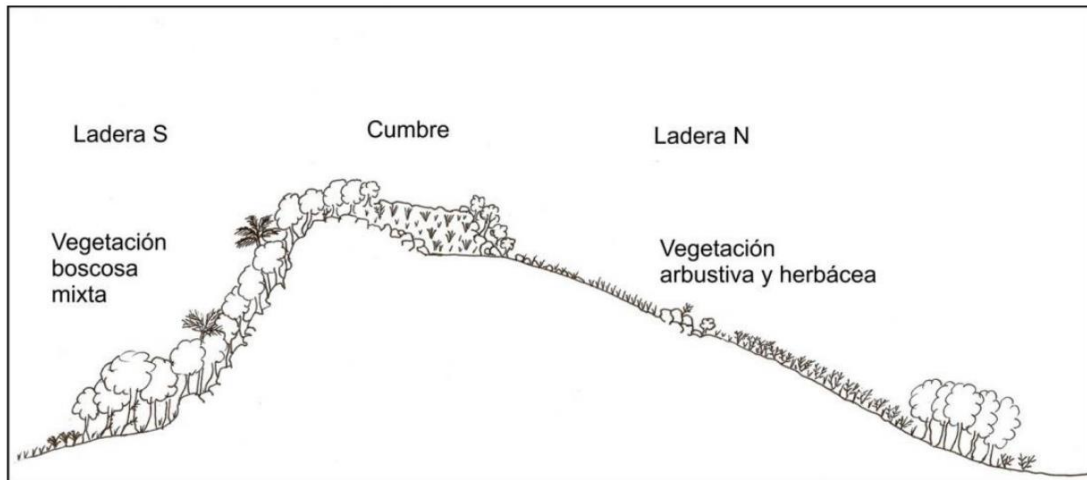


Figura 2.4: Perfil de los cerros: Ladera sur con una pendiente más pronunciada y vegetación más húmeda de bosques xerófilos. Y ladera norte con mayor exposición a vientos y sol, y vegetación más arbustiva y seca, tipo pastizal.



Figura 2.5: Pastizal rocoso de la cima del cerro Nazareno. Este tipo de paisaje también se observa en la ladera norte de ambos cerros.



Figura 2.6: Bosque higrófilo de la ladera sur del cerro Nazareno. Vegetación característica de la ladera sur de ambos cerros.



Figura 2.7: Llanura que rodea a los cerros con pastizales y actividad ganadera en la base de los cerros Chico (a) y Nazareno (b).

Desde el año 2010, el Paraje Tres Cerros ha sido objeto de diversos estudios científicos que abarcan una amplia gama de disciplinas, incluyendo ecología, botánica, zoología, cultura y arqueología (Cajade et al., 2013a, b; Odriozola, 2014; Courtis et al., 2015; Argoitia, 2016; Isler, 2016; Ojanguren-Afilastro et al., 2017; Gervazoni, 2017; Fandiño et al., 2017; Nadal et al., 2018; Oliva y Panizza, 2019; Ellis et al., 2020; Argoitia et al., 2021; Piñeiro et al., 2021; Courtis et al., 2022; Piñeiro, 2022). Además de estos estudios, se ha llevado a cabo la descripción de especies endémicas de plantas, incluyendo hierbas, lirios y cactus (Meregalli, 1998; Ravenna, 2003, 2009), así como de animales, un escorpión y un geco (Ojanguren-Afilastro et al., 2017; Cajade et al., 2013a). Todos estos estudios coinciden en la necesidad de conservar los ambientes de los cerros al ser tan particulares, y albergar flora y fauna endémica. Uno de los logros más destacados de estos estudios científicos es la descripción de la especie que constituye el enfoque central de esta tesis doctoral: *Homonota taragui* (Cajade et al., 2013a).

El conocimiento generado con estos estudios fue fundamental para la creación de un área natural protegida. Gracias al trabajo realizado entre la Fundación Amado Bonpland y Forestadora S.A. (propietarios de las tierras en donde se encuentran dos de los tres cerros: Nazareno y Chico), en septiembre de 2014 se creó la Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros (RNPPTC, figura 2.8). El principal objetivo de esta reserva es proteger la naturaleza de los cerros, la flora y la fauna asociada, como así también el patrimonio arqueológico y cultural. La RNPPTC posee una extensión total de 120 hectáreas y presenta diversos ambientes como pastizales, pastizales rocosos, bosques, bosques rocosos y tajamares. La RNPPTC ha sido reconocida por resolución del Ministerio de Turismo del Gobierno de la Provincia de Corrientes, como la primera área protegida privada en integrarse al sistema provincial de áreas protegidas que derivó consecuentemente en su incorporación al Sistema Federal de Áreas Protegidas (SIFAP, <https://sifap.gob.ar/areas-protegidas/trescerros/48>).



Figura 2.8: La Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros creada en el año 2014, protege a dos cerros: Nazareno y Chico.

3.2 RELEVAMIENTO DE CAMPO

Este estudio se realizó en los cerros Nazareno (Figura 3.2) y Chico (Figura 3.3); como se mencionó anteriormente, éstos se encuentran dentro de la RNPPTC. No se consiguieron los permisos correspondientes para el ingreso al cerro Capará. En consecuencia, se obtuvieron datos de dos de las tres poblaciones de *Homonota taragui*.

Los datos se recolectaron a través de 25 viajes realizados entre abril de 2015 y abril de 2017, con una frecuencia mensual y una duración de 5 días cada uno. Se utilizaron transectas para capturar los individuos en los potenciales microhábitats, siguiendo la metodología realizada por Odriozola (2014). Se empleó un método de muestreo uniforme para ambas poblaciones, realizando tres sesiones de muestreo por campaña y por cerro. Cada sesión tenía una duración de 2 horas y se alternaban entre dos franjas horarias: por la mañana y por la tarde. Esto resultó en un total de 300 horas-hombre empleadas para el estudio completo. Se detallará la metodología para la obtención de datos con los individuos capturados en los puntos 5.3.1 y 5.4.1.

4. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

- Abdala, V. (1997). Los geos de Argentina. Universidad Nacional de Tucumán, Serie Monográfica y Didáctica de la Facultad de Ciencias Naturales, 29, 44.
- Aceñolaza, F. G. (2007). Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia Argentina (Vol. 22). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán.
- Adolph, S. C., & Porter, W. P. (1993). Temperature, activity, and lizard life history. *The American naturalist*, 142(2): 273-95.
- Aguilar, R., & Cruz, F. B. (2010). Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology*, 44(2), 236-241.
- Argoitia, M. A., Cajade, R., Hernando, A. B., & Teta, P. (2021). Bat (Mammalia: Chiroptera) biodiversity in a subtropical inselberg ecosystem of Northeastern Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 379-390.
- Arzamendia, V., Fitzgerald, L., Giraudo, A., Kacoliris, F., Montero, R., Pelegrin, N., et al., (2016). *Homonota taragui*. In The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T56234213A56234216. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T56234213A56234216.en>. [Downloaded on 11 November 2019].
- Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size-a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.*, 25, 1-58.
- Aun, L., & Martori, R. (1994). Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología*, 8, 90-96.

- Avila, L.J., Pérez, C.H.F., Minoli, I., Morando, M. (2012). A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from the Ventania mountain range, Southeastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina. *Zootaxa*, 3431, 19-36.
- Barthlott, W., & Porembski, S. (2000). Why study inselbergs?. In *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (pp. 1-6). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications.
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The evolution of body size: what keeps organisms small? *The quarterly review of biology*, 75(4), 385-407.
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). Eco-regiones de la Argentina. Secretaria de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable. Presidencia de la Nación.
- Burke, A. (2003). Inselbergs in a changing world—global trends. *Diversity and Distributions*, 9(5), 375-383.
- Cabrera, Á. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*, 2, 1-85.
- Cacciali, P., Avila, I., Buongermini, E., & Céspedes, J. (2015). Nuevos datos relativos a la variación morfológica de *Homonota rupicola* (squamata: phyllodactylidae) y comentarios sobre su hábitat. *FACENA*, 31, 53-58.
- Cacciali, P., Morando, M., Medina, C. D., Köhler, G., Motte, M., & Avila, L. J. (2017). Taxonomic analysis of Paraguayan samples of *Homonota fasciata* Duméril & Bibron (1836) with the revalidation of *Homonota horrida* Burmeister (1861) (Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae) and the description of a new species. *PeerJ*, 5, e3523.

- Cacciali Sosa, P., Morando, M., Avila, L. J., & Köhler, G. (2018). Description of a new species of *Homonota* (Reptilia, Squamata, Phyllodactylidae) from the central region of northern Paraguay. *Zoosystematics and Evolution*. 94 (1), 147–161.
- Cajade, R., Etchepare, E. G., Falcione, C., Barrasso, A. & Álvarez, B. (2013a). A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa*, 3709(2), 162-176.
- Cajade, R., Medina, W., Salas, R., Fandiño, B., Paracampo, A., García, I., ... & Avalos, Adán. (2013b). Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica*, 16, 147-159.
- Carothers, J. H.; S. F. Fox; P. A. Marquet & F. M. Jaksic. (1997) Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Naturales*: 297-309.
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la provincia de Corrientes: cartas, escalas 1: 500.000 y 1: 1.000. 000. Corrientes, Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 324p.-. ISBN, 914426007.
- Caswell, H. (1983). Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist*, 23(1), 35-46.
- Cei, J. M. (1986). Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Torino, Italy: Museo regionale di scienze naturali.
- Cei, J. M. (1993). Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Torino) 14, 1-949.

- Colli, G. R., Mesquita, D. O., Rodrigues, P. V., & Kitayama, K. (2003). Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 37(4), 694-706.
- Courtis, A., Cajade, R., Piñeiro, J. M., Hernando, A., & Marangoni, F. (2015). First record of albinism in the Taragüi Gecko *Homonota taragui* (Squamata: Phyllodactylidae). *Herpetology Notes*, 8, 425-427.
- Courtis, A., Cajade, R., Piñeiro, J. M., Hernando, A., Santoro, S., & Marangoni, F. (2022). Population ecology of a critically endangered gecko, endemic to north-eastern of Argentina. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 94.
- Cracraft, J. (1989). Speciation and its ontology. In: Otte D, Endler, J.A. eds. Speciation and its consequences. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 28-59.
- Cruz, F. B. (1994). Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del Chaco occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8:119-125.
- Cruz, F. B., Kozykariski, M. L., Perotti, M. G., Pueta, M., & Moreno, L. (2004). Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata: Gekkonidae: *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuadernos de Herpetología*, 8:15–22.
- Daza, J. D., Gamble, T., Abdala, V., & Bauer, A. M. (2017). Cool Geckos: Does Plesiomorphy Explain Morphological Similarities between Geckos from the Southern Cone? *Journal of Herpetology*, 51(3), 330-342.
- Dunham, A. E., & Miles, D. B. (1985). Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles: the effects of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist*, 126(2), 231-257.

- Dunham, A. E. (1988). Life history patterns in squamate reptiles. *Biology of the Reptilia* 16, ecology B, defence and life history, 441-511.
- Ellis L.T.; Afonina O.M.; Czernyadjeva, I.V.; Konoreva, L.A.; Potemkin, A.D., et al. (2020). New national and regional bryophyte records. *Journal of Bryology* 42: 1-17.
- Endler, J. A. (1977). Geographic variation, speciation, and clines. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Fandiño, B., Fernández, J. M., Thomann, M. L., Cajade, R., & Hernando, A. B. (2017). Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. *Biología Tropical* 65(2): 535-550.
- Felappi, J. F., Vieira, R. C., Fagundes, N. J., & Verrastro, L. V. (2015). So far away, yet so close: strong genetic structure in *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), a species with restricted geographic distribution in the Brazilian and uruguayan pampas. *PloS one*, 10(2), e0118162.
- Foster, S. A. y J. A. Endler. (1999). Thoughts on geographic variation in behavior. Pp. 287-307 en: S. A. Foster y J. A. Endler, eds. *Geographic variation in behavior*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Fredericksen, N. J., Fredericksen, T. S., Flores, B., McDonald, E., & Rumiz, D. (2003). Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Tropical Ecology*, 44(2), 183-194.
- Gervazoni P.B. (2017). Diversidad de lepidópteros diurnos (Papilionoidea) del Cerro Nazareno (Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros) Corrientes Argentina. Unpublished Bachelor thesis. Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina, 25p

- Godoy, M., & Pincheira-Donoso, D. (2009). Multi-maternal nesting behaviour and a potential adaptive signal for its evolution in the Argentinean geckonid lizard *Homonota borelli*. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 12, 221-224.
- Gómez, P. F., & Acosta, J. C. (2001). Estructura poblacional y tasa de crecimiento individual de *Homonota Fasciata* (Squamata: Gekkonidae) en San Juan, Argentina. *Multequina*, (10).
- Gregory, P. T., & Lanzer, K. W. (1993). Geographic variation in reproductive characteristics among Canadian populations of the common garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia* 1993:946-958.
- Hemelaar, A. (1988). Age, growth and other population characteristics of *Bufo bufo* from different latitudes and altitudes. *Journal of Herpetology*, 369-388.
- Herbst, R & Santa Cruz, J.N. (1999) Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana*, 2, 1-69.
- Hernández-Gallegos, O., F. R. Méndez-De la Cruz y J. F. Méndez-Sánchez. (2010). Reproducción en reptiles: morfología, ecología y evolución. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca. 206 p.
- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Huey, R.; C. R. Peterson; S. J. Arnold & W. P. Porter (1989). Hot rocks and not-so-hot rocks: Retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70: 931-944.

- Ibargüengoytía, N. R., & Casalins, L. M. (2007). Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology*, 41(1), 72-80.
- Isler, R. D. (2016). Tras la huella del ganado en las misiones jesuítas-guaraníes. Identificación de la ruta y catalogación de los caminos y estancias de la Cruz. Tesis doctoral. Universidad de Granada.
- Kearney, M. (2001). Postural thermoregulatory behavior in the nocturnal lizards *Christinus marmoratus* and *Nephurus milii* (Gekkonidae). *Herp. Rev.* 32: 11-14.
- Kluge, A. G. (1964). A revision of the South American gekkonid lizard genus *Homonota* Gray. *American Museum Novitates* 2193:1-41.
- Kluge, A. G. (1987). Cladistic relationships in the gekkonoidea (Squamata, Sauria). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*. 54 pp
- Kubisch, E., Piantoni, C., Williams, J., Scolaro, A., Navas, C. A., & Ibargüengoytía, N. R. (2012). Do higher temperatures increase growth in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed at temporal and geographic scales. *Journal of Herpetology*, 46(4), 587-595.
- Kun, M. E., Piantoni, C., Krenz, J. D., & Ibargüengoytía, N. R. (2010). Dietary analysis of *Homonota darwini* (Squamata: Gekkonidae) in Northern Patagonia. *Current Zoology*, 56: 406-410.
- Lind, J., & Cresswell, W. (2005). Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16(5), 945-956.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography Princeton Univ. Press, Princeton, 467.

- Malleret, M. M., Pisetta, N. F., Fagundes, N. J., & Verrastro, L. V. (2023). A new species of *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae) from the Uruguayan Savanna. *Zoologica Scripta*.
- Meregalli, M. (1998). *Gymnocalycium angelae* spec. nov., eine neue Art aus Argentinien. *Kakteen und andere Sukkulente*, 49, 283-290.
- Mesquita, D. O., & Colli, G. R. (2010). Life history patterns in South American tropical lizards. *Reproducción en reptiles: morfología, ecología y evolución*, 45-71.
- Miles, D. B., Sinervo, B., & Frankino, W. A. (2000). Reproductive burden, locomotor performance, and the cost of reproduction in free ranging lizards. *Evolution*, 54(4), 1386-1395.
- Molles, M. C., & Tibbets, T. (2002). *Ecology: Concepts and Applications, McGraw Hill*. New York, NY.
- Morando, M., Medina, C. D., Ávila, L. J., Pérez, C. H., Buxton, A. & Sites, J. W. (2014). Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zoologica Scripta*, 43(3), 249-260.
- Nadal, M. F., Achitte-Schmutzler, H. C., Zanone, I., Gonzalez, P. Y., & Avalos, G. (2018). Diversidad estacional de arañas en una reserva natural del Espinal en Corrientes, Argentina. *Caldasia*, 40(1), 129-143.
- Nieva, R. A., Blanco, G. M., Acosta, J. C., & Olmedo, M. (2013). Reproducción y dimorfismo sexual en una población de *Homonota fasciata* (Squamata: Phyllodactylidae) del monte de San Juan, Argentina. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(4), 1266-1272.
- Nieva Cocilio, R. A. N., Blanco, G. M., & Acosta, J. C. (2016). Effects of season, sex and age on the diet of *Homonota fasciata* (Squamata, Phyllodactylidae) from Monte region of Argentina. *Iheringia. Série Zoologia*, 106.

- 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(4), 1236-1241.
- Odriozola, M. (2014). Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de cuatro especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Ojanguren-Affilastro, A. A., Adilardi, R. S., Cajade, R., Ramirez, M. J., Ceccarelli, F. S., & Mola, L. M. (2017). Multiple approaches to understanding the taxonomic status of an enigmatic new scorpion species of the genus *Tityus* (Buthidae) from the biogeographic island of Paraje Tres Cerros (Argentina). *PloS one*, 12(7), e0181337.
- Oliva, F. W. P., & Panizza, M. C. (2019). Visibilidad y paisaje en el sector centro-oriental de la Provincia de Corrientes. *Anuario de Arqueología*, Rosario (2019), 11:77-90
- Parodi, L. R. (1943). La vegetación del departamento San Martín en Corrientes, Argentina. *Darwiniana*, 6, 127-178.
- Pianka, E. R., & Vitt, L. J. (2003). *Lizards: windows to the evolution of diversity* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Piantoni, C., Ibargüengoytía, N. R., & Cussac, V. E. (2006). Growth and age of the southernmost distributed gecko of the world (*Homonota darwini*) studied by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia*, 27(3), 393-400.}
- Piñeiro, J. M., Cajade, R., Hernando, A. B., Courtis, A., Ingaramo, M. R., & Marangoni, F. (2021). The isolated rocky outcrops of northeastern Argentina and their role on the herpetofauna conservation. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93.

- Piñeiro, J.M. (2022). Ampliando la interpretación funcional de los ecosistemas de inselbergs: una perspectiva desarrollada a partir del estudio multifocal de los anfibios y reptiles del Paraje Tres Cerros. [Tesis doctotal no publicada]. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste.
- Pizzato, L. (2003) Reproducao de *Liophismiliaris* (Serpentes:Colubridae) no Brasil: influencia histórica e variações geográficas. Tesis Doctoral, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 92 pp.
- Peters, P. (1983). Ecological Implication of Body Size. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 331 p.
- Porembski, S., & Barthlott, W. (2012). Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions (Vol. 146). Springer Science & Business Media.
- Porembski, S., Martinelli, G., Ohlemüller, R., & Barthlott, W. (1998). Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. Diversity and distributions, 4(3), 107-119.
- Pough F.H., Andrews, R.M., Cadle J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. (2001). Herpetology. 2nd ed., New Jersey, Prentice Hall.
- Ravenna, P. (2003). Decisive proof on the validity of *Amaryllis* over *Hippeastrum* as mainly a South American genus, including new species and new records of Amaryllidaceae from Argentina, Brazil, and Paraguay. *Onira*, 9, 9-22.
- Ravenna, P. (2009). A survey in the genus *Cypella* and its allies (Iridaceae). *Onira*, 12(1), 1-11.
- Rieppel, O. (1976). On the presence and function of post-cloacal bones in the Lacertilia. *Monitore Zoologico Italiano-Italian Journal of Zoology*, 10(1), 7-13.

- Sagor, E. S., Ouellet, M., Barten, E., & Green, D. M. (1998). Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Journal of Herpetology*, 469-474.
- Schmidt-Nielsen, K., & Knut, S. N. (1984). *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shine, R. (1985). The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. *Biology of the Reptilia*, 15(8), 605-694.
- Stearns, S. C. (1984). The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *The American Naturalist*, 123(1), 56-72.
- Tang, Y. Z., Zhuang, L. Z., & Wang, Z. W. (2009). Advertisement calls and their relation to reproductive cycles in *Gekko gecko* (Reptilia, Lacertilia).
- Telemeco, R. S., Radder, R. S., Baird, T. A., & Shine, R. (2010). Thermal effects on reptile reproduction: adaptation and phenotypic plasticity in a montane lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100(3), 642-655.
- Tinkle, D. W. (1969). The concept of reproductive effort and its relation to the evolution of life histories of lizards. *The American Naturalist*, 103(933), 501-516.
- Tinkle, D. W., & Dunham, A. E. (1986). Comparative life histories of two syntopic sceloporine lizards. *Copeia*, 1-18.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tilley, S.G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Valdez Ridoutt, F. J. (2016). Dinámica y estructura poblacional de *Phyllodactylus sentosus* Dixon & Huey, 1970, en la Huaca Pucllana-Lima, Perú.

- Vieira, R. C. (2009). Ritmo de atividade e dinâmica populacional de *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) (Sauria, Tropiduridae) no Rio Grande do Sul, Brasil. Bachelor Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brazil.
- Vitt, L. J. (1981). Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist*, 117(4), 506-514.
- Vitt, L. J. (1992). Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation. *Reproductive biology of South American vertebrates*, 135-149.
- Vitt, L. J., & Congdon, J. D. (1978). Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *The American Naturalist*, 112(985), 595-608.
- Vitt, L. J., & Goldberg, S. R. (1983). Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia*, 131-141.
- Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (1994). Lizard Ecology. *Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Vitt, L. J., & Price, H. J. (1982). Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, 237-255.
- 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. *canadian Journal of zoology*, 75(11), 1876-1882.
- Whittaker, R.J. (1998) Island biogeography: ecology, evolution and conservation, p. 285. Oxford University Press, Oxford.

Wiederhecker, H. C., Pinto, A. C., Paiva, M. S., & Colli, G. R. (2003). The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 2(1), 09-19.

Winterhalder, B. (1994). Concepts in historical ecology: The view from evolutionary ecology.

Zhang, Y. P., Du, W. G., & Zhu, L. J. (2009). Differences in body size and female reproductive traits between two sympatric geckos, *Gekko japonicus* and *Gekko hokouensis*. *Folia Zoologica*, 58(1), 113.

CAPÍTULO I

DEMOGRAFÍA DEL GECO DEL TARAGÜI



5. CAPÍTULO I | DEMOGRAFÍA DEL GECO DEL TARAGÜI

5.1 INTRODUCCIÓN

Los estudios de ecología poblacional sobre la estructura y la dinámica de las poblaciones biológicas proporcionan información esencial y valiosa sobre las especies objeto de estudio (Hutchinson, 1978). Una de las aplicaciones que tiene este tipo de información está relacionada con las políticas de conservación, las cuales serán efectivas y podrán planificarse sólo después de una comprensión clara de los procesos ecológicos y la evaluación de los parámetros demográficos subyacentes a la dinámica de la población de una especie (Roberts et al., 2016). Una prueba de ello es el uso cada vez más frecuente de la información sobre los parámetros poblacionales de las especies en las evaluaciones de conservación realizadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés) para la elaboración de las listas rojas de especies amenazadas. En consecuencia, la estimación cuantitativa de las tasas vitales de la población es especialmente relevante para las especies amenazadas. En relación a esto, las especies endémicas y su grado de endemismo son considerados en las evaluaciones ya que sus parámetros poblacionales se hallan intrínsecamente ligados a la superficie de hábitat que ocupan y, por lo tanto, son por naturaleza especies susceptibles a los cambios ambientales (Malcolm et al., 2006).

Es fundamental conocer las tasas de crecimiento de juveniles hasta la madurez del individuo, la edad de maduración, longevidad, el tiempo de vida reproductivo entre la edad de madurez y la longevidad, y la estructura de edades para comprender los parámetros demográficos poblacionales desde una perspectiva ecológica (Hasumi, 2010). Además, el tamaño corporal adulto de un individuo es una característica fundamental que se relaciona con su fisiología, comportamiento, morfología y ecología (White et al., 2007). De hecho, se ha demostrado que el tamaño corporal está estrechamente relacionado con la aptitud física de un animal, ya que afecta la longevidad, la fecundidad, la tasa metabólica y la tolerancia al estrés ambiental (Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984).

Numerosos estudios han demostrado que un tamaño corporal mayor puede conferir ventajas en términos de eficacia biológica (Ferguson y Fox, 1984; Shine, 1988; Prado et al., 2000; Camargo et al., 2005). Sin embargo, también se ha sugerido que poseer un tamaño grande puede tener costos importantes, como los costos de viabilidad en juveniles debido a un desarrollo largo y/o un crecimiento rápido, los costos de viabilidad en juveniles y adultos debido a depredación, parasitismo o inanición debido a la agilidad reducida, detectabilidad aumentada, mayores

requerimientos de energía, estrés térmico y/o costos intrínsecos de la reproducción, y la disminución del éxito reproductivo en machos y hembras grandes debido a la reproducción tardía y los altos requerimientos energéticos (Blanckenhorn, 2000). Por otro lado, un tamaño corporal pequeño también puede tener ventajas ecológicas, como el aumento de la superficie del hábitat y la disponibilidad de alimentos, lo que lleva a un aumento de la densidad poblacional (Clarke, 1996).

El tamaño corporal puede revelar la presencia de dimorfismo sexual o SSD (por sus siglas en inglés: sexual size dimorphism), que se refiere a las diferencias corporales entre machos y hembras de la misma especie. En las lagartijas, el dimorfismo sexual es común y a menudo se manifiesta en el tamaño de la cabeza, que tiende a ser mayor en los machos (Anderson, 1994). Estas diferencias de tamaño y forma entre sexos, se deben a variaciones en las tasas de crecimiento, desarrollo y mortalidad. Por lo tanto, los datos de historia de vida son esenciales para interpretar el dimorfismo sexual (Seglie et al., 2010). Comprender los mecanismos que determinan estas diferencias corporales no solo es importante para entender la evolución y ecología de las especies, sino también para implementar estrategias efectivas de conservación.

Verwaijen et al. (2002) sugieren que existen tres presiones de selección que explican la presencia de dimorfismo sexual en una especie: (1) ventaja en encuentros agresivos por conseguir pareja, (2) divergencia en la dieta, y (3) éxito en el apareamiento. La primera presión de selección sugiere que los machos con cabezas más grandes tienen ventaja en encuentros agresivos por conseguir pareja, lo que les permite ganar las batallas (Anderson y Vitt, 1990). La segunda hipótesis sugiere que los machos con cabezas y mandíbulas de mayor tamaño pueden alimentarse de presas más grandes y rígidas, evitando la competencia intraespecífica con las hembras por los recursos (Schoener, 1968; Stamps, 1977; Preest, 1994; Verwaijen et al., 2002). Por último, la tercera hipótesis sugiere que los machos más grandes, con cabezas más grandes o con ambos atributos, tienen más éxito en el apareamiento debido a que poseen más fuerza en el comportamiento copulador de morder y sujetar a la hembra, y consecuentemente, asegurar la fertilización (Herrel et al., 1996).

Se ha descrito la presencia de dimorfismo sexual en varias especies del género *Homonota*: *H. horrida* (Cruz et al., 1994); en *H. darwini*, (Ibargüengoytía y Casalins, 2007); en *H. fasciata* (Nieva et al., 2013) y en *H. andicola* (Fernández Reinoso et al., 2021).

La edad de los individuos de una población es una característica primordial que desempeña un papel fundamental en la comprensión de los parámetros demográficos de las

especies (Jones et al., 2008). Su relación con la tasa de natalidad, la mortalidad, el crecimiento poblacional y la estructura etaria permite una comprensión más profunda de las dinámicas demográficas. Una de las técnicas más utilizadas para estimar la edad de los individuos y las tasas de crecimiento es la esqueletocronología, la cual se basa en las marcas de crecimiento cíclico y anular de huesos que puede visualizarse en cortes transversales de los mismos (Castanet, 1982; Castanet y Smirina, 1990). Consiste en el conteo de las líneas que se marcan cuando el crecimiento se ralentiza o detiene por completo (LAG, por sus siglas en inglés: lines of arrested growth) en las secciones transversales de las falanges obtenidas mediante el corte de los dedos (Castanet y Smirina, 1990). Estos LAG, comunes en lagartos, suelen ser evidentes en especies estacionales y reflejan cambios en el clima, los recursos dietéticos o ambos (Jones et al., 2008). Cuando se combinan los datos aportados por la esqueletocronología junto con otras variables, se puede obtener información valiosa acerca de la edad de madurez sexual, longevidad y las tasas de crecimiento específica por edad (Castanet y Baez, 1991; Gutiérrez, 2009). La esqueletocronología es una de las herramientas más utilizadas para determinar la edad en anfibios y reptiles, proporcionando una estimación de la edad a través de medios no letales (Castanet y Smirina, 1990; Eden et al., 2007, Sinch et al., 2015).

En el género *Homonota*, se han realizado pocas estimaciones de edad, siendo *H. darwini* la especie en la que se han llevado a cabo la totalidad de los estudios. En esta especie observaron que la edad de madurez sexual oscila entre los 3 y 4 años, siendo mayor en poblaciones que habitan en climas más fríos (Kubich et al., 2012) y la longevidad es de 9 años en individuos de esta especie. Sin embargo, en otras poblaciones determinaron una longevidad de 17 años (Piantoni et al., 2006). En cuanto a otras especies del género, no hay estudios de este tipo, por lo que la edad de los geocos del género *Homonota* sigue siendo poco conocida.

En la mayoría de los estudios en los que se empleó la técnica de esqueletocronología, las falanges son utilizadas para llevar a cabo determinación de la edad, lo cual, a su vez, posibilita el desarrollo de otra herramienta en el estudio de las poblaciones: la aplicación de marcas permanentes en los individuos. Y partir de esto, realizar estudios de marca-recaptura.

Los métodos de marca-recaptura son técnicas de muestreo estadístico que resultan útiles para estimar diversos aspectos de una población, como las tasas de natalidad, mortalidad, inmigración o emigración (Seber, 1982; Pollock et al., 1990). Esta técnica es especialmente valiosa para el estudio de poblaciones cuyo tamaño es muy grande, lo que impide realizar un censo completo, o aquellas en las que existe un elevado desplazamiento de sus individuos.

Los individuos recapturados y las capturas de individuos no marcados proporcionan un conjunto de estadísticas a partir de las cuales, bajo ciertas suposiciones, se pueden deducir los parámetros de la población (Pradel et al., 1997). Estos parámetros ofrecen información sobre el reemplazo de individuos de una población y su crecimiento, lo que es esencial para comprender el comportamiento y los cambios de una población a lo largo del tiempo, es decir, su dinámica poblacional.

Los lagartos y los geos en general son animales con una gran diversidad de estrategias reproductivas que se adaptan a las condiciones ambientales y climáticas de su hábitat natural. (Fitch, 1980). Hay evidencias que demuestran que la estrategia reproductiva de las especies de lagartos está determinada por las condiciones climáticas y ambientales del lugar donde habitan (Tinkle et al., 1970). Entre los factores ambientales que influyen en la reproducción de los lagartos, se incluyen la temperatura, la humedad y la cantidad de luz solar que reciben (Ibargüengoytía, 2008). De manera similar, se ha demostrado que las precipitaciones y el fotoperiodo también tienen un papel importante en la regulación de los eventos reproductivos en lagartos (Hernández-Gallegos et al., 2002). Además, se comprobó que los factores ambientales pueden influir en diferentes eventos reproductivos, como la gametogénesis, la copulación, la gestación, la puesta de huevos y la eclosión (Ibargüengoytía, 2008). Aunque el tamaño de la puesta es una característica conservada filogenéticamente en los geos (Vitt, 1986). La mayoría de las especies producen solo uno o dos huevos a la vez, lo que representa un número relativamente pequeño en comparación con la mayoría de las otras familias de lagartos (Mesquita et al., 2016a). Esta estrategia reproductiva puede ser una ventaja adaptativa en ambientes con recursos limitados, ya que permite a los geos optimizar la inversión en su progenie (i.e., mayor cuidado parental y alimentación) y aumentar la supervivencia de las crías (Mesquita et al., 2016b).

Diversos estudios se han realizado sobre el ciclo reproductivo de diferentes especies del género *Homonota*: en *H. horrida* (Cruz, 1994; Stazzonelli Sadir et al., 2018); en *H. darwini* (Ibargüengoytía y Casalins, 2007); en *H. fasciata* (Nieva et al., 2013) y en *H. andicola* (Fernández Reinoso et al., 2021). El comportamiento particular de puestas comunales, es decir, que varias hembras colocan sus huevos en el mismo lugar, se ha observado en *H. borelli* (Godoy y Pincheira-Donoso, 2009) y en *H. uruguayensis* (Vieira et al., 2020). Este comportamiento representa una expresión notable del cuidado parental prenatal en reptiles.

En resumen, el estudio de la biología y ecología de *H. taragui* es crucial para entender no solo los aspectos fundamentales de su biología, sino también para comprender la dinámica

poblacional y los procesos evolutivos que afectan a esta especie vulnerable. Los objetivos propuestos para este capítulo permitirán obtener información valiosa sobre su tamaño corporal, la presencia de variación morfológica entre machos y hembras o entre individuos de las diferentes poblaciones, estructura de edades de sus poblaciones, la supervivencia de la especie y el uso del hábitat, así como también sobre las características reproductivas.

La información que aporta este estudio permitiría una mejor comprensión de la biología y ecología de esta especie en peligro crítico (según la IUCN), lo que podría ser utilizado para informar y guiar estrategias de conservación y manejo en el futuro. Por lo tanto, este estudio no solo tiene implicancias científicas, sino que también puede ser determinante para el desarrollo de estrategias de conservación de esta especie y su hábitat.

5.2 OBJETIVOS PARTICULARES DEL CAPÍTULO I

Con el propósito de desarrollar el capítulo I, demografía del geco del taragüi, se han establecido los siguientes objetivos específicos:

- a) Describir el tamaño corporal adulto y patrón de crecimiento de *Homota taragui*.
- b) Evaluar la presencia de dimorfismo sexual y sus posibles fuentes causales.
- c) Determinar la estructura de edades de las poblaciones, y estimar los parámetros demográficos de edad de madurez sexual, edad media de las poblaciones y longevidad.
- d) Estimar el tamaño poblacional, la tasa de supervivencia y de recaptura.
- e) Estimar el rango espacial de actividad “home range”, el área núcleo, la fidelidad a los sitios de refugio y el uso de hábitat de la especie.
- f) Analizar las implicaciones de la variación del tamaño corporal sobre características de la historia de vida tales como fecundidad, tamaño de huevo y esfuerzo reproductivo.
- g) Estimar el período reproductivo, número individual de oviposuras por periodo reproductivo, número de huevos en cada oviposura y presencia/ausencia de oviposuras comunales.
- h) Establecer el patrón reproductivo y el sistema de apareamiento de *H. taragui*.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES DEL CAPÍTULO I

Con relación a los objetivos “a”, “b” y “f”

Hipótesis 1: Características corporales y patrón de crecimiento

“El tamaño corporal adulto y el patrón de crecimiento de *H. taragui* presentan diferencias entre sexos y están relacionados con características de la historia de vida como fecundidad y esfuerzo reproductivo”.

Predicciones:

- Las hembras de *H. taragui* serán significativamente más grandes que los machos, debido a la necesidad de almacenar más recursos para la producción de huevos y el éxito reproductivo.
- Los machos mostrarán un crecimiento más rápido en etapas tempranas de la vida, estabilizándose al alcanzar la madurez sexual. Mientras que las hembras tendrán un crecimiento más constante a lo largo de su vida, alcanzando un tamaño mayor antes de la madurez sexual.
- Las hembras más grandes producirán más huevos por oviposura.

Con relación al objetivo “c” y “d”.

Hipótesis 2: Estructura de edad y parámetros demográficos

“La estructura de edades de las poblaciones de *H. taragui* muestran una proporción equilibrada de individuos jóvenes y adultos, con una tasa de supervivencia relativamente alta en todas las etapas de vida debido a su baja fecundidad”.

Predicción:

- Se encontrará una proporción equilibrada de individuos juveniles y adultos en sus poblaciones
- La tasa de supervivencia de la especie no varía significativamente entre juveniles y adultos.

Con relación al objetivo “e”

Hipótesis 3: Uso del espacio y hábitat

“*H. taragui* tiene un rango espacial de actividad ("home range") definido y muestra alta fidelidad a los sitios de refugio”.

Predicciones:

- El rango espacial de actividad de *H. taragui* estará definido por un polígono claramente delimitado, influenciado por la presencia de microhábitats específicos compuestos por sustratos rocosos cercanos.
- Se observará una alta fidelidad de los individuos de esta especie a los sitios donde fueron capturados previamente, evidenciando su tendencia a permanecer en áreas cercanas durante sucesivos muestreos.

Con relación al objetivo “g” y “h”

Hipótesis 4: Reproducción y sistema de apareamiento

“El período reproductivo de *H. taragui* está sincronizado con condiciones ambientales favorables, y la especie presenta un sistema de apareamiento polígamo”.

Predicciones:

- Las oviposuras serán más frecuentes durante estaciones húmedas o cálidas.
- Durante la temporada de apareamiento, los machos de *H. taragui* se aparearán con múltiples hembras.

5.3 ESTUDIOS DE ECOLOGÍA POBLACIONAL

5.3.1 MATERIALES Y MÉTODOS: TOMA DE DATOS

Para la obtención de los datos demográficos, se siguió la metodología detallada en el punto 4.2 (relevamiento de campo). La búsqueda activa en los potenciales microhábitats de los roquedales de las laderas y las cimas de ambos cerros permitió la captura manual de los individuos (Figura 3.1). Para ello, se examinaron cuidadosamente las rocas de tamaño pequeño a mediano que estaban apoyadas sobre otras rocas más grandes y sobre grandes plataformas de rocas. Se procedió a levantarlas y voltearlas con el fin de encontrar a *Homonota taragui* en su refugio. Posteriormente, se colocaron las rocas en su posición original para preservar estos microhábitats sin alterarlos. Inicialmente, en los primeros cuatro muestreos realizados, todas las rocas con tamaños y formas similares eran levantadas, independientemente del sustrato en el que se encontraran. Sin embargo, nunca se encontró a *H. taragui* en refugios con tierra debajo; los encuentros siempre se dieron en aquellas rocas apoyadas sobre otras de mayor tamaño. Estudios previos también confirman estas observaciones (Odriozola, 2014). Por lo tanto, se decidió realizar la búsqueda de los muestreos posteriores en estos microhábitats específicos mencionados anteriormente. Una vez que los individuos fueron capturados, se realizaron las siguientes mediciones: utilizando una balanza electrónica MH-200g/0,01g, se registró el peso corporal en gramos (Figura 3.2); con un calibre digital tipo Vernier 0,1 mm, se registraron las siguientes variables morfológicas (Figura 3.3):

- LT: longitud total, desde la punta del hocico hasta el extremo final de la cola;
- LHC: longitud hocico-cloaca, desde la punta del hocico hasta la cloaca;
- AnCo: ancho máximo de la cloaca;
- AnBC: ancho máximo de la base de la cola;
- AnCa: ancho de la cabeza, a nivel de la región temporal;
- LCa: longitud de la cabeza, la distancia entre el borde anterior del meato auditivo y la punta del hocico;
- AlCa: altura máxima de la cabeza, a nivel del área parietal;
- DM: distancia entre miembros, desde el borde posterior de la inserción de la extremidad anterior hasta el borde anterior de la inserción de la extremidad posterior;
- LH: longitud del húmero;
- LF: longitud del fémur.



Figura 3.1: Búsqueda activa por los roquedales del cerro Chico, donde se encuentra el microhábitat de *Homonota taragui*



Figura 3.2: Registro del peso de un adulto de *Homonota taragui*.

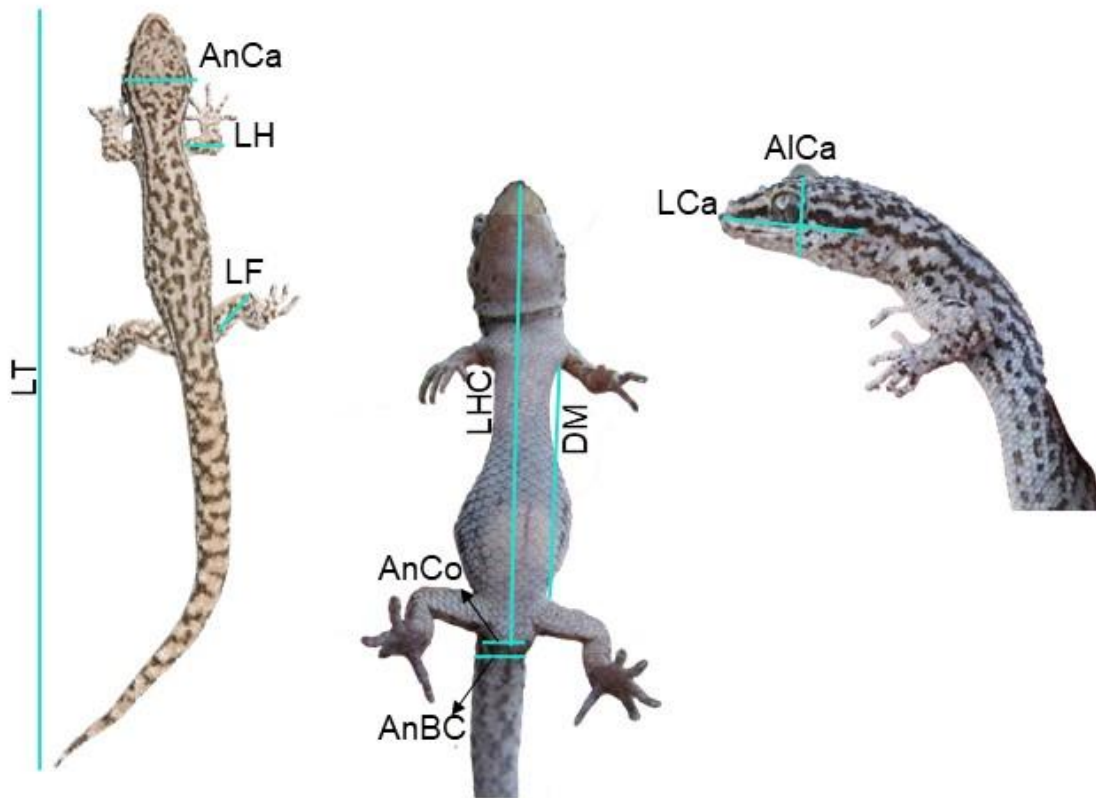


Figura 3.3: Variables morfológicas medidas en cada uno de los individuos de *Homontia taragui* capturados: Longitud total (LT), longitud hocico-cloaca (LHC), ancho de la cloaca (AnCo), ancho de la base de la cola (AnBC), ancho de la cabeza (AnCa), longitud de la cabeza (LCa), alto de la cabeza (AlCa), distancia entre miembros (DM), longitud del húmero (LH) y longitud del fémur (LF)

Se determinó el sexo de cada uno de los especímenes capturados evaluando visualmente la presencia (machos) o ausencia (hembras) de los hemipenes. La ausencia de una protuberancia en la cloaca (hemipenes) fue la referencia para asignar el sexo a las hembras, el cual se corroboró adicionalmente en algunos casos, por la presencia de huevos mediante inspección visual y palpación durante el período reproductivo (hembras grávidas, Figura 3.4a). A su vez, la presencia de una protuberancia en la cloaca de *H. taragui* fue atribuible a la presencia de hemipenes (Figura 3.4b) a través de su eversión durante el examen de los especímenes recolectados.

Los individuos con $LHC < 30$ mm se clasificaron como juveniles en base las evidencias de los tamaños de los juveniles encontrados en otras especies del género *Homonota* (en promedio

27,5 mm), además, no se observó evidencia morfológica para determinar el sexo (protuberancia en la cloaca o huevo oviductal). Al momento de manipular los individuos, se registraron todos los indicios que indicaran actividad reproductiva, tales como hembras grávidas, presencia de huevos debajo de las rocas (ver punto 5.5). Por otro lado, se registró la temperatura del aire, tomada a un metro sobre el suelo, y la temperatura del sustrato, debajo de la roca, utilizando un termómetro digital (Sillcook; TW 1024; 0,1°C, Figura 3.5). La temperatura corporal, se obtuvo con un termómetro infrarrojo WH380 (+/-1,5%), apuntando el sensor a la zona dorsal del animal. Además, se registró el estado de la cola (entera, cortada o regenerada) fotografiando tanto a cada individuo capturado, como a la roca debajo de la cual fue encontrado.

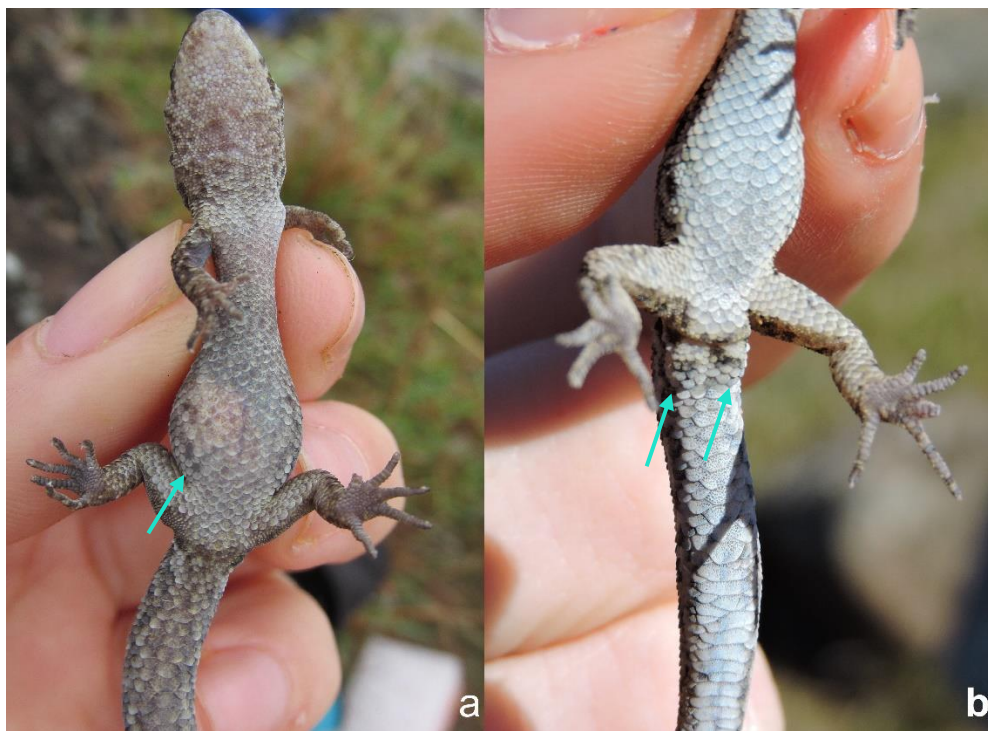


Figura 3.4: Individuos adultos de *Homonota taragui*. a: Hembra grávida con presencia de huevo oviductal (flecha). b: Macho adulto, señalando la presencia de hemipenes (flechas)



Figura 3.5: Registro de la temperatura de los microhábitats donde se encontraron individuos de *Homonota taragui*.

Seguidamente, antes de proceder a la liberación de los individuos, se llevó a cabo el marcado individual utilizando la técnica de corte de falanges (Donnelly et al., 1994; ver punto 5.4). Esto permitió realizar análisis de estudios de marca-recaptura, así como estimar la edad de cada individuo. Con este fin, cada falange amputada se conservó en alcohol al 70% para su posterior procesamiento mediante la técnica de esqueletocronología. Posteriormente, después de realizar las mediciones morfométricas, los individuos fueron devueltos a su microhábitat original, es decir, debajo de la misma roca donde habían sido capturados. Además, se registró la ubicación exacta de cada espécimen capturado utilizando un dispositivo GPS Garmin (e-trex Legend H).

Esqueletocronología

Para estimar la edad de los individuos, se siguió la metodología descrita por Castanet (1982) y Castanet y Smirina (1990). Se utilizaron los dedos amputados para el marcaje de los individuos, los cuales fueron procesados de la siguiente manera: conservados en alcohol 70%, pasados a formaldehído al 10% durante 7 días; lavados con agua corriente durante una hora; se descalcificaron utilizando ácido nítrico al 5% durante 3 horas y se enjuagaron con agua corriente. La deshidratación de las muestras se realizó con una serie creciente de alcohol etílico (70, 80, 96 y 100%) y xilol durante 15 minutos cada una. Se realizó la inclusión en xilol-parafina por 30 minutos y luego en parafina durante 12 horas. Posteriormente, se obtuvieron las secciones transversales de las falanges con un grosor de 10 micras, utilizando un micrótopo rotatorio manual tipo Spencer del laboratorio de Histología de la Facultad de Ciencias Veterinarias (UNNE). Las secciones obtenidas se tiñeron con Hematoxilina de Harris por 4 minutos y posterior lavado con agua corriente por 10 minutos. Se fotografiaron las secciones representativas para cada uno de los individuos con una cámara digital (Olympus C5060-ADU, Olympus Imaging America, Inc.). El análisis y la interpretación de los LAG se realizó bajo un microscopio óptico (Olympus BX41), seguido de fotomicrografía.

Mediante la esqueletocronología podemos observar distintos tipos o categorías de marcas de crecimiento en el hueso: Zonas, Annuli y LAGs (Marangoni y López, 2021). Este trabajo se centró en el reconocimiento de las líneas de detenimiento del crecimiento o LAGs (por sus siglas en inglés *Lines of Arrested Growth*), que son aquellas que se depositan en los periodos donde la osteogénesis se detiene casi o completamente, asociadas a momentos de inactividad como letargo o hibernación, o estivación (Castanet y Smirina, 1990; Sinsch, 2015). En un primer paso de los análisis, se registró la presencia/ausencia de la línea de reabsorción para estimar si hubo erosión de alguna de las LAGs más internas durante el proceso de remodelación ósea. Esto, en el caso de darse, podría provocar una subestimación de la edad. Seguidamente, se identificó las líneas de detenimiento del crecimiento (LAGs). En un segundo paso, se distinguieron y contaron las líneas de crecimiento (LAGs *sensu stricto*) de aquellas no-anales, estimando la edad de los individuos. En base a lo observado por Piantoni y colaboradores (2006), consideramos que el periodo de deposición de tejido óseo observado entre dos LAGs consecutivas, correspondió a un año de crecimiento.

5.3.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se aplicaron transformaciones logarítmicas a todas las variables morfométricas medidas con el propósito de normalizar los datos. Posteriormente, se llevaron a cabo pruebas de análisis de la varianza y modelos lineales generalizados (GLM), utilizando modelos multi y uni-variados, para identificar posibles disparidades en las diez variables morfométricas entre los sexos como efecto fijo, y también entre los cerros (cerro Nazareno y cerro Chico, abreviados como CN y CC respectivamente), teniendo en cuenta además el anidamiento del cerro por sexo como efecto aleatorio.

Todos los análisis se llevaron a cabo mediante modelos lineales generalizados tipo III utilizando el software estadístico STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc. 2001). Dada la presencia frecuente de individuos con la cola rota (autotomizada), se excluyó la longitud total de los análisis, siguiendo la metodología propuesta por Colli et al. (2003).

Para identificar posibles diferencias en la proporción de machos y hembras dentro de cada población, se empleó una prueba de diferencia entre dos proporciones. Se calculó la proporción de sexos (dividiendo el número de machos por el número de hembras) en cada población, y luego se utilizó la prueba de Chi-cuadrado para evaluar si existían cambios significativos en la proporción de sexos entre el CN y el CC. Además, se procedió a calcular la proporción de individuos adultos en relación a los juveniles (dividiendo el número de adultos por el número de juveniles) en cada población. Para evaluar si existían diferencias significativas en este parámetro entre las poblaciones, se utilizó la prueba exacta de Fisher. Finalmente, se determinó la densidad total de la población en el CC y la población en el CN, y se realizó esta estimación para diferentes temporadas, dividiendo el número de individuos observados (tanto totales como por temporada) por el área (en hectáreas) de cada cerro.

Con las edades de los individuos, se analizaron las medidas de tendencia central (media, moda y mediana) y de dispersión (valor mínimo y máximo, y desvío estándar). La edad de madurez sexual (EMS) se determinó como la menor edad representada en el histograma de frecuencias (Smirina, 1994). La longevidad fue estimada como el valor máximo de edad encontrado en cada sexo y la esperanza de vida reproductiva potencial (PRLS, por sus siglas en inglés *Potential Reproductive Lifespan*) como el lapso de tiempo comprendido entre el momento de la madurez sexual y la edad máxima observada en la muestra (Leskovar et al., 2006). Para el análisis del dimorfismo sexual, en forma complementaria a los análisis de variancia, se calculó el índice de dimorfismo sexual (SDI), por sus siglas en inglés, *sexual dimorphism index*, siguiendo

a Lovich y Gibbons (1990): $SDI = \text{tamaño medio sexo mayor} / \text{tamaño medio sexo menor}$, con el resultado definido arbitrariamente como positivo cuando las hembras son más grandes que los machos y negativas cuando los machos son más grandes.

5.3.3 RESULTADOS

Durante el período de muestreo, se logró capturar un total de 137 individuos, considerando ambas poblaciones, del CN y el CC (Figura 3.6). Los meses con menor número de capturas ($n=1$) coincidieron con los períodos más cálidos, específicamente diciembre de 2016 y febrero de 2017. En contraste, el mes con mayor cantidad de individuos capturados fue agosto de 2015, con un total de 17 ejemplares (Figura 3.7).

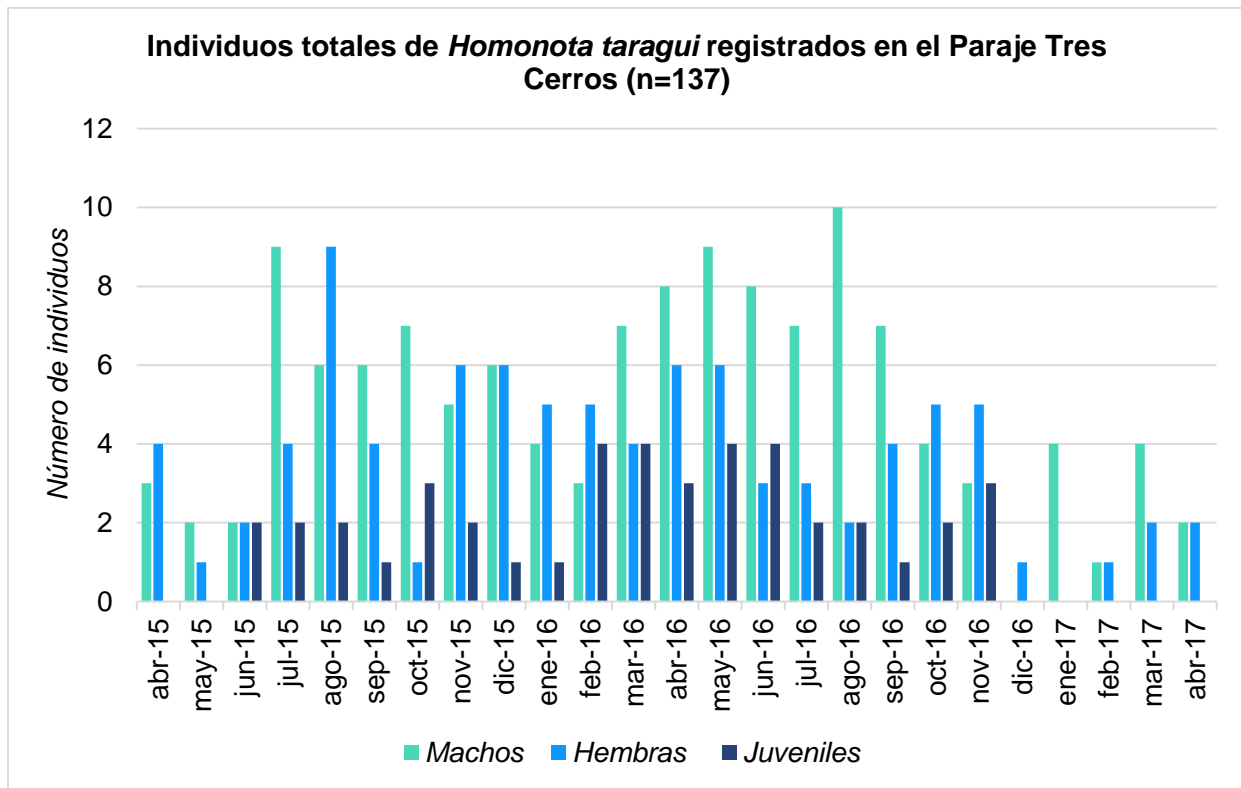


Figura 3.6: Machos, hembras y juveniles de *Homonota taragui* registrados en el cerro Nazareno y cerro Chico, durante el periodo de abril 2015-abril 2017.

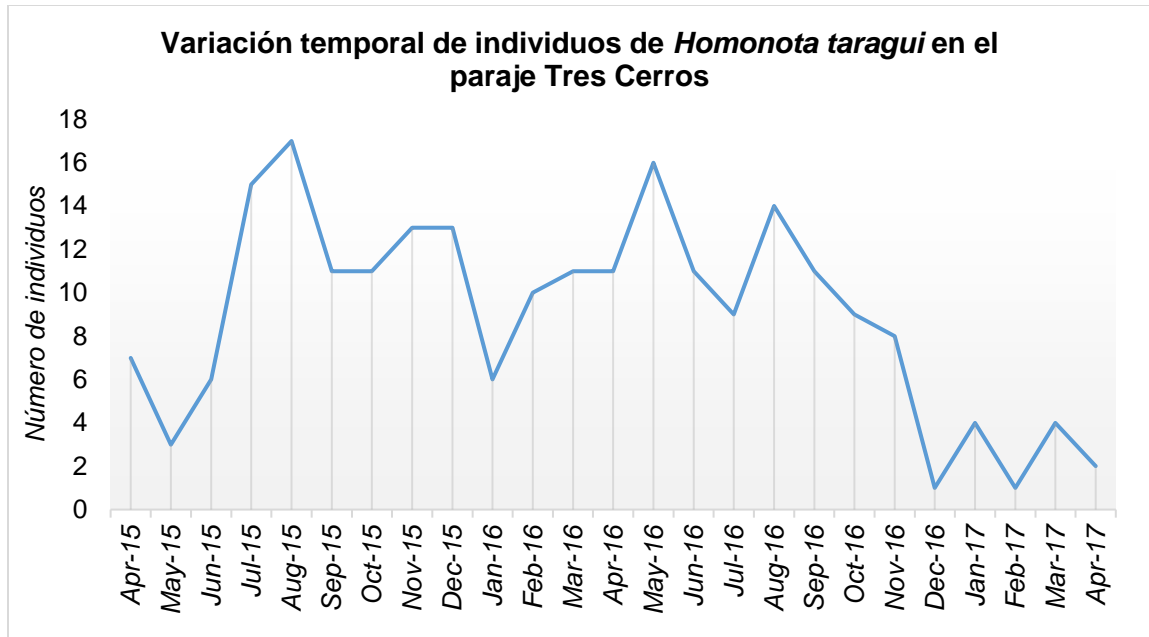


Figura 3.7: Variación temporal de individuos de *Homonota taragui* marcados y recapturas durante abril de 2015 a abril de 2016 considerando ambos cerros.

La densidad estimada, en base a las observaciones de individuos de *H. taragui* registrados, reveló patrones distintivos a lo largo del año. El invierno presentó la mayor densidad de individuos (0,69 ind/ha; $n = 81$), seguido por el otoño (0,61 ind/ha; $n = 71$). La primavera también mostró una densidad considerable (0,51 ind/ha; $n = 60$). Por otro lado, los meses de verano registraron la densidad más baja, alcanzando un valor de 0,42 ind/ha, $n = 49$.

Del total de individuos capturados, se registraron 60 ejemplares en el CN, de los cuales 36 son machos, 19 hembras y 4 juveniles. Por otro lado, en el CC se capturaron 77 individuos: 34 machos, 26 hembras y 16 juveniles (Figura 3.8). En dos casos, la determinación del sexo no fue posible para los adultos capturados, ocurriendo un caso en cada cerro. La densidad estimada de individuos registrados en el CC fue de 1,76 ind/ha, y en CN fue de 0,67 ind/ha.

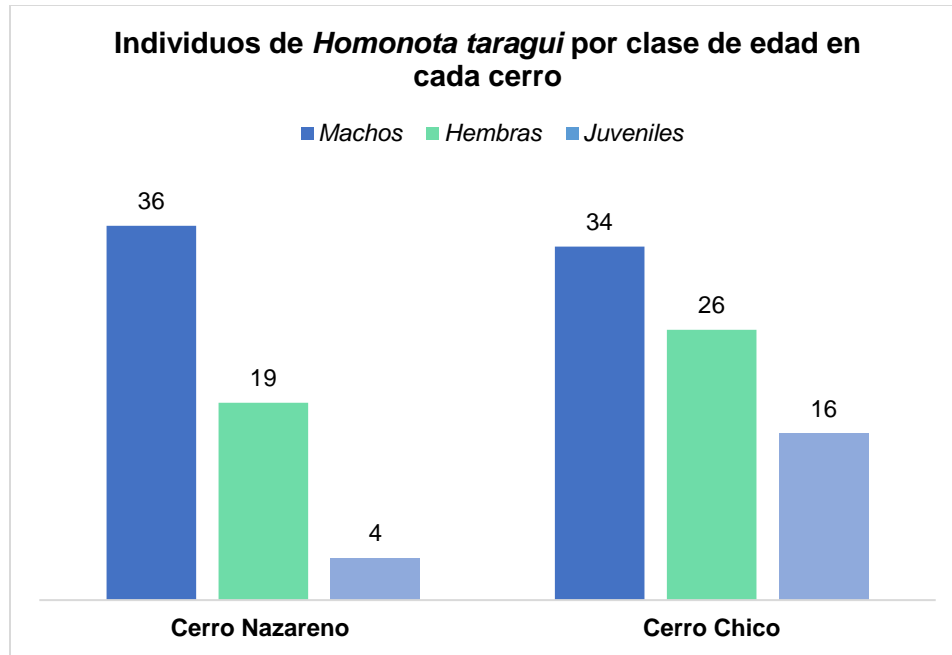


Figura 3.8: Machos, hembras y juveniles de *Homonota taragui*, registrados en los cerros Nazareno y Chico durante el periodo abril de 2015 a abril de 2017

Por un lado, se determinó la proporción de sexos para cada población por separado. En el CC, la proporción de machos y hembras fue de 1,31; mientras que en el CN fue de 1,89. Se encontró una diferencia significativa en la proporción de sexos en el CC ($P = 0,035$; prueba de diferencias entre dos proporciones), pero no se hallaron diferencias significativas en el CN ($P = 0,519$; prueba de diferencias entre dos proporciones). Por otro lado, al comparar las poblaciones conjuntamente, no se observó una diferencia significativa en la proporción de sexos ($\chi^2 = 0,04$; $df = 1$; $P = 0,839$).

En cuanto a la proporción de adultos y juveniles, se registró una proporción de 3,81 en el CC y de 14 en el CN. Se encontraron diferencias significativas en la proporción de adultos y juveniles entre las poblaciones ($P = 0,013$; prueba exacta de Fisher).

Dimorfismo sexual

La Tabla 1.1 muestra la estadística descriptiva de las variables morfológicas estudiadas. Se hallaron diferencias significativas en el conjunto de rasgos morfológicos considerando los factores de sexo y población (cerro) (MANOVA - Sexo: Wilk's $\lambda = 0,81$; $F_{10,103} = 2,42$; $P = 0,013$. Población: Wilk's $\lambda = 0,79$; $F_{10,103} = 2,69$; $P = 0,006$). Específicamente, se encontraron diferencias significativas entre los cerros en el ancho de la cloaca (AnCo) y el ancho de la base de la cola (AnBC) (ANOVA - AnCo: $F_{1, 112} = 5,39$; $P = 0,022$. AnBC: $F_{1, 112} = 4,03$; $P = 0,047$). Los individuos capturados en el cerro Nazareno presentaron mayores valores tanto en AnCo como en AnBC en comparación con los capturados en el cerro Chico (Tabla 1.1).

Dado que no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables morfológicas analizadas entre los dos cerros considerados en conjunto (Wilk's $\lambda = 0,96$; $F_{10,103} = 0,44$; $P = 0,922$), se agruparon los datos de ambos para los análisis subsiguientes sobre dimorfismo sexual. Se encontró dimorfismo sexual solo en una de las variables estudiadas: los machos presentan una cabeza más ancha que las hembras (ANOVA - Sexo: $F_{1, 112} = 4,89$; $P = 0,029$) (Tabla 1.1).

Esqueletocronología

Se realizaron cortes histológicos de las falanges de 73 individuos. Todas las secciones mostraron estructuras óseas reconocibles (Figura 3.9); sin embargo, solo fue posible la estimación de la edad en un 86,3% de los cortes realizado debido a artefactos de la técnica o LAGs poco definidas. Se observaron distintos grados de reabsorción endosteal en el 5,5% de los especímenes, sin embargo, en ningún caso hubo remoción de las LAGs más internas, por lo que no se vio afectado el conteo de las mismas.

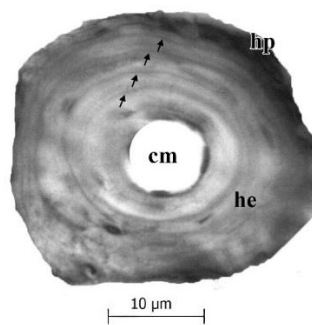


Figura 3.9: Corte transversal de la falange de un individuo adulto macho de *Homonota taragui* de 4 años de edad; 1,55 g de masa y 36,83 mm de LHC. Las flechas indican LAGs. cm = cavidad medular; hp = hueso periosteal; he = hueso endosteal.

Tabla 1.1: Estadística descriptiva de las variables morfológicas estudiadas de *Homonota taragui*. Peso corporal, en gramos. Longitud hocico-cloaca (LHC). Ancho de la cloaca (AnCo). Ancho de la base de la cola (AnBC). Ancho de la cabeza (AnCa). Longitud de la cabeza (LCa). Alto de la cabeza (AlCa). Distancia entre miembros (DM). Longitud del húmero (LH). Longitud del fémur (LF) en milímetros.

	Cerro Chico (n = 61)				Cerro Nazareno (n = 56)			Machos (n = 70)				Hembras (n = 45)		
	Media \pm SD	Min	Max	P valor	Media \pm SD	Min	Max	Media \pm SD	Min	Max	P valor	Media \pm SD	Min	Max
Peso	1,59 \pm 0,31	0,76	2,14	NS	1,72 \pm 0,22	1,17	2,20	1,60 \pm 0,23	1,07	2,20	NS	1,73 \pm 0,32	0,76	2,18
LHC	37,55 \pm 2,30	32,40	41,74	NS	37,63 \pm 2,01	32,74	41,42	37,55 \pm 2,10	32,40	41,74	NS	37,86 \pm 2,16	32,56	41,66
AnCo	3,69 \pm 0,37	3,04	4,50	0,02	3,91 \pm 0,41	3,08	5,09	3,70 \pm 0,33	3,10	4,63	NS	3,88 \pm 0,49	3,04	5,09
AnBC	4,34 \pm 0,46	3,35	5,42	0,04	4,59 \pm 0,47	3,54	5,50	4,48 \pm 0,41	3,55	5,44	NS	4,43 \pm 0,54	3,35	5,50
AnCa	7,57 \pm 0,46	6,63	8,77	NS	7,78 \pm 0,41	5,85	8,52	7,73 \pm 0,41	6,63	8,77	0,02	7,60 \pm 0,52	5,85	8,56
LCa	9,66 \pm 0,77	5,51	10,79	NS	9,92 \pm 0,45	8,62	10,95	9,85 \pm 0,72	5,51	10,72	NS	9,85 \pm 0,53	8,48	10,95
AlCa	4,70 \pm 0,49	3,46	7,09	NS	4,79 \pm 0,44	3,99	5,68	4,76 \pm 0,51	3,46	7,09	NS	4,71 \pm 0,42	3,75	5,68
DM	17,71 \pm 1,16	14,81	21,09	NS	17,54 \pm 1,75	11,70	22,59	17,42 \pm 1,24	13,54	21,10	NS	17,92 \pm 1,75	11,70	22,59
LH	4,10 \pm 0,43	3,31	5,34	NS	4,04 \pm 0,40	3,06	4,81	3,98 \pm 0,40	3,06	5,34	NS	4,22 \pm 0,39	3,41	4,98
LF	5,88 \pm 0,58	4,57	7,10	NS	5,88 \pm 0,59	4,57	7,10	5,90 \pm 0,51	4,71	7,09	NS	5,98 \pm 0,67	4,57	7,10

La estadística descriptiva de las variables morfológicas de los individuos en los cuales fue posible la determinación de la edad se muestra y en Tabla 1.2, y los parámetros relacionados con la edad en la Tabla 1.3.

Tabla 1.2: Valores medios \pm DE (min. – máx.) de la longitud hocico-cloaca (LHC), peso y edad (n = LAGs) de machos, hembras y juveniles de *Homonota taragui* del Paraje Tres Cerros. SDI = índice de dimorfismo sexual entre machos y hembras. El tamaño de la muestra se proporciona entre paréntesis. Ns = no significativo.

Cerro Chico	<i>Machos (12)</i>	<i>Hembras (13)</i>	<i>Juveniles (4)</i>	<i>SDI</i>
Peso (g)	1,57 \pm 0,25 (1,15 - 1,84)	1,78 \pm 0,3 ns (1,27 - 2,15)	0,49 \pm 0,13 (0,32 - 0,79)	+1,13
LHC (mm)	37,2 \pm 2,37 (33,17 - 40,61)	38,38 \pm 1,58 ns (36,03 - 41,66)	24,33 \pm 2,55 (21,49 - 27,64)	+1,03
Edad	4 \pm 1,73 (2 - 7)	3,85 \pm 1,35 (2 - 6)		
Cerro Nazareno	<i>Machos (13)</i>	<i>Hembras (10)</i>	<i>Juveniles (2)</i>	<i>SDI</i>
Peso (g)	1,7 \pm 0,16 (1,37 - 1,9)	1,77 \pm 0,38 ns (1,12 - 2,31)	0,59 \pm 0,35 (0,35 - 0,84)	+1,04
LHC (mm)	37,57 \pm 2,06 (33,89 - 40,33)	39,19 \pm 3,24 ns (32,74 - 44,58)	26,81 \pm 4,81 (23,41 - 30,21)	+1,04
Edad	3,15 \pm 1,28 (2 - 6)	3,5 \pm 0,97 (2 - 5)		

En el análisis de los adultos en los cuales se pudo estimar la edad, no se encontró efecto sobre la LHC, el peso y la edad del cerro como factor, ni del sexo anidado dentro del cerro (MANOVA, **cerro**: Wilk's λ = 0,93; F = 0,99; P = 0,41. **Sexo (Cerro)**: Wilk's λ = 0,90; F = 2,72; P = 0,63).

Tabla 1.3: Parámetros estadísticos de la estructura de edad de *Homonota taragui*. Edad media \pm desvío estándar. (fq): frecuencia de la moda (M = múltiple). PRLS: por sus siglas en inglés (*Potential Reproductive Lifespan*), esperanza de vida reproductiva potencial; LHC y PESO: Longitud hocico-cloaca en milímetros y Peso medio en gramos (EMS: edad inicial de madurez sexual). LHC_{max} - Peso_{max}: longitud hocico-cloaca y peso máximo registrado (edad que presentaba el individuo con la talla y peso máximo).

Cerro/Sexo	Media \pm DE	Moda (fq)	Mínima	Máxima	PRLS	LHC (EMS) \pm SD (mm)	PESO (EMS) \pm SD (g)	LHC _{max} - Peso _{max} (edad)
Cerro Chico								
Machos (12)	4 \pm 1,71	M (3)	2	7	5	35,93 \pm 3,29 (n = 3)	1,35 \pm 0,25 (n = 3)	40,61 - 1,84 (5 - 3)
Hembras (13)	3,85 \pm 1,34	3 (4)	2	6	4	38,26 \pm 1,40 (n = 2)	1,88 \pm 0,06 (n = 2)	41,66 - 2,15 (3 - 4)
Cerro Nazareno								
Machos (11)	3,15 \pm 1,28	2 (5)	2	6	4	37,51 \pm 1,82 (n = 5)	1,67 \pm 0,17 (n = 5)	40,33 - 1,9 (3 - 5)
Hembras (10)	3,5 \pm 0,97	3 (5)	2	5	3	35,21 (n = 1)	1,12 (n = 1)	44,58 - 2,31 (4 - 5)

Como se observa en la Figura 3.10, la distribución de edades entre los cerros muestra una similitud en su estructura. Ambos cerros presentan frecuencias de edades bastante equivalentes, con edades de madurez (2 años) y moda (2 - 3 años) similares. Además, en términos de longevidad, la mayoría de los individuos comparten una esperanza de vida similar, con la excepción de un único registro de un individuo de 7 años de edad.

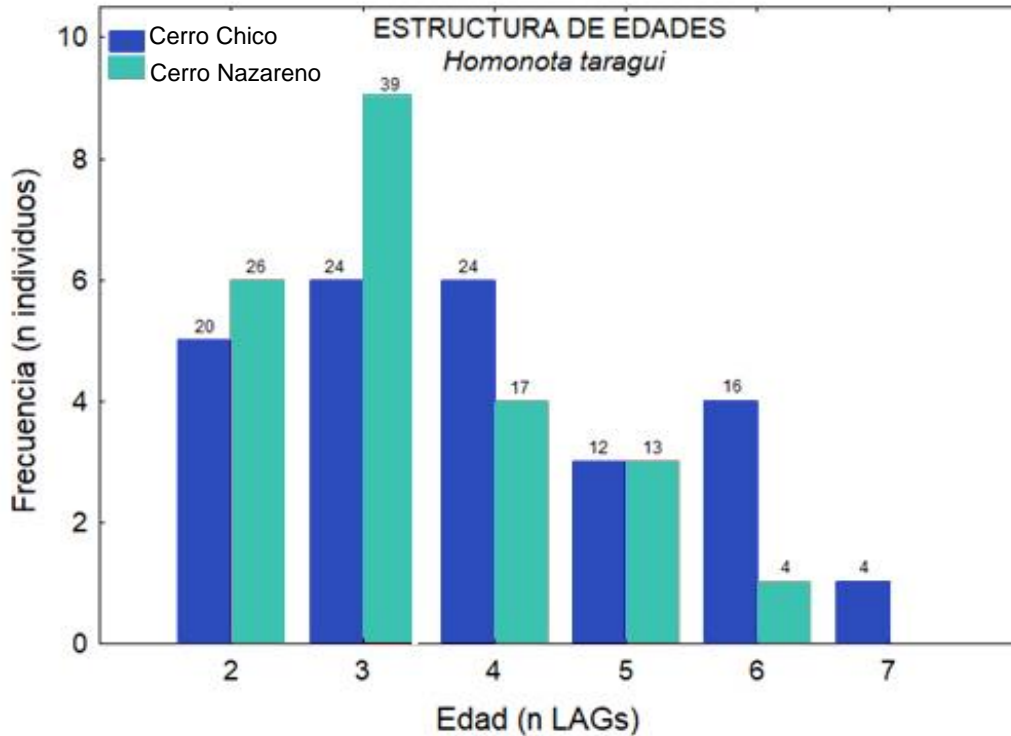


Figura 3.10: Comparación de las estructuras de edad entre el Cerro Chico y Nazareno con independencia de los sexos. Los porcentajes de las edades en cada cerro se representan sobre las barras.

En base a los análisis previamente detallados y considerando la falta de influencia del factor “cerro” en las variables morfológicas y la estructura de edades, se presenta a continuación en la Figura 3.11 la comparativa de la estructura de edades entre los sexos, donde se agruparon a los individuos de ambas poblaciones.

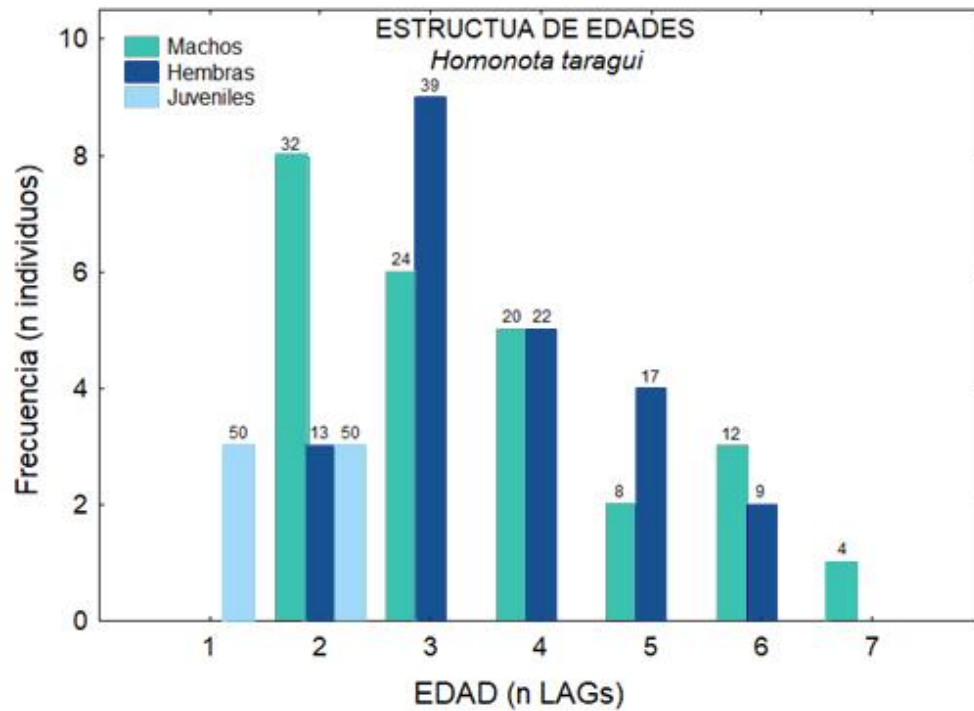


Figura 3.11: Comparación de las estructuras de edades entre clases de edades, con independencia del cerro en el cual fueron capturados. Sobre las barras se detallan los porcentajes de las edades en cada una de las categorías (machos, hembras o juveniles).

En cuanto al porcentaje de individuos presentes en cada grupo etario, se observa una ligera variación entre los sexos. En los machos, el grupo de edad 2 representa un 32 %, mientras que, en las hembras el grupo de edad 3 abarca un 39 %. Esta leve diferencia podría indicar una tendencia a la separación entre los sexos en relación a la edad de madurez sexual. Esta misma tendencia se repite al examinar las disparidades entre los sexos en cada uno de los cerros por separado, como se muestra en la Figura 3.12.

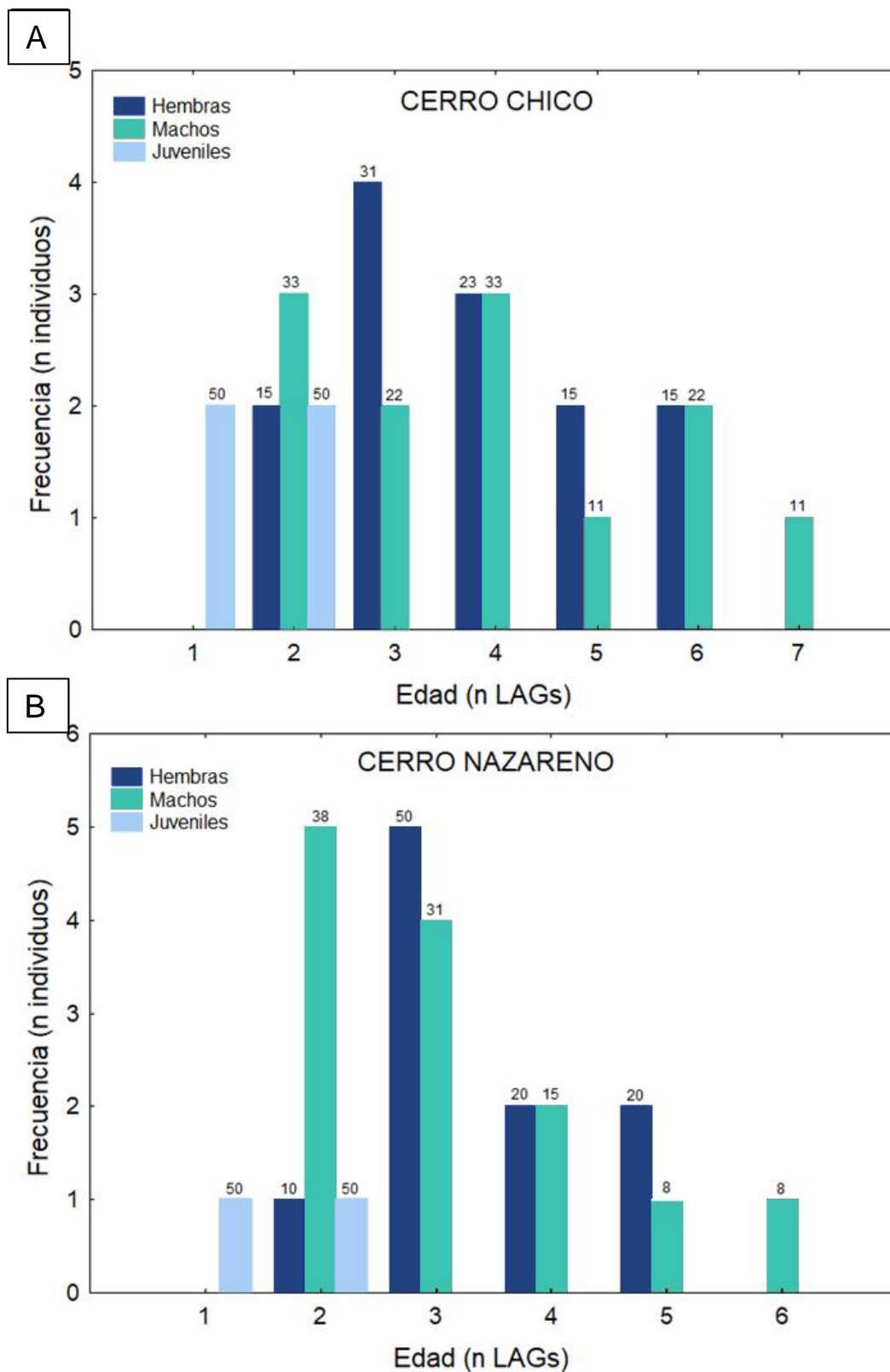


Figura 3.12: Comparación de las estructuras de edad entre sexos, dentro del Cerro Chico (A) y Nazareno (B). Sobre las barras se especifican los porcentajes de cada categoría según la edad.

5.4 ESTUDIOS DE SUPERVIVENCIA DE *HOMONOTA TARAGUI*

5.4.1 MATERIALES Y MÉTODOS: TOMA DE DATOS

Para determinar la supervivencia y la probabilidad de recaptura de *Homonota taragui* se utilizó el método de marca-recaptura, a partir de la metodología detallada en el punto 3.2 (relevamiento de campo). Cada uno de los individuos capturados en los dos cerros muestreados fueron marcados utilizando la técnica de corte de falanges (Donnelly et al., 1994; figura 3.13). Una de las ventajas de esta técnica de marcado es que no afecta la actividad de las lagartijas, además que es una marca permanente (Borges-Landaez y Shine, 2003). Se registró la ubicación exacta de cada espécimen capturado con un dispositivo GPS Garmin (e-trex Legend H). El código para éstos fue individual e irrepetible en ambos cerros (para comprobar la ausencia/presencia de flujo de individuos entre cerros). Antes de su liberación, se fotografió al animal y para el registro del microhábitat específico en donde fue encontrado, también se fotografió la roca (Figura 3.14). Luego los gechos fueron liberados en su lugar de captura y las rocas fueron colocadas en la misma posición para no modificar los microhábitats.

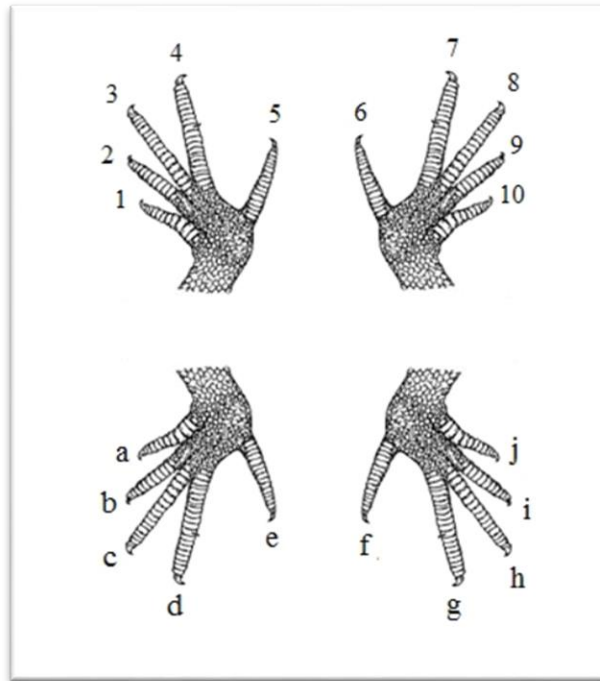


Figura 3.13: Códigos asignados a cada dedo de *Homonota taragui* para el marcaje de los individuos capturados



Figura 3.14: a: Ejemplar adulto de *Homonota taragui* con el código asignado “9.h”. Las flechas señalan las falanges amputadas. b: microhábitat en donde fue encontrado este individuo.

5.4.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para el estudio de la supervivencia de *H. taragui* se utilizó el modelo de captura-marca-recaptura Cormack – Jolly – Seber (CJS, en adelante) (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1970) implementado en el software MARK (White y Burnham, 1999) para estimar la supervivencia aparente (Φ) y probabilidad de recaptura (p) de hembras y machos en la población del cerro Chico (CC, de aquí en adelante) y la población del cerro Nazareno (CN).

Primero, se realizó la prueba de la bondad de ajuste (GOF, por sus siglas en inglés: goodness of fit) utilizando el software U-CARE (Choquet et al., 2005) para probar los supuestos del modelo CJS e identificar un modelo global (inicial) para la selección del modelo que mejor se ajuste a los datos. Uno de los componentes de GOF (Test.3SR) prueba si la supervivencia durante el primer intervalo después de la captura es diferente de la supervivencia en los intervalos posteriores, una situación que puede indicar el efecto de la edad o la presencia de individuos transitorios (es decir, que están de paso por el sitio de captura). El análisis GOF reveló una ligera sobre-dispersión debido a un efecto transitorio (Test3.SR, estadística para transitoria = 2,319; $P = 0,020$). La eliminación del primer encuentro para cada individuo resolvió el problema de sobre-dispersión que indica que un modelo de CJS con un efecto de la edad (a_2) en la supervivencia tendría un ajuste adecuado a los datos.

Después de un análisis preliminar, se decidió que el modelo global no incorporaría variación temporal en Φ o p para garantizar la estimabilidad de la mayor cantidad de parámetros posibles. En consecuencia, el modelo global incluyó un efecto de la edad de dos clases en Φ (es decir, diferente en el primer intervalo de captura con respecto a los intervalos posteriores) y el efecto no aditivo del sexo y la población/cerro (CC y CN) tanto en Φ como en p . Entonces, el modelo global se representa de la siguiente manera:

$$\Phi_{a_2 \text{sex} \text{pob}} p_{\text{sex} \text{pob}}.$$

La selección del modelo se basó en el Criterio de información de Akaike corregido por tamaño de muestra pequeña (AICc) para determinar los modelos más compatibles (Burnham y Anderson, 2002). Primero, se confeccionaron los modelos competidores (todas las combinaciones anidadas en el modelo global) de p mientras se mantiene a Φ en su forma general (como en el modelo global). Luego, se confeccionaron los modelos competidores de Φ mientras se mantuvo p en la forma del modelo AICc más bajo encontrado en el paso anterior (Lebreton et al., 1992). En base a esto, se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

- La supervivencia de *H. taragui* depende del efecto aditivo de la edad y la población (cerro); hay un efecto aditivo del sexo y la población en la probabilidad de recaptura.
- Hay un efecto de la edad en la supervivencia; y un efecto aditivo del sexo y la población en la probabilidad de recaptura.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad y la población; y hay un efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
- Existe un efecto aditivo de la edad, el sexo y la población en la supervivencia; y un efecto aditivo del sexo y la población en la probabilidad de recaptura.
- La supervivencia de esta especie depende del efecto aditivo de la edad y el sexo; y hay un efecto aditivo del sexo y la población en la probabilidad de recaptura.
- La supervivencia depende de la interacción entre la edad y el sexo; hay efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; hay un efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; la probabilidad de recaptura depende de la población.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; la recaptura varía con la interacción del sexo y la población.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; la probabilidad de recaptura es constante.
- La supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; la probabilidad de recaptura depende del sexo.

Se consideraron modelos dentro de 2 unidades AICc del valor AICc más bajo como casi equivalentes para explicar los datos (Burnham y Anderson, 2002) y, para limitar la incertidumbre en la selección del modelo, se calcularon estimaciones promediadas del modelo de probabilidad aparente de supervivencia mensual y probabilidad de recaptura.

5.4.3 RESULTADOS

A lo largo de los dos años muestreados, el porcentaje de individuos recapturados fue aumentando en los meses de muestreo sucesivos, por el contrario, el porcentaje de nuevos individuos marcados fue disminuyendo (Figura 5.15). El mejor modelo (AICc más bajo) para la probabilidad de recaptura incluyó el efecto no aditivo del sexo y la población (Tabla 1.4).

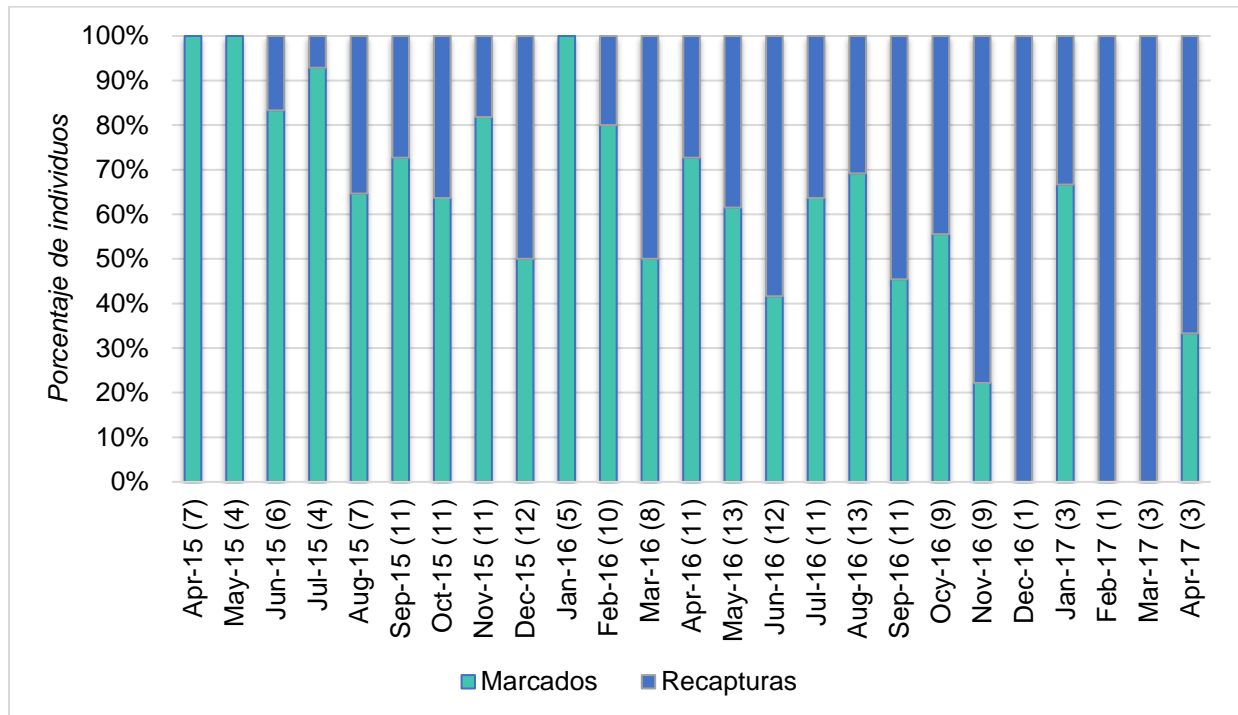


Figura 3.15: Porcentaje de individuos marcados y recapturados de *Homonota taragui* (n) en cada uno de los meses muestreados.

La mejor estructura modelo para la supervivencia aparente incluyó diferencias entre poblaciones y entre el primer intervalo versus el posterior después de la primera captura individual. Sin embargo, hubo una considerable incertidumbre en la selección del modelo, ya que cuatro modelos recibieron un soporte similar ($\Delta AICc < 2$) (Tabla 1.4). Los tres modelos principales, que representaban más del 71,7% del peso de AICc, no tuvieron ningún efecto del sexo en la supervivencia aparente, lo que sugiere que no hubo diferencias en la supervivencia entre machos y hembras. Se encontraron tasas de supervivencia más altas en CN y durante los intervalos posteriores al primero ($\Phi CC\text{-hem-1}^{er}$ intervalo: 0,56; IC 95%: 0,34 – 0,76; $\Phi CC\text{-hem-2}^{do}$ intervalo: 0,90; IC 95%: 0,82 – 0,94; $\Phi CN\text{-hem-1}^{er}$: 0,71; IC 95%: 0,32 – 0,93; $\Phi CN\text{-hem-2}^{do}$:

0,93; IC 95%: 0,83 – 0,97; Φ CC-mac-1^{er}: 0,54; IC 95%: 0,34 – 0,72; Φ CC -mac-2^{do}: 0,89; IC 95%: 0,81 – 0,94; Φ CN-mac-1^{er}: 0,69; IC 95%: 0,31 – 0,92; Φ CN-mac-2^{do}: 0,93; IC 95%: 0,84 – 0,97). La probabilidad de recaptura fue excepcionalmente baja en CN y, en general, mayor en machos que en hembras (CC hem: 0,19; IC 95%: 0,12 – 0,28; CC mac: 0,26; IC 95%: 0,17 – 0,38; CN hem: 0,05; 95 % CI: 0,02 – 0,10; CN mac: 0,08; 95% CI: 0,04 – 0,14).

Tabla 1.4: Modelos de supervivencia e hipótesis biológicas asociadas para *Homonota taragui* en el Paraje Tres Cerros. El modelo con mejor ajuste está en negrita. Notación del modelo: Φ : probabilidad aparente de supervivencia; p: probabilidad de recaptura; sex: sexo (hembras y machos); pop: población (CC y CN); a2: efecto de la edad de dos clases (probabilidad diferente en el 1er intervalo frente a los intervalos posteriores después de la primera captura); +: efecto aditivo; *: efecto no aditivo (interacción). Notación de tabla: Dev: desviación del modelo; NP: número de parámetros identificables; AICc: valor de criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño; Δ AICc: diferencia en los valores de AIC entre el modelo actual y el que tiene el valor de AIC más bajo.

Modelo	Dev	N P	AICc	Δ AICc	Hipótesis Biológicas
$\Phi_{a2+pop} p_{sex+pop}$	449,7857	6	570,0630	0,000	Supervivencia depende del efecto aditivo de la edad y la población; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2} p_{sex+pop}$	453,1552	5	571,2995	1,236	Efecto de la edad en la supervivencia; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2*pop} p_{sex+pop}$	449,2684	7	571,7020	1,639	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad y la población; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2+sex+pop} p_{sex+pop}$	449,3548	7	571,7885	1,725	Efecto aditivo de la edad, el sexo y la población en la supervivencia; efecto aditivo del sexo y la población en la probabilidad de recaptura.
$\Phi_{a2+sex} p_{sex+pop}$	453,0584	6	573,3357	3,272	Supervivencia depende del efecto aditivo de la edad y el sexo; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2*sex} p_{sex+pop}$	451,7430	7	574,1766	4,113	Supervivencia depende de la interacción entre la edad y el sexo; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2*sex*pop} p_{sex+pop}$	446,8837	11	578,1851	8,122	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; efecto aditivo del sexo y la población en la recaptura.
$\Phi_{a2*sex*pop} p_{pop}$	449,4837	10	578,5310	8,468	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; Recaptura depende de la población.
$\Phi_{a2*sex*pop} p_{sex*pop}$	446,8737	12	580,4547	10,39	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; recaptura varía con la interacción del sexo y la población.
$\Phi_{a2*sex*pop} p.$	463,3038	9	590,1221	20,05	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; recaptura constante.
$\Phi_{a2*sex*pop} p_{sex}$	462,6400	10	591,6873	21,62	Supervivencia depende de la interacción del efecto de la edad, el sexo y la población; recaptura depende del sexo.

Los datos obtenidos no fueron pertinentes para estimar el tamaño poblacional a través de los modelos planteados inicialmente (Jolly-Seber o POPAN). De manera que no se cumplió el objetivo “d” de esta tesis doctoral. Esto se debe a una gran cantidad de parámetros no estimables, los cuales no se ajustan a las premisas del modelo para su aplicación.

Una característica particular de los individuos recapturados es que fueron encontrados en el mismo lugar en donde habían sido capturados por primera vez, incluso aquellos que han sido recapturados en varias ocasiones. El máximo número de recapturas en un mismo individuo fue de 14 veces. Debido a que los puntos de captura y de recaptura coincidieron en los geos encontrados no pudimos estimar el “home range” o rango espacial de actividad (objetivo e).

No se observaron individuos con marcas de un cerro en el otro (no hay flujo de individuos entre poblaciones), de manera que podemos referirnos a poblaciones discretas de *H. taragui*: población del cerro Chico y población del cerro Nazareno.

Tanto los resultados del apartado 5.3 y como los del punto 5.4 fueron publicados en el año 2022 en la revista *Anais da Academia Brasileira de Ciências* (ver anexo 5.8).

5. 5 ECOLOGÍA REPRODUCTIVA

5.5.1 MATERIALES Y MÉTODOS

Para registrar las características reproductivas de *Homonota taragui*, se siguió la metodología descrita en el punto 3.2 (relevamiento de campo). Durante los muestreos, se realizaron observaciones exhaustivas en campo de cualquier indicio que demuestre actividad reproductiva, tales como la presencia de hembras grávidas (identificadas mediante la observación de huevos oviductales, como se muestra en la figura 3.16), presencia de huevos y puestas, y observación de comportamiento de cortejo o territorial entre machos.

Esta metodología fue elegida cuidadosamente debido a la vulnerabilidad de la especie *H. taragui* (en peligro crítico, según la IUCN) y la necesidad de evitar cualquier acción que pudiera afectar sus poblaciones y poner en riesgo la conservación de la especie. Por esta razón, se decidió no trabajar con muestras histológicas, ya que esto implicaría sacrificar un número mínimo de individuos para su análisis. En su lugar, se optó por llevar a cabo observaciones en campo, lo que permitió obtener datos suficientes sobre las características reproductivas de *H. taragui* para determinar el periodo reproductivo y la presencia/ausencia de puestas comunales. Estos datos son importantes para entender mejor su biología y para ayudar en su conservación a largo plazo.



Figura 3.16: Hembra grávida de *Homonota taragui*. La flecha indica la presencia de un único huevo oviductal

5.5.2 RESULTADOS

Los resultados del estudio realizado en *H. taragui* indican que se observaron hembras grávidas en ambos años muestreados, desde septiembre hasta febrero (Figura 3.17). Esto sugiere que la actividad reproductiva de esta especie se concentra principalmente durante primavera/verano, iniciándose en la primavera temprana. Además, la presencia de hembras grávidas en dichas temporadas, durante los dos años de muestreo, indica que la reproducción en esta especie ocurre al menos una vez al año. En todas las observaciones de hembras grávidas se evidenció la presencia de un único huevo por periodo reproductivo (Figura 3.16) Sin embargo, no se pudo determinar con certeza su frecuencia de reproducción, ya que solo se realizaron observaciones en campo y no se llevaron a cabo análisis histológicos para determinar el ciclo reproductivo completo.

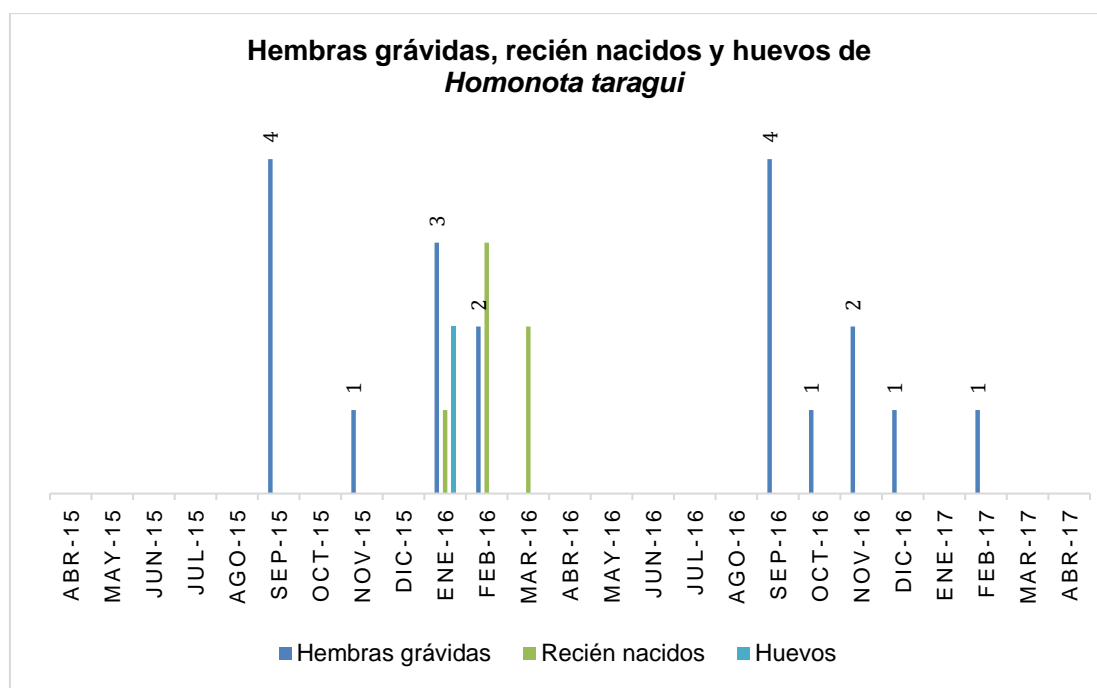


Figura 3.17: Presencia de hembras grávidas, individuos recién nacidos y huevos observados en ambas poblaciones de *Homonota taragui* durante los periodos de abril de 2015 a abril de 2017.

Durante el período estudiado, las observaciones de individuos de *H. taragui* permitieron constatar, en solo dos ocasiones, la existencia de huevos resguardados bajo rocas (enero de 2016, Figura 3.17). No se detectaron indicios de puestas comunales en ninguna ocasión. Adicionalmente, además de evidenciar la presencia de hembras grávidas, se observaron individuos recién nacidos de esta especie durante los meses de enero a marzo de 2016 (Figura 3.17).

Se observó, de manera frecuente, la coexistencia de dos individuos bajo una misma roca. En todos los casos en los que fue posible determinar el sexo de los mismos, se encontró que formaban pares compuestos por un macho y una hembra, o bien una hembra acompañada de un recién nacido (Figura 3.18). Solo en una ocasión se encontraron tres individuos compartiendo el mismo microhábitat.

Durante el desarrollo de este estudio, se llevaron a cabo minuciosas observaciones de campo con el propósito de comprender el patrón reproductivo y el sistema de apareamiento de *H. taragui*, delineado como objetivo "h" en esta tesis. Pese a los esfuerzos invertidos, no fue posible establecer dichos aspectos fundamentales de la biología reproductiva de esta especie. Del mismo modo, no se observaron comportamientos de cortejo o territoriales entre machos, los cuales suelen ser frecuentes en gechos en general y, en particular, en el género estudiado.



Figura 3.18: Hembra y juvenil de *Homonota taragui* encontrados en el mismo refugio, debajo de la misma roca

5.6 DISCUSIÓN

5.6.1 ESTUDIOS DE ECOLOGÍA POBLACIONAL

Homonota taragui es un ejemplo de microendemismo del Paraje Tres Cerros (Corrientes, Argentina) que presenta varias particularidades que lo distinguen de otras especies de su género. Su distribución geográfica es extremadamente reducida, ya que solo se encuentran tres poblaciones completamente aisladas, distribuidas en cada uno de los cerros. Esta tesis confirma el aislamiento de las poblaciones de *H. taragui*, ya que no se han encontrado individuos con marcas de un cerro en otro, a pesar de que éstos se encuentran a solo 1 kilómetro de distancia. Si bien no se ha observado flujo de individuos entre los cerros Nazareno y Chico, en los cuales se realizó este estudio, ocurriría lo mismo en el cerro Capará, ya que se encuentra una distancia mayor (5km). Adicionalmente, se han realizado estudios herpetológicos en los cerros y en el pedimento que los conecta durante el mismo periodo que esta tesis utilizando trampas de caída (Piñeiro, 2021). En dicho estudio, tampoco se han registrado individuos de *H. taragui* en las trampas colocadas en los pastizales que separan los cerros Nazareno y Chico. Otras especies del género también presentan una distribución geográfica pequeña, por ejemplo *H. rupicola* (Cacciali et al., 2007), endémica de Paraguay, hasta ahora sólo encontrada en la localidad tipo, el cerro Pedregal, con características paisajísticas similares a los ambientes encontrados en el Paraje Tres Cerros, pero de mayor extensión.

Durante este estudio hemos observado que los individuos de *H. taragui* se encuentran exclusivamente en microhábitats compuestos por sustrato roca-roca. Estos hallazgos confirman que esta especie es altamente especializada en el uso de un microhábitat específico, lo que la hace altamente adaptada a su entorno natural. Este estudio respalda fuertemente esta especificidad, ya que no se encontraron individuos debajo de rocas donde hay suelo no rocoso. Además, durante este trabajo, los individuos residentes, es decir, los capturados al menos dos veces, siempre fueron registrados bajo la misma roca. Este patrón se observó incluso para aquellos individuos que fueron capturados muchas veces a lo largo del estudio (con un máximo de 14 registros). En base a los resultados, se acepta parcialmente la hipótesis 3 planteada en esta tesis. Es decir, si bien no se pudo determinar el rango de actividad de la especie, se pudo comprobar su fidelidad al sitio de captura. Este tipo de alta fidelidad al microhábitat no se ha encontrado en otras especies del género (Vieira et al., 2020), aunque no se descarta que se deba a la escasez de disponibilidad de microhábitats. Sin embargo, estudios previos sugieren que las especies de reptiles que se especializan en hábitats presentan mayores tasas de extinción

(Foufopoulos y Ives, 1999). En consecuencia, este es uno de los riesgos a los que se enfrentaría *H. taragui*, ya que es extremadamente vulnerable a pequeños cambios que pueden ocurrir en su entorno y que podrían llevar a su extinción.

Durante los veinticinco muestreos llevados a cabo en el marco de esta tesis, en todos los meses se han encontrados individuos de *H. taragui*. También se observó una marcada variación temporal en la abundancia de estos geos, con una mayor cantidad de avistamientos durante los meses fríos y una disminución significativa durante los meses más cálidos del año (Figura 3.7), de la sección 5.3). En investigaciones previas (Odriozola, 2014) no se registraron individuos en enero, en donde las temperaturas alcanzaron los 53°C debajo de las rocas. A pesar de esto, nuestros resultados evidenciaron una persistente variación temporal en los registros de esta especie, similares a los observados por Odriozola (2014). En particular, registramos el valor más bajo ($n = 1$) durante el mes de febrero de 2016, cuando las mediciones de temperatura bajo las rocas arrojaron valores de 43°C. Aunque existe una diferencia de 10°C y se empleó la misma metodología de medición en ambos estudios, esta disparidad podría atribuirse a factores como la hora del día, el tamaño de las rocas o la duración de exposición al sol, entre otros. Bajo estas condiciones de temperatura, es poco probable encontrar individuos de *H. taragui* en refugios con estas características. Por lo tanto, es posible que, para evitar el sobrecalentamiento, los geos se desplacen hacia otros refugios, como las grietas de rocas de mayor tamaño, en donde las temperaturas sean más bajas en verano. Cabe mencionar que los refugios alternativos mencionados (grietas de grandes rocas) se observan con frecuencia en ambos cerros estudiados.

En consonancia con lo expuesto anteriormente, se ha investigado la influencia de los cambios estacionales en la elección de microhábitats por parte de los reptiles, específicamente en relación con los efectos de la temperatura (Christian et al., 1983; Paulissen, 1988; Webb y Shine, 1998). En el caso particular de *H. taragui*, se observó una frecuencia máxima de ocurrencia durante el invierno, lo que sugiere que los individuos aprovechan estos refugios como una estrategia de termorregulación durante los meses más fríos. Las pequeñas rocas apoyadas sobre rocas más grandes reciben radiación solar, lo cual resulta en una mayor temperatura diurna que facilitaría la termorregulación, creando un microclima propicio para el establecimiento de los geos. Es importante mencionar que se han identificado patrones estacionales similares en otras especies de geos que habitan afloramientos rocosos en Australia. Por ejemplo, registros de individuos durante el verano han mostrado una reducción de hasta el 74% en comparación con la primavera (Kearney, 2002). Estos hallazgos respaldan el supuesto de que los geos buscan

refugio en las grietas de grandes rocas cuando las temperaturas alcanzan niveles extremadamente altos, las cuales, como se mencionó anteriormente, están disponibles en ambos cerros. Es probable que estas grietas presenten temperaturas significativamente más bajas en comparación con las rocas expuestas en la superficie, lo que permitiría a los geos evitar el sobrecalentamiento.

En relación a la cantidad de individuos capturados durante todo el periodo muestreado ($n = 137$), encontramos que la densidad de individuos registrados en ambas poblaciones difiere notablemente, siendo de 1,76 ind/ha en el cerro Chico y 0,67 ind/ha en el cerro Nazareno. Si bien no se ha realizado un censo completo de la especie, estas diferencias podrían sugerir dos posibles escenarios. Por un lado, la población del cerro Chico, a pesar de ser el cerro más pequeño, podría tener una mayor disponibilidad de microhábitats, ya que se ha demostrado que este factor influye en el tamaño de población en geos (Sarre, 1998). Por otro lado, esta discrepancia podría indicar que los microhábitats en el cerro Chico son más accesibles, lo que facilitaría la captura de individuos durante el muestreo. Sin embargo, es importante considerar que este último punto podría ser un sesgo de muestreo. Para determinar si estas diferencias en densidad observada se deben realmente a la disponibilidad de microhábitats, se recomienda medir su presencia en cada población en futuros estudios. Dado que *H. taragui* como se mencionó anteriormente, es especialista en el uso de microhábitats, este factor podría estar influyendo en el tamaño de la población y sería importante poner a prueba la primera hipótesis mencionada. O bien, en futuros estudios, la medición del perfil térmico de las grietas podría ser esencial para evaluar la disponibilidad de refugios y estimar los riesgos térmicos de *H. taragui*, especialmente en el contexto del cambio climático.

La proporción de sexos en las poblaciones animales generalmente sigue una proporción de 1:1 (Fisher, 1930). Sin embargo, se han observado desviaciones significativas de esta proporción en varios grupos, incluyendo los lagartos. Para explicar estas desviaciones se han propuesto varias hipótesis: i) la determinación del sexo dependiente de la temperatura; ii) una mayor mortalidad de uno de los sexos; o iii) mayores tasas de emigración entre un sexo (Gibbons, 1970, 1990). Los resultados obtenidos en la presente tesis indican, consistentemente, que la proporción de sexos está sesgada hacia los machos en ambas poblaciones, y esta diferencia es aún más notable en el cerro Nazareno. Si bien, en algunas especies de geos la determinación del sexo ocurre a través de la temperatura (Gamble, 2010), no se ha estudiado el mecanismo de determinación del sexo en el género *Homonota*. Además, los datos de supervivencia de la especie de este estudio no mostraron diferencias significativas en la supervivencia entre machos

y hembras, por lo que la hipótesis de diferencias en la mortalidad no tendría respaldo en *H. taragui*. Por lo tanto, es probable que estemos frente a un caso de emigración de uno de los sexos, siendo las hembras las que posiblemente estén emigrando o moviéndose en búsqueda de nuevos microhábitats como ser las grietas de las rocas grandes mencionadas anteriormente. Esto se deduce de la significativamente mayor probabilidad de recaptura observada en machos, los cuales fueron encontrados debajo de la misma roca donde fueron inicialmente avistados. Estos indicios respaldan la hipótesis de una emigración cercana de las hembras en *H. taragui*. En estudios realizados en *H. uruguayensis* (Vieira *et al.*, 2020) han encontrado que las hembras presentan un área de acción (*Home range*) y desplazamientos mayores que los machos. Si bien, en esta tesis no fue posible calcular el “home range” de la especie, la inclinación hacia los machos en la proporción de sexos encontrada sugiere la posibilidad de que las hembras tengan una mayor tendencia a emigrar o a tener un área de acción más amplia que los machos. Los autores atribuyen la diferencia, a favor de las hembras, al hecho, posiblemente relacionado con el comportamiento de construcción de nidos comunales de *H. uruguayensis*. Aunque no se hayan registrado puestas comunales en *H. taragui* en este estudio, no se descarta la posibilidad de que este comportamiento ocurra en esta especie.

Además de lo mencionado anteriormente, como se muestra en la figura 3.8, la proporción de adultos y juveniles entre las poblaciones fue significativamente diferente (3,81 en CC frente a 14 en CN), encontrándose mayor cantidad de juveniles en el cerro Chico. El mayor registro de individuos juveniles en esta población podría estar relacionada con una mayor densidad de individuos registrados en el cerro Chico. Estos resultados sugieren indirectamente que la población de *H. taragui* en el cerro Chico puede estar experimentando un crecimiento. Es importante considerar que la disponibilidad de hábitat adecuado y recursos, como alimento y refugio, ejerce una influencia sobre la proporción de juveniles y adultos en una población de reptiles. Si el hábitat proporciona condiciones favorables para la reproducción y el desarrollo de los juveniles, es probable que se registre una mayor cantidad de ellos (Begon *et al.*, 1986). Nuevamente, esta variable debería ser considerada en futuros estudios para un mejor entendimiento de la dinámica poblacional.

El dimorfismo sexual es un fenómeno común en las lagartijas, según Anderson (1994). Este dimorfismo evoluciona debido a la selección sexual, que sostiene que los machos deberían ser más grandes (Shine, 1978; 1994; Berry y Shine, 1980) y desarrollar órganos exagerados relacionados con el éxito en la rivalidad y defensa territorial, especialmente en linajes donde se presenta agresión macho-macho. En esta tesis, se encontró que los machos tienen cabezas más

anchas que las hembras de manera estadísticamente significativa. Aunque esta diferencia no es fácilmente observable a simple vista, se acepta la Hipótesis 1 de este capítulo. Se proponen dos posibles explicaciones para esta diferencia a favor de los machos. En primer lugar, de acuerdo con la teoría de la selección sexual, los lagartos usan sus cabezas como armas durante los combates. La selección sexual favorecería a los machos más grandes, ya que su mayor tamaño les proporcionaría una ventaja para desplazar o dominar a oponentes más pequeños en los enfrentamientos intra-sexuales. En segundo lugar, estas diferencias en el tamaño corporal entre machos y hembras podrían ser consecuencia de diferencias en el uso de recursos alimentarios, una estrategia para evitar superposición en el nicho trófico. Esto sugiere que machos y hembras pueden tener diferentes patrones de alimentación y/o uso de microhábitats (Pianka, 1976; Toft, 1980; Houston y Shine, 1993; Herrel et al., 2009). Estudios previos sobre la variación sexual en la dieta en otras especies del género, como *H. andicola* (Blanco et al., 2009), *H. darwini* (Kun et al., 2010) y *H. fasciata* (Nieva Cocilio et al., 2016), respaldan esta hipótesis. Sin embargo, se requieren investigaciones adicionales sobre ecología trófica en *H. taragui* para comprobar esta hipótesis. Además, se ha reportado dimorfismo sexual en otras especies del género: en una población de *H. fasciata* en la provincia de Salta, Argentina, se encontró dimorfismo sexual en el ancho, largo y alto de la cabeza, siendo mayor en machos (Cruz, 1994), coincidiendo con nuestros resultados. Por otro lado, en una población de la misma especie en la provincia de San Juan (Argentina), se encontró dimorfismo sexual en la longitud radio-cúbito, siendo mayor en hembras que en machos, y en la longitud tibia-fíbula, siendo esta variable de mayor longitud en machos (Nieva et al., 2013). Estos resultados sugieren que las diferencias entre sexos de *H. fasciata* podrían variar entre poblaciones. Ambos estudios sugieren que la diferencia en el tamaño de la cabeza a favor de los machos podría ser el resultado de encuentros agresivos, ya que se sabe que estos geos son marcadamente territoriales (Abdala, 1986; Vitt, 1986; Cruz 1994, Nieva et al., 2013). La alta fidelidad de *H. taragui* a su microhabitat, podría sugerir también una elevada territorialidad que podría asociarse a las diferencias de tamaño registradas.

En esta tesis se han medido varios datos morfométricos, entre ellos el ancho de la base de la cola, que se utiliza como un índice no invasivo de almacenamiento de energía debido a la concentración de reservas de lípidos en esta área (Doughty et al., 2003). Al analizar los individuos capturados en el cerro Nazareno y compararlos con los del cerro Chico, se observaron mayores valores tanto en ancho de la cloaca (AnCo) como en el ancho de la base de la cola (AnBC) a favor del primero, tal como se detalla en la Tabla 1.1. Esto sugiere que los individuos del cerro Nazareno están almacenando una mayor cantidad de energía en comparación con los individuos

del cerro Chico. El almacenamiento de energía en los organismos está estrechamente vinculado con la disponibilidad y el acceso a recursos alimentarios. Cuando los individuos de una población tienen acceso a una abundancia de alimentos, pueden consumir más y, por ende, acumular una mayor cantidad de energía en forma de reservas corporales (Bozinovic y Gallardo, 1993). Estas reservas pueden ser ventajosas para sobrevivir en situaciones de escasez de alimentos o para invertir en procesos reproductivos y crecimiento. Esto también se respalda con los resultados que muestran tasas de supervivencia más altas en los individuos del cerro Nazareno.

Respecto a la otra variable morfológica que es mayor en los individuos del cerro Nazareno, el ancho de la cloaca (AnCo), se considera que esta diferencia entre poblaciones podría ser atribuida a un evento estocástico de plasticidad fenotípica. Este hallazgo plantea la posibilidad de que, debido al aislamiento de las poblaciones de esta especie, se esté produciendo una interrupción en el flujo genético, lo cual podría estar provocando estas diferencias fenotípicas encontradas en las poblaciones. Esta situación podría aumentar la vulnerabilidad de la especie, ya que la disminución en el flujo genético puede resultar en depresión endogámica, acumulación de alelos perjudiciales, reducción del potencial adaptativo y, en última instancia, extinción local (Fahrig, 2003; Crispo et al., 2011). Diferencias entre poblaciones para el ancho de la cloaca no fue registrada para otras especies del género *Homonota* (Felappi, 2012).

En esta tesis, se planteó el objetivo de determinar la estructura de edades de las poblaciones y estimar los parámetros demográficos clave, como la edad de madurez sexual, la edad media de las poblaciones y la longevidad. En relación con la Hipótesis 2 planteada para estos objetivos, los resultados obtenidos permiten aceptarla parcialmente. Aunque se registró una mayor cantidad de adultos que de juveniles en las poblaciones, la tasa de supervivencia entre las diferentes clases etarias no varió significativamente.

Al analizar la distribución de edades, se observó una similitud marcada entre ambas poblaciones de los dos cerros. Es decir, no se encontraron diferencias sustanciales en la distribución de edades entre las dos poblaciones de *H. taragui*. La falta de diferencias significativas en las edades entre estas poblaciones sugiere una cierta homogeneidad en los factores que afectan a los individuos en ambos cerros. Aspectos como el entorno ecológico, la disponibilidad de recursos y los factores de presión selectiva podrían estar actuando de manera similar en ambos hábitats. Esta uniformidad en la estructura de edades podría indicar una adaptación eficaz de *H. taragui* a las condiciones relativamente estables de estas áreas en comparación con otros lugares con climas más extremos.

En relación a otros parámetros demográficos vinculados con la edad, se ha identificado una posible disparidad en la edad de madurez sexual entre los sexos en esta especie. En concreto, se ha observado que los machos alcanzan la madurez sexual a los 2 años, mientras que las hembras lo logran a los 3 años. Se ha propuesto en la literatura que una madurez sexual temprana se relaciona con ciclos de vida más cortos (Tinkle, 1970; Begon et al., 1986). Los resultados de este trabajo lo respaldan, ya que la longevidad máxima encontrada en *H. taragui* fue de 7 años ($n = 1$), a diferencia de otras especies dentro del mismo género, donde se han registrado individuos de hasta 17 años (*H. darwini*, Piantoni et al., 2006). Este ciclo de vida más breve en la especie objeto de estudio podría sugerir una inversión de energía en reproducción rápida y eficiente.

Además, es interesante señalar que la edad de madurez sexual temprana en *H. taragui* contrasta con los hallazgos en *H. darwini* (Piantoni et al., 2006), donde la madurez sexual se alcanza a los 9 años en machos y a los 5 años en hembras. En ese estudio también se informó, como se mencionó anteriormente, que se registró una longevidad de hasta 17 años. Los autores de esa investigación atribuyeron estos resultados a las condiciones climáticas extremas en la región patagónica y cómo *H. darwini* se adapta a esas demandas climáticas. En contraste, el clima subtropical en el área de distribución de *H. taragui* no presenta cambios climáticos abruptos ni condiciones climáticas extremas, lo que podría explicar la madurez sexual y longevidad más tempranas en los individuos de *H. taragui* en comparación con *H. darwini*.

Hasta el momento, no se han documentado investigaciones, además de las mencionadas previamente en *H. darwini*, que establezcan una relación entre la edad y los parámetros demográficos en otras especies pertenecientes al mismo género. Por tanto, se enfatiza el valor añadido de esta tesis al proporcionar información significativa para una comprensión más específica y detallada de especies poco estudiadas y vulnerables.

5.6.2 SUPERVIVENCIA DE *HOMONOTA TARAGUI*

A través del estudio de marca-recaptura, se ha identificado un efecto transitorio en ambas poblaciones de *H. taragui*, similar en ambos sexos. Este efecto transitorio sugiere una presencia de más geos en la zona de estudio vistos en un sólo evento de captura, bajo el supuesto del modelo CJS. Es decir, hay individuos que se comportan como transitorios, pasando por el área de estudio, es decir, en los roquedales de las cimas y laderas de los dos cerros, pero sin establecerse allí. Es posible que estos individuos estén en constante movimiento en busca de pareja o de nuevos microhábitats con mejores condiciones para asentarse. Este patrón de comportamiento es similar al observado en otras especies del género, como *H. uruguayensis* (Vieira, 2020), quienes han encontrado, como se mencionó anteriormente, que las hembras se desplazan en busca de pareja.

El análisis de supervivencia en *H. taragui* no reveló diferencias significativas entre machos y hembras. Se ha sugerido que las disparidades en la mortalidad entre sexos pueden estar asociadas con diferencias en el tamaño corporal, donde los individuos más grandes tienden a presentar una mayor mortalidad (Iverson et al., 2006). Esto podría aplicarse a nuestros resultados, ya que, aunque los machos tienen cabezas más anchas, estas diferencias no son fácilmente observables a simple vista. El tamaño corporal está estrechamente vinculado con la aptitud física de un animal, ya que influye en la longevidad, fecundidad, tasa metabólica y tolerancia al estrés ambiental (Calder, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984). En los resultados obtenidos, la supervivencia similar entre machos y hembras de *H. taragui* podría explicarse por la similitud en el tamaño corporal adulto entre ambos sexos.

Por otro lado, al comparar la supervivencia de los individuos entre las poblaciones, encontramos que la tasa de supervivencia es significativamente mayor en el cerro Nazareno. Este cerro, al ser de mayor tamaño, posiblemente ofrece una mayor disponibilidad de recursos y, como se mencionó previamente, esta idea podría respaldar el resultado de que los individuos de esta población poseen un mayor ancho de la base de la cola, donde se almacena energía. En contraste, el cerro Chico, al ser más pequeño, podría estar generando una mayor competencia intraespecífica por los recursos, lo que se traduce en una menor supervivencia de los individuos. Por lo tanto, sugerimos que estos resultados deben ser considerados en futuros proyectos, especialmente en la planificación de estrategias de conservación de estas poblaciones *H. taragui*.

Continuando con el análisis de los aspectos ecológicos que pueden influir en la probabilidad de supervivencia de la especie, es relevante resaltar que, mediante nuestros

estudios de marca-recaptura, no se observó ningún flujo de individuos entre ambos cerros. Es decir, ningún individuo capturado y marcado en un cerro fue recapturado posteriormente en el otro. Este hallazgo refuerza aún más que la distribución geográfica de *H. taragui* es extremadamente reducida y que las poblaciones están actualmente aisladas entre sí. Los cerros Chico y Nazareno se encuentran separados por 1 km de pastizales, plantaciones de cítricos y áreas ganaderas, sin microhábitats disponibles que permitan el intercambio de individuos entre estas poblaciones. Además, el cerro Capará, donde se encuentra la tercera población conocida de esta especie, se ubica a 6 km de distancia (Figura 2.1, Cajade et al., 2013; Fandiño et al., 2017). En lagartos, se ha documentado que la endogamia y la disminución de la variabilidad genética pueden tener consecuencias desventajosas, como malformaciones o disminución de la supervivencia de los individuos (Olsson et al., 1996). Además, se han reportado fenotipos asociados a genes recesivos deletéreos como el albinismo en *H. taragui* (Courtis et al., 2015). Por tanto, este aislamiento de las poblaciones respalda la vulnerabilidad de esta especie. La falta de conexión entre las poblaciones podría llevar a un aumento de la endogamia, lo que podría tener efectos negativos en la variabilidad genética, en la salud y supervivencia de los individuos. La existencia de poblaciones aisladas y la ausencia de flujo génico entre ellas plantea una seria preocupación para la conservación de *H. taragui*.

En este estudio, utilizamos la técnica de corte de falange para marcar a los individuos de las poblaciones de *H. taragui*. Los estudios sobre ecología de poblaciones necesitan datos sobre parámetros demográficos, que se obtienen mediante estudios a largo plazo que se basan en la identificación de individuos. Nuestros resultados indican que esta técnica fue efectiva, ya que las marcas fueron permanentes y permitieron la identificación de los individuos marcados en sucesivos muestreos. Además, no se observaron evidencias de consecuencias negativas en el comportamiento de individuos marcados. En contraposición, un estudio realizado en *H. uruguayensis*, se utilizó la técnica de anillado en los miembros posteriores (Vieira et al., 2020). En dicho estudio, encontraron que algunos individuos experimentaron lesiones, como extremidades atrofiadas, debido a que los anillos se colocaron demasiado ajustados. Además, se observó una alta incidencia de pérdida de extremidades en la población, posiblemente debido al comportamiento de los geos de refugiarse debajo de rocas (Vieira et al., 2020). Es importante considerar cuidadosamente la elección de la técnica de marcado para minimizar cualquier posible impacto negativo en la salud y el comportamiento de los individuos marcados.

5.6.3 ECOLOGÍA REPRODUCTIVA

En este estudio, se planteó como objetivo analizar el patrón de actividad reproductiva a lo largo de dos años de muestreo y estimar el período reproductivo de *H. taragui*. Como hemos mencionado previamente, este es uno de los aspectos aún desconocidos y que necesitan ser descritos para esta especie. Los resultados revelaron que la actividad reproductiva se observó durante los periodos de primavera/verano en ambos años muestreados (Figura 3.17). Así, se acepta parcialmente la hipótesis 4 planteada, en cuanto a la coincidencia del periodo reproductivo y las condiciones climáticas favorables. Es importante destacar que todas las especies del género *Homonota* se reproducen en los meses más cálidos del año (Abdala, 1997). Estos hallazgos coinciden con estudios previos realizados en *H. andicola* (Fernández Reinoso et al., 2021), *H. fasciata* (Nieva et al., 2013), y *H. horrida* (Aun y Martori 1994; Cruz 1994; Martori et al. 2002; Pelegrin y Bucher 2015). Es fundamental reconocer que la actividad reproductiva de los lagartos puede verse influenciada por diversos factores ambientales y biológicos, como la disponibilidad de recursos alimenticios, la temperatura, la humedad y la competencia por parejas reproductivas (Vitt, 1986; Shine, 1988). Por lo tanto, estos resultados sugieren que las condiciones ambientales durante los periodos de primavera/verano pueden jugar un papel importante en la regulación de la actividad reproductiva de *H. taragui*, al igual que ocurre en otras especies del mismo género.

En este estudio también se propuso determinar el número individual de oviposturas por periodo reproductivo, la cantidad de huevos en cada ovipostura y la presencia o ausencia de oviposturas comunales en *H. taragui*. Tras llevar a cabo intensivos muestreos, hemos encontrado hembras grávidas en ambos años muestreados como se observa en la figura 3.17. A partir de estos hallazgos, se determina que *H. taragui* se reproduce anualmente. Sin embargo, dado que no se pudo determinar el sistema de apareamiento, esta parte de la hipótesis 4 de este capítulo no pudo ser comprobada. De acuerdo a los resultados obtenidos, hay patrones reproductivos similares a los observados en *H. fasciata* (Nieva et al., 2013) y en *H. andicola* (Fernández Reinoso et al., 2021). En contraste, en *H. darwini* se ha observado que algunas hembras pueden tener un ciclo reproductivo bienal, con un año de reproducción seguido de un año sin reproducción, mientras que los machos mantienen un ciclo reproductivo anual (Ibargüengoytía y Casalins, 2007). Estas diferencias en los ciclos reproductivos podrían estar asociadas con las condiciones ambientales del entorno en el que habita *H. darwini*, que es un ambiente templado y frío. Estas condiciones estacionales y la disponibilidad de recursos pueden influir en la reproducción de las hembras y ajustar sus ciclos reproductivos. Por lo tanto, es importante

considerar los factores ambientales al estudiar la reproducción de los geos, ya que esto puede tener implicancias para la dinámica de las poblaciones y la conservación de estas especies.

Originalmente se describió que el género *Homonota* presenta una ovipostura de uno o dos huevos por puesta (Abdala, 1997). Aunque no se pudo determinar el número de huevos por ovipostura en *H. taragui*, las observaciones de hembras grávidas siempre con un único huevo, y los hallazgos de oviposturas conformadas por único huevo, sugieren que esta especie realiza oviposturas de un huevo por puesta. En *H. horrida* se encontró que las hembras ponen dos huevos al año, en diferentes momentos y en puestas de un huevo cada una (Cruz, 1994). Resultados similares se describieron en *H. fasciata*, donde las hembras tienen una reproducción estacional en primavera, con una triple postura por ciclo de un huevo por puesta, mientras que los machos presentan una reproducción continua (Nieva et al., 2013). En *H. andicola*, las hembras producen un solo huevo en al menos dos nidadas por ciclo y los machos tienen un ciclo reproductivo continuo (Fernández Reinoso et al., 2021). En resumen, en las especies del género *Homonota* las hembras colocan uno o dos huevos y pueden presentar varias oviposturas en el año, que pueden estar influenciados, como se mencionó anteriormente, por factores ambientales y biológicos. Se requieren un estudio más detallado de la ecología reproductiva de *H. taragui* para determinar con exactitud el número de huevos por ovipostura. Así mismo, estudios reproductivos más específicos podrían determinar características como ser fecundidad, tamaño del huevo y el esfuerzo reproductivo que con los datos obtenidos en este trabajo no se pudo determinar. Este hallazgo podría ser relevante al momento de seleccionar estrategias de conservación.

Para comprender de manera integral la biología reproductiva de una especie, es necesario abordarla desde diferentes niveles de organización biológica, como el molecular, celular, fisiológico, morfológico, orgánico, ecológico y filogenético (Crews y Gans, 1992). Este enfoque interdisciplinario permite obtener una visión completa de la historia natural de una especie, considerando no solo los aspectos reproductivos, sino también su relación con el entorno y su evolución a lo largo del tiempo. En *H. taragui* se debería abordar con mayor profundidad su ecología reproductiva para el conocimiento y entendimiento de la especie.

5.6.4 COMENTARIOS FINALES

El Paraje Tres Cerros es un sistema singular de afloramientos rocosos aislados que funcionan como islas biogeográficas, conocidos como inselbergs. Este tipo de ecosistemas aislados ofrecen una excelente oportunidad para estudiar temas de gran interés mundial que pueden afectar la biología de la conservación, así como para comprender los procesos ecológicos y evolutivos (Porembski y Barthlott, 2000). En este escenario se encuentra *H. taragui*, con sus peculiares comportamientos, para poder ser estudiado como modelo en el conocimiento de la ecología de una especie en peligro crítico.

Se requieren estudios que proporcionen información fundamental sobre la biología y la ecología de especies poco conocidas para establecer una base de conocimientos que permita tomar decisiones de conservación y definir estrategias de manejo. Este conocimiento es esencial para proponer pautas de conservación basadas en la ciencia para esta especie. La especialización en microhábitats, la falta de conectividad entre poblaciones y los parámetros demográficos analizados en este estudio, nos brindan una mayor comprensión de la vulnerabilidad de *H. taragui*, lo que nos permite contribuir de manera efectiva a su conservación.

5.7 BIBLIOGRAFÍA DEL CAPÍTULO I

- Abdala, V. (1986). Commentaire sur la «position dressée» adoptée par *Homonota horrida* en captivité. *Revue française d'aquariologie (Nancy)*, 13(3), 87-88.
- Abdala, V. (1997). Los geckos de Argentina. *Universidad Nacional de Tucumán, Serie Monográfica y Didáctica de la Facultad de Ciencias Naturales*, 29, 44.
- Anderson, R. A. (1994). Functional and population responses of the lizard *Cnemidophorus tigris* to environmental fluctuations. *American Zoologist*, 34(3), 409-421.
- Anderson, R. A., & Vitt, L. J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84, 145-157.
- Aun, L., & Martori, R. (1994). Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología*, 8.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C. R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications.
- Berry, J. F., & Shine, R. (1980). Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia*, 185-191.
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The evolution of body size: what keeps organisms small?. *The quarterly review of biology*, 75(4), 385-407.
- Blanco, G., Villavicencio, H. J., & Acosta, J. C. (2009). Field body temperature, diet, and reproduction of *Homonota andicola* (Gekkonidae) in Catamarca, Argentina. *Herpetological Review*, 40(2), 156.
- Borges-Landaez, P. A., & Shine, R. (2003). Influence of toe-clipping on running speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian scincid lizard. *Journal of Herpetology*, 592-595.
- Bozinovic, F., & Gallardo, J. C. (1993). Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, 375-382.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). edition 2. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edn. Springer, Berlin.

- Cacciali, P., Ávila, I., & Bauer, F. (2007). A new species of *Homonota* (Squamata, Gekkonidae) from Paraguay, with a key to the genus. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 6(2), 137-146.
- Calder, W. A. (1984). *Size, function, and life history*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Cajade, R., Medina, W. A., Salas, R. M., Fandiño, B., Paracampo, A. H., Garcia, I. D., ... & Álvarez, B. B. (2013). Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biológica* 16: 147-159.
- Camargo, A., Sinervo, B., & Sites Jr, J. W. (2005). Lizards as model organisms for linking phylogeographic and speciation studies. *Molecular Ecology*, 14(13), 4191-4205.
- Castanet, J. (1982). Recherches sur la croissance du tissu osseux des reptiles. Application: la méthode squelettochronologique (Doctoral dissertation, Université Paris VII).
- Castanet, J., & Baez, M. (1991). Adaptation and evolution in Gallotia lizards from the Canary Islands: age, growth, maturity and longevity. *Amphibia-Reptilia*, 12(1), 81-102.
- Castanet, J., & Smirina, E. (1990). Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. In *Annales des sciences naturelles. Zoologie et biologie animale* (Vol. 11, No. 4, pp. 191-196).
- Choquet, R., Reboulet, A. M., Pradel, R., Gimenez, O., & Lebreton, J. D. (2005). M-SURGE 1.8 user's manual. CEFÉ, Montpellier, France, 50.
- Christian, K., Tracy, C. R., & Porter, W. P. (1983). Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology*, 64(3), 463-468.
- Clarke, B., T. (1996). Small size in amphibians-its ecological and evolutionary implications. *Symposium Zoological Soc. Lond.* N°69: 201-224.
- Colli, G. R., Mesquita, D. O., Rodrigues, P. V., & Kitayama, K. (2003). Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, 37(4), 694-706.
- Cormack, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, 51(3/4), 429-438.

- Courtis, A. C., Cajade, R., Piñeiro, J. M., Hernando, A. B., & Marangoni, F. (2015). First record of albinism in the Taragüi Gecko *Homonota taragui* (Squamata: Phyllodactylidae). *Herpetology Notes* 8: 425-427.
- Crispo, E., Moore, J. S., Lee-Yaw, J. A., Gray, S. M., & Haller, B. C. (2011). Broken barriers: Human-induced changes to gene flow and introgression in animals: An examination of the ways in which humans increase genetic exchange among populations and species and the consequences for biodiversity. *BioEssays*, 33(7), 508-518.
- Crews, D. A. V. I. D., & Gans, C. (1992). The interaction of hormones, brain, and behavior: an emerging discipline in herpetology. *Biology of the Reptilia*, 18, 1-23.
- Cruz, F. B. (1994). Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del Chaco occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8.
- Donnelly, M. A., & Guyer, C. (1994). Mark-recapture. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians, 183-200.
- Doughty, P., Shine, R., & Lee, M. S. (2003). Energetic costs of tail loss in a montane scincid lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 135(2), 215-219.
- Eden, C. J., Whiteman, H. H., Duobinis-Gray, L., & Wissinger, S. A. (2007). Accuracy assessment of skeletochronology in the Arizona tiger salamander (*Ambystoma tigrinum nebulosum*). *Copeia*, 2007(2), 471-477.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fandiño, B., Fernández, J. M., Thomann, M. L., Cajade, R., & Hernando, A. B. (2017). Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. *Rev Biol Trop* 65(2): 535-550.
- Felappi, J. F. (2012). Filogeografia e conservação de *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), lagarto endêmico da Savana Uruguia.
- Ferguson, G. W., & Fox, S. F. (1984). Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution*, 342-349.

- Fernández Reinoso, R. D., Blanco, G. M., Acosta, J. C., Corrales Zuñiga, L. A., Valdez Ovallez, F. M., & Acosta, R. (2021). Reproduction and Sexual dimorphism of the endemic andean Gecko *Homonota andicola* (Squamata: Phyllodactylidae) from Central Western Argentina.
- Fisher, R. A. (1930) The Genetical Theory of Natural Selection (Oxford Univ. Press, Oxford).
- Fitch, H. S. (1980). Reproductive strategies of reptiles. *Reproductive biology and diseases of captive reptiles, SSAR Contributions to Herpetology*, 25-31.
- Foufopoulos, J., & Ives, A. R. (1999). Reptile extinctions on land-bridge islands: life-history attributes and vulnerability to extinction. *The American Naturalist*, 153(1), 1-25.
- Gamble, T. (2010). A review of sex determining mechanisms in geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development*, 4(1-2), 88-103.
- Gibbons, J. W. (1970). Sex ratios in turtles. *Researches on population ecology*, 12(2), 252-254.
- Gibbons, J. W. (1990). Sex ratios and their significance among turtle populations. *Life history and ecology of the slider turtle*, 171-182.
- Godoy, M., & Pincheira-Donoso, D. (2009). Multi-maternal nesting behaviour and a potential adaptive signal for its evolution in the Argentinean geckonid lizard *Homonota borelli*. *Journal of Biological Research-Thessaloniki*, 12, 221-224.
- Gutiérrez, J. (2009). Estudio comparado del crecimiento y fisiología térmica de dos poblaciones de *Liolaemus pictus argentinus* a diferente altitud. *Unpubl. diss., Univ. Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Provincia de Rio Negro, Argentina*.
- Hasumi, M. (2010). Age, body size, and sexual dimorphism in size and shape in *Salamandrella keyserlingii* (Caudata: Hynobiidae). *Evolutionary Biology*, 37, 38-48.
- Hernández-Gallegos, O., Mendez-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(4), 415-421.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Moravec, J., & Ross, C. F. (2009). Sexual shape dimorphism in Tuatara. *Copeia*, 2009(4), 727-731.

- Herrel, A., Van Damme, R., & de Vree, F. (1996). Sexual dimorphism of head size in *Podarcis spanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, 46(3.4), 253-262.
- Houston, D., & Shine, R. (1993). Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *Journal of animal Ecology*, 737-748.
- Hutchinson, G. E. (1978). An introduction to population ecology. New Haven, Conn: Yale Univ. Press.
- Ibargüengoytía, N. R. (2008). Estrategias reproductivas en reptiles. *Herpetología de Chile*, 391-425.
- Ibargüengoytía, N. R., & Casalins, L. M. (2007). Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology*, 41(1), 72-80.
- Iverson, J. B., Converse, S. J., Smith, G. R., & Valiulis, J. M. (2006). Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cyclura inornata*): Human disturbance and density-dependent effects. *Biological Conservation*, 132(3), 300-310.
- Jolly, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52(1/2), 225-247.
- Jones, O. R., Scheuerlein, A., Salguero-Gómez, R., Camarda, C. G., Schaible, R., & Casper, B. B. (2008). Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 451(7181), 704-706.
- Kearney, M. (2002). Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology*, 27(3), 205-218.
- Kubisch, E., Piantoni, C., Williams, J., Scolaro, A., Navas, C. A., & Ibargüengoytía, N. R. (2012). Do higher temperatures increase growth in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed at temporal and geographic scales. *Journal of Herpetology*, 46(4), 587-595.
- Kun, M. E., Piantoni, C., Krenz, J. D., & Ibargüengoytía, N. R. (2010). Dietary analysis of *Homonota darwini* (Squamata: Gekkonidae) in northern Patagonia. *Current Zoology*, 56(4), 406-410.

- Lebrenton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62(1), 67-118.
- Leskovar, C., Oromi, N., Sanuy, D., & Sinsch, U. (2006). Demographic life history traits of reproductive natterjack toads (*Bufo calamita*) vary between northern and southern latitudes. *Amphibia-Reptilia*, 27(3), 365-375.
- Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Development and Aging*, 56, 269-269.
- Malcolm, J. R., Liu, C., Neilson, R. P., Hansen, L., & Hannah, L. E. E. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation biology*, 20(2), 538-548.
- Marangoni, F. y López, J. (2021). Esqueletocronología, pp. 112-131. En: Manual de técnicas y protocolos para el relevamiento y estudio de anfibios de Argentina. Parte I. Pereyra, M.L., Etchepare, E. y Vaira, M. (Eds.). Editorial de la Universidad Nacional de Jujuy, EDIUNJU, 2021. ISBN 978-950-721-587-2.
- Martori, R., Juárez, R., & Aun, L. (2002). La taxocenosis de lagartos de Achiras, Córdoba, Argentina: parámetros biológicos y estado de conservación. The lizard Taxocenose of Achiras, Córdoba Argentina: biological parameters and conservation status. *Revista Española de Herpetología*, (16), 73-91.
- Mesquita, D. O., Costa, G. C., Colli, G. R., Costa, T. B., Shepard, D. B., Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2016). Life-history patterns of lizards of the world. *The American Naturalist*, 187(6), 689-705.
- Mesquita, D. O., Faria, R. G., Colli, G. R., Vitt, L. J., & Pianka, E. R. (2016b). Lizard life-history strategies. *Austral Ecology*, 41(1), 1-5.
- Nieva, R. A., Blanco, G. M., Acosta, J. C., & Olmedo, M. (2013). Reproduction and sexual dimorphism in a population of *Homonota fasciata* (Squamata: Phyllodactylidae) from Mount of San Juan, Argentina. *Revista mexicana de biodiversidad*, 84(4), 1266-1272.
- Nieva Cocilio, R. A., Blanco, G. M., & Acosta, J. C. (2016). Effects of season, sex and age on the diet of *Homonota fasciata* (Squamata, Phyllodactylidae) from Monte region of Argentina. *Iheringia. Série Zoologia*, 106.

- Odriozola, M. (2014). Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de cuatro especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Olsson, M., Gullberg, A., & Tegelström, H. (1996). Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Journal of Evolutionary Biology*, 9(2), 229-242.
- Paulissen, M. A. (1988). Ontogenetic and seasonal shifts in microhabitat use by the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Copeia*, 1021-1029.
- Pelegrin, N., & Bucher, E. H. (2015). Activity and reproductive patterns of lizards in the Chaco of Argentina. *Journal of Natural History*, 49(43-44), 2693-2708.
- Pianka, E. R. (1976). Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*, 16(4), 775-784.
- Piantoni, C., Cussac, V., & Ibargüengoytía, N. (2006). Growth and age of the southernmost distributed gecko of the world (*Homonota darwini*) studied by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia*, 27(3), 393-400.
- Piñeiro, J. M. (2021). *Ampliando la interpretación funcional de los ecosistemas de inselbergs: una perspectiva desarrollada a partir del estudio multifocal de los anfibios y reptiles del paraje tres cerros*. [Tesis doctoral]. Universidad Nacional del Nordeste.
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D., & Nichols, J. D. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 60-72.
- Prado, C. P. A., Haddad, C. F. B., & Zamudio, K. R. (2000). Cryptic speciation in the frog genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Colombia. *Conservation Biology*, 14(5), 1424-1434.
- Preest, M. R. (1994). Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: why do females take smaller prey than males?. *Journal of herpetology*, 292-298.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., & Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*, 3-97.
- Porembski, S., & Barthlott, W. (Eds.). (2012). *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions* (Vol. 146). Springer Science & Business Media.

- Roberts, B. E., Harris, W. E., Hilton, G. M., & Marsden, S. J. (2016). Taxonomic and geographic bias in conservation biology research: a systematic review of wildfowl demography studies. *PloS one*, 11(5), e0153908.
- Sarre, S. D. (1998). Demographics and population persistence of *Gehyra variegata* (Gekkonidae) following habitat fragmentation. *Journal of Herpetology*, 153-162.
- Seber, G. A. F. (1970). Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns. *Biometrika*, 57(2), 313-318.
- Seber, G. A. F. (1982). The estimation of animal abundance and related parameters (Vol. 8). Caldwell, New Jersey: Blackburn press.
- Seglie, D., Roy, D., & Giacoma, C. (2010). Sexual dimorphism and age structure in a population of *Tylototriton verrucosus* (Amphibia: Salamandridae) from the Himalayan Region. *Copeia*, 2010(4), 600-608.
- Smirina, E. M. (1994). Age determination and longevity in amphibians. *Gerontology*, 40(2-4), 133-146.
- Sinsch, U. (2015). Skeletochronological assessment of demographic life-history traits in amphibians. *The Herpetological Journal*, 25(1), 5-13.
- Schoener, T. W. (1968). The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704–726.
- Schmidt-Nielsen, K., & Knut, S. N. (1984). *Scaling: why is animal size so important?*. Cambridge university press.
- Shine, R. (1978). Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia*, 269-277.
- Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, 131(1), 124-131.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 326-346.
- Stamps, J. A. (1977). The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology*, 58(2), 349-358.
- Stazonelli Sadir, J. C., Cabrera, M. P., & Scrocchi Manfrini, G. J. (2018). *Homonota horrida*: Ututo, chelco o sierra morena.

- Tinkle, D. W., Wilbur, H. M., & Tilley, S. G. (1970). Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24(1), 55-74.
- Toft, C. A. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45, 131-141.
- Verwaijen, D., Van Damme, R., & Herrel, A. (2002). Relationships between head size, bite force, prey handling efficiency and diet in two sympatric lacertid lizards. *Functional Ecology*, 16(6), 842-850.
- Vieira, R. C., Felappi, J. F., Verrastro, L., & Borges-Martins, M. (2020). Home range of *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae) at Rio Grande do Sul State, Brazil. *Brazilian Journal of Animal and Environmental Research*, 3(4), 3678-3691.
- Vitt, L. J. (1986). Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 773-786.
- Webb, J. K., & Shine, R. (1998). Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. *Biological Conservation*, 86(2), 233-242.
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study*, 46(sup1), S120-S139.
- White, E. P., Ernest, S. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in ecology & evolution*, 22(6), 323-330.

5.8 ANEXOS DEL CAPÍTULO I

A continuación, se presentan los anexos del capítulo I: Demografía del geco del taragüi:

- Planillas de campo utilizadas para la toma de datos de los individuos capturados, en donde se registraban los puntos de captura, las variables morfológicas, códigos asignados a cada individuo, además de observaciones climatológicas, las distancias recorridas y el número de rocas relevadas durante cada muestreo.
- Por otro lado, se anexa el trabajo científico publicado en la revista internacional *Anais da Academia Brasileira de Ciências* en el año 2022 con algunos de los resultados obtenidos a partir de esta tesis.

Total de rocas:

Dist

Hora fin:

[illegible]

Fecha		Fecha	
Hr. Inicio	Hr. final	Hr. Inicio	Hr. final
T° inicio	T° final	T° inicio	T° final
Cond. Clima.		Cond. Clima.	
Obs.		Obs.	
Cerro		Cerro	
Total rocas	Dist:	Total rocas	Dist:
Fecha		Fecha	
Hr. Inicio	Hr. final	Hr. Inicio	Hr. final
T° inicio	T° final	T° inicio	T° final
Cond. Clima.		Cond. Clima.	
Obs.		Obs.	
Cerro		Cerro	
Total rocas	Dist:	Total rocas	Dist:
Fecha		Fecha	
Hr. Inicio	Hr. final	Hr. Inicio	Hr. final
T° inicio	T° final	T° inicio	T° final
Cond. Clima.		Cond. Clima.	
Obs.		Obs.	
Cerro		Cerro	
rocas	Dist:	Total rocas	Dist:



ECOSYSTEMS

Population ecology of a critically endangered gecko, endemic to north-eastern of Argentina

AZUL COURTIS, RODRIGO CAJADE, JOSÉ MIGUEL PIÑEIRO, ALEJANDRA HERNANDO, SIMONE SANTORO & FEDERICO MARANGONI

Abstract: *Homonota taragui* is an endemic gecko of the northeast of Argentina. We estimate demographic parameters: number of individuals by populations, sex and ontogenetic stage; sexual dimorphism; survival of this species; and describe the use of microhabitat and movement patterns. We measured 11 morphological variables, determined the sex and marked individually. We found bigger head width in males. Some factors contribute to the vulnerability of this species such as its constrained geographical distribution, use of the specific microhabitat and the isolation of their populations. We highlight demography studies as an essential data source for management and conservation of critically endangered species.

Key words: *Homonota taragui*, microendemism, demography, mark-recapture studies, Paraje Tres Cerros.

INTRODUCTION

Population ecology studies on the structure and dynamics of biological populations provide essential and valuable information about the target species (Hutchinson 1978). Effective conservation policies can be planned only after a clear understanding of the ecological processes and the assessment of the demographic parameters underlying the population dynamics of a species. The quantitative estimation of the population vital rates, such as birth, mortality, immigration and emigration, are therefore especially relevant for threatened species. Endemic species, often poorly studied, are intrinsically vulnerable because the restricted distribution area limits their capability of resilience to environmental changes (Malcolm et al. 2006).

The evolution of endemic species is favored in discrete ecosystems, with a medium

to high degree of contrast with respect to its surroundings matrix (Watson 2002). In some areas, the irregular surface of the land may act as a geographical barrier to the gene flow and promote the evolution of endemism (Porembski et al. 1998, Fredericksen et al. 2003). As an example, endemic species are often found in “inselbergs” (from the Germanic “island-mountain”), which are solitary, usually monolithic mountains or groups of mountains which rise abruptly from surrounding plains, like rocky outcrops (Porembski et al. 1998). These geological features that protrude from the surrounding land surface behave like true geographic islands. In these areas, the combination of unique environmental conditions (e.g., microclimate and soil) and biotic communities often results in habitats singularities ecologically (Porembski & Barthlott 2000, Burke 2003, Fredericksen et al. 2003). The inselbergs provide a set of

microhabitats available to many animal species, several endemics. The environmental conditions of the inselbergs are unique in terms of, such as, heat radiation from the rock surface after sunset, (high) temperature during the daytime, abundant water availability, high humidity, and several other structural characteristics (Fredericksen et al. 2003).

There are cases of endemics species on inselbergs for species of the *Homonota* genus (*H. rupicola* and the microendemism of *H. taragui*, see below). The genus *Homonota* (Phyllodactylidae, Squamata) comprises 13 species of nocturnal and terrestrial lizards (Cacciali et al. 2018) distributed in Argentina, Bolivia, Brazil, Paraguay and Uruguay (Abdala 1997, Avila et al. 2012, Cajade et al. 2013a, Morando et al. 2014, Cacciali et al. 2017, 2018). Regarding the distribution range of the species of the genus, some of them, (*H. darwini*, *H. borellii*, *H. andicola* and *H. underwoodi*), have a wide geographical distribution, whereas others (*H. uruguayensis* and *H. whitii*), have intermediate distribution (>400 km²), and *H. rupicola* and *H. williamsii*, are restricted to minimal ranges (Morando et al. 2014, Cacciali et al. 2017). *Homonota taragui* is the species with the smallest distribution known for this genus, less than 2 km². However, due to lack of scientific studies on this taxon, the geographical distribution of some species of the genus *Homonota* (*H. fasciata*, *H. horrida*, *H. septentrionalis*, *H. marthae*) is still vaguely known (Cacciali et al. 2017). All *Homonota* species are oviparous and insectivorous (Ceï 1986, 1993, Abdala 1997), mostly terrestrial and able of colonizing different environments, like sandy habitats, humid leaf litter and rocky habitats (Kluge 1964, Ceï 1986, 1993). The literature on *Homonota* species have focused on essential aspects of ecology and biology (*H. fasciata*; Kluge 1964, Aun & Martori 1994, Gómez & Acosta 2001, Nieva Cocilio et al. 2016), refuge

use (*H. borellii*, *H. darwini* and *H. rupicola*; Cruz et al. 2004, Aguilar & Cruz 2010, Cacciali et al. 2015) reproduction (*H. horrida*, *H. darwini* and *H. fasciata*; Cruz et al. 1994, Ibagüengoytia & Casalins 2007, Nieva et al. 2013), behavior (*H. borellii*; Godoy & Pincheira-Donoso 2009), diet (*H. darwini* and *H. fasciata*; Kun et al. 2010, Nieva Cocilio et al. 2016), growth (*H. darwini*; Piantoni et al. 2006, Kubisch et al. 2012) and phylogeny (*H. uruguayensis*; Morando et al. 2014, Felappi et al. 2015, Cacciali et al. 2017, Daza et al. 2017). However, there is still a substantial lack of knowledge regarding the biology and ecology of the genus *Homonota* and in particular for recently described species and for those with restricted distributions. The taragüi gecko (*Homonota taragui*, Figure 1) is endemic to the Paraje Tres Cerros (Corrientes, Argentina). Only three populations of this species are known, and each of them inhabits one rocky outcrop. Due to being recently described (Cajade et al. 2013a) and understudied, information about this species is limited to some aspects of natural history and microhabitat use (Odriozola 2014). The taragüi gecko is a microhabitat specialist, found only in rock-rock substrates, that is, its microhabitat is characterized by being made up of large blocks of rocks, where smaller rocks are supported (Figure 2). Since its description, the populations of *H. taragui* have been listed as vulnerable. The vulnerability of this species is related to its constrained geographical distribution, so any environmental change on its habitat, might cause the irreparable decline in any of the three existing populations, or even the extinction of all known populations (Cajade et al. 2013a). Besides, the first record of an albino *Homonota* specimen in *H. taragui*, triggered alarms that the population maybe were suffering an increase in inbreeding depression by the expression of the recessive alleles of albinism (Courtis et al. 2015). Also, the particular environmental



Figure 1. Adult of *Homonota taragui*.

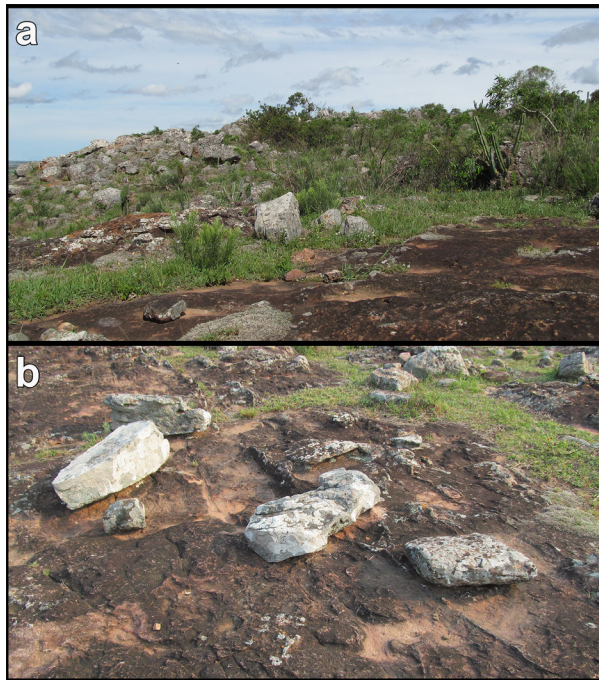


Figure 2. Rocky environments of the hills of Paraje Tres Cerros (a) where the microhabitat of *Homonota taragui* is located (b). This microhabitat is formed by large blocks of rocks where smaller rocks are supported (rock-rock substrate).

(rocky outcrops) and the fragmentation of its populations make a scenery where *H. taragui* experiments an evolution in isolation, allowing the study and detailed understanding of its biology. With scarce information available for its biology in 2016, *H. taragui* was classified as “critically endangered” according to IUCN criteria (Arzamendia et al. 2016). Fortunately, since 2014, two of the three discrete rocky outcrops are protected by the creation of a private conservation area, providing the protection of two of the three populations of *H. taragui*.

The limited knowledge of the biology and the current state of their populations, the new worrisome clues about the critical situation of *H. taragui* demonstrate the need to obtain, as soon as possible, quantitative data to designate effective protection measures and safeguard the populations of this species. The characteristics of the study site, which is small, and behaves like real islands (natural laboratories), allow a detailed study and monitoring of the individuals of this species. This study aims to (i) estimate the number of individuals per populations, sex and ontogenetic stage; (ii) evaluate the existence of sexual dimorphism and the potential causes; (iii) estimate the survival probabilities of each population to identify the most vulnerable groups; and (iv) describe the microhabitat use and movement patterns.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study area occurs in the Ñandubay district of the Espinal phytogeographic province (Cabrera 1976). The climate of this region is subtropical (according to the classification of Köppen 1900) and perhumid without a pronounced dry season (according to the rain regime proposed by Bagnouls & Gaussen 1997). Mean annual temperature is 21.5°C, the warmest

month is January (26°C) and the coldest month is July (14°C). Mean annual precipitation reaches 1500mm, with the driest season in winter and the rainiest season in autumn (Carnevali 1994).

The topographic relief of the Paraje Tres Cerros (Figure 3) is made of three rocky outcrops, locally known as “the hills”: Nazareno (29°0.6′26.51″S 56°55′56.90″W, 179 m a.s.l., 83 ha), Capará (29°0.9′14.00″S 56°51′44.5″W, 158 m a.s.l., 79 ha) and Chico (20°0.6′45.74″S 56°55′7.78″W, 148 m a.s.l., 34 ha). These rocky outcrops consist of quartz sandstone rocks of the late Jurassic and early Cretaceous period (Herbst & Santa Cruz 1999) of the stratigraphic formation Botucatu (Aceñolaza 2007). These rocky outcrops are the only elevations in the region, representing isolated hills that rise over a flooded plain. The environmental conditions of these hills are strictly related to their exposure. Sparse shrub vegetation with grasses characterizes the northern slope, whereas in the southern slope, there are scattered patches of hydrophilic forest (Parodi 1943, Cajade et al. 2013b).

Field data collection

Surveys were conducted for 5 days every month from April 2015 to April 2017. We sampled two populations of *Homonota taragui*: the Chico population (CP hereafter) and the Nazareno population (NP hereafter), both located within a private conservation area, the Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros. We searched the individuals in the following way: we surveyed along transects through the potential microhabitats (Heyer et al. 1994), that is, we walked through the slope and the top of each hill in the places where the rocks supported by large blocks of rocks are found. As each sampling trip lasted five days, each day individuals were searched at different sites, so that it was possible to cover the entirety of each of the hills (since they are small and the largest has only 83ha). We

determined this methodology from a preliminary study we conducted that showed that these geckos are not found in other areas where these microhabitats are not. For each monthly sampling, two people conducted the transects for six hours, which resulted in a sampling effort of 144 hours for each of the two study populations. Ten morphometric measurements were taken (in agreement with Cajade et al. 2013a) to the nearest 0.1 mm with digital calipers: *TL*, total length; *SVL*, snout-vent length, from the tip of snout to vent; *VW*, maximum width of the vent; *BTW*, maximum width of the base of the tail; *HW*, head width, at level of the temporal region; *HL*, head length, the distance between anterior edge of auditory meatus and snout tip; *HH*, maximum height of head, at level of parietal area; *TrL*, trunk length, the distance from axilla to groin from posterior edge of forelimb insertion to anterior edge of hindlimb insertion; *HuL*, humerus length, and *FL*, femur length. Also, we measured body mass (*BM*) using an electronic balance MH-200g/0.01g. We determined the sex of captured specimens by visually evaluating the presence (males) or absence (females) of the hemipenes. The presence of a protuberance in the cloaca of *H. taragui* was assignable to the presence of hemipenes through its eversion during the examination of collected specimens. The sex was additionally corroborated in some females, by the presence of eggs by visual and palpation inspection during the reproductive period. Individuals with *SVL* <30 mm were classified as juveniles due to lack of morphological evidence to determine sex (vent protuberance or oviductal egg). The captured specimens were individually-marked by using toe-clipping codes (Donnelly & Guyer 1994), which will allow us to perform a mark-recaptured analysis and, in the future, to estimate the individual's age using the skeletochronology method. It is the most commonly used tool for evaluating the age

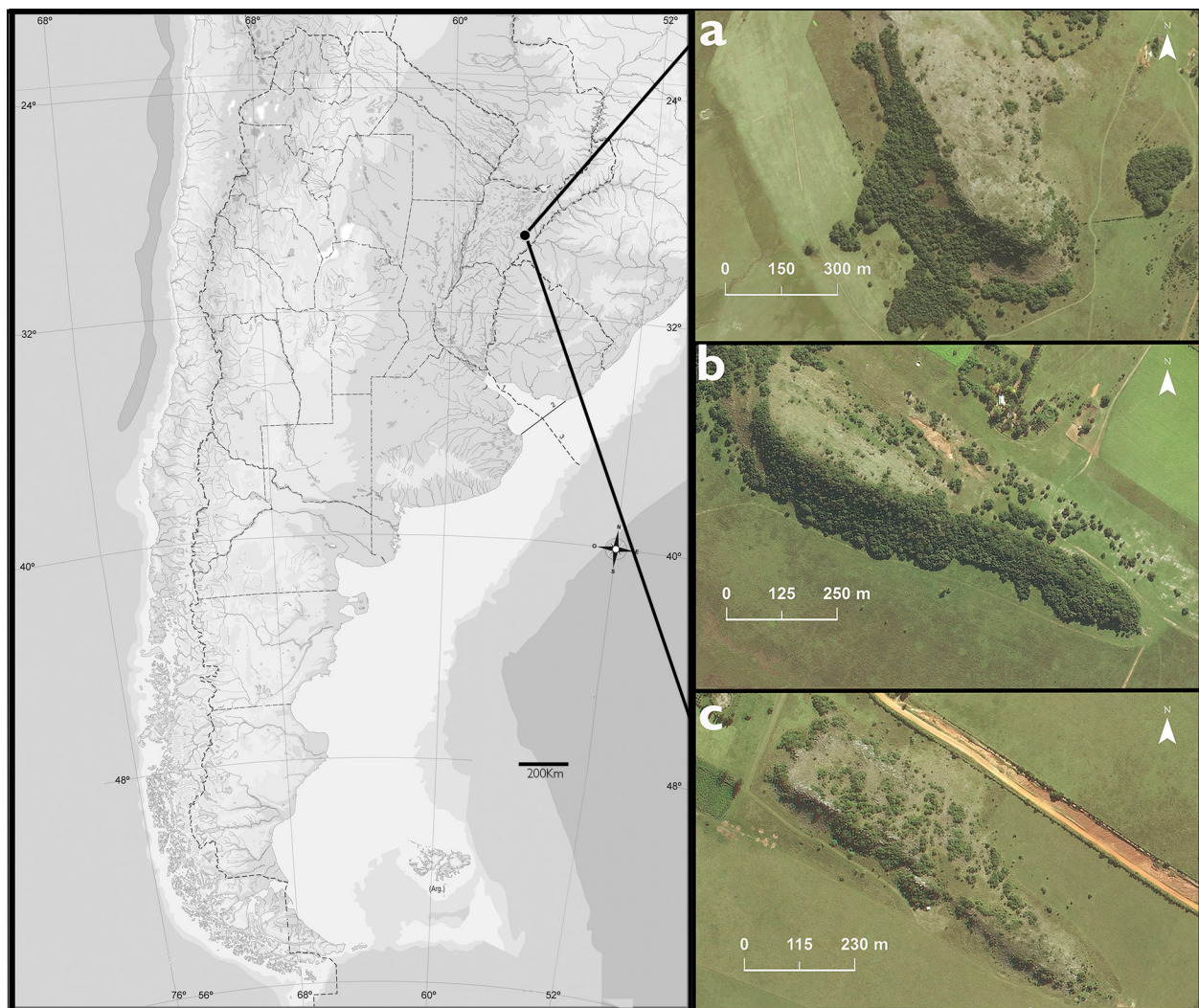


Figure 3. Distribution map of *Homonota taragui*. Location of the Paraje Tres Cerros, Corrientes province, Argentina. Details of the hills Nazareno (a), Capará (b), and Chico (c).

structure of amphibians and reptiles, providing age estimation through nonlethal means (Castanet & Smirina 1990, Marangoni 2006). The advantage of this marking technique is that it does not affect the lizards' activity and that it is a permanent mark (Borges-Landaez & Shine 2003). We recorded the exact location of the individuals captured using a Garmin GPS device (e-trex Legend H). Immediately after the morphometric measurement, we released the individuals back to their original microhabitat (under the same stone where it had been caught).

Mark-recapture data analyses

We used the Cormack–Jolly–Seber (CJS, hereafter) capture–mark–recapture model (Cormack 1964, Jolly 1965, Seber 1970) implemented in MARK (White & Burnham 1999) to estimate the apparent survival (Φ) and recapture probability (p) of females and males in the Chico and Nazareno populations. First, we ran the goodness-of-fit test (GOF) in U-CARE (Choquet et al. 2005) to test the assumptions of the CJS and to identify a global (starting) model for model selection. One of the components of GOF (Test.3SR) tests whether the

survival over the first interval after the capture is different from the survival over the subsequent intervals, a situation that may indicate age effect or presence of transient individuals. The GOF analysis revealed a slight overdispersion due to a transient effect (Test3.SR, statistic for transient = 2.319, $p = 0.020$). Deleting the first encounter for each individual solved the overdispersion issue which indicates that a CJS model with an age effect in survival would have an adequate fit to the data. After a preliminary analysis, we decided that our global model would not incorporate temporal variation in either Φ or p to guarantee parameters' estimability. Accordingly, our global model included a two-class age effect in Φ (i.e., different in the first vs. the subsequent intervals after the individual capture) and the non-additive effect of sex and population (CP and NP) on both Φ and p .

The model selection was based on Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c) to determine the most supported models (Burnham & Anderson 2002). First, we ranked the competing models (all the combinations nested to the global model) of p while holding Φ in their general form (like in the global model). Then, we ranked the competing models of Φ while holding p in the form of the lowest AIC_c model found in the previous step (Lebreton et al. 1992). We considered models within 2 AIC_c units of the lowest AIC_c value as nearly equivalent in explaining the data (Burnham & Anderson 2002) and, to limit model selection uncertainty, we computed model-averaged estimates of monthly apparent survival probability and recapture probability.

Statistical analyses

All variables were log-transformed in order to achieve normality. We conduct multi and univariate mixed model analysis of variance (GLM) testing for differences in ten

morphometric variables between sexes as fixed effect and, populations (NP and CP) and sex nested population, as a random effect). All analyses were carried out with type III general linear models using the STATISTICA 7.0 statistical package (StatSoft Inc. 2001). Since most of the individuals had broken tails, we excluded the total length from the analyses (Colli et al. 2003). To identify differences in the ratio of males and females within each of the populations, we used a difference between two proportions test. We determined the sex ratio (dividing males by females) in each population and used Chi-square test to evaluate sex ratio changes between CP and NP. Also, we calculated the adult ratio (dividing adults by juveniles) and to detect changes between populations in this parameter we used a Fisher's exact test. Finally, we determined the total density of CP and NP and along the seasons by dividing the number of individuals observed (total or in each season) by the area (ha) of each hill.

RESULTS

Population parameters

We captured 137 individuals over the entire study period (two years). The minimum number of individuals captured, just one, was during the warmest months (December 2016 and February 2017) and, vice versa, we captured the largest number of individuals in the coldest month (August 2015, $n = 17$). The high density of individuals was in winter (0.69 ind/ha; $n = 81$), followed by autumn (0.61 ind/ha; $n = 71$), spring (0.51 ind/ha; $n = 60$), and the lowest density was observed in summer months (0.42 ind/ha; $n = 49$).

In the two years studied, we captured 77 individuals in CP (34 males, 26 females and 16 juveniles) and 60 in NP (36 males, 19 females and 4 juveniles). The sex of only one adult in

each population was not ascertained. The total density of individuals recorded in the CP was 1.76 ind/ha, and in NP was 0.67 ind/ha.

We studied the sex ratio in each population separately: CP = 1.31 and in NP = 1.89. The proportion of males and females in CP were significantly different ($p = 0.035$, by differences between two proportions test) but we didn't find difference in NP ($p = 0.519$ by differences between two proportions test). On the other hand, there is no significant difference in the sex ratio between populations jointly analyzed ($\chi^2 = 0.04$; $df = 1$; $p = 0.839$). The adult ratio in CP its 3.81 and in NP its 14, so we found significant difference in the proportion of adults and juveniles between populations ($p = 0.013$, by Fisher's exact test).

Sexual Dimorphism

The descriptive statistics of the morphometric variables is showed in Table I. We found significant differences between sexes and populations in the set of morphological traits we had measured (MANOVA - Sex: Wilk's $\lambda = 0.81$, $F_{10,103} = 2.42$, $p = 0.013$; Population: Wilk's $\lambda = 0.79$, $F_{10,103} = 2.69$, $p = 0.006$). Also, we found significant population differences in the vent width (VW) and the base of the tail width (BTW) (ANOVA - VW: $F_{1,112} = 5.39$, $p = 0.022$; BTW: $F_{1,112} = 4.03$, $p = 0.047$). The specimens captured in NP were bigger both in VW and BTW than those captured in CP (Table I). Since, by analyzing the populations separately, we did not appreciate any sexual difference in the morphometric variables (Wilk's $\lambda = 0.96$, $F_{10,103} = 0.44$, $p = 0.922$), we pooled the two populations together and found sexual dimorphism in only one trait: the males had (HW) a bigger width head than females ($F_{1,112} = 4.89$, $p = 0.029$) (Table I).

Mark-recapture studies

The percentage of recaptured individuals increased in the successive sampled months,

and the percentage of new marked individuals decreased (Figure 4). The best model (lowest AIC_c) for the recapture probability included the non-additive effect of sex and population (Table II). The best model structure for apparent survival included differences between populations and between the first vs. subsequent intervals after the first individual capture. However, there was considerable uncertainty in the model selection as four models received similar support ($\Delta AIC_c < 2$) (Table II). The top three models, which accounted for over 71.7% of the AIC_c weight, had no sex effect in apparent survival, suggesting that there were little survival differences between females and males. Overall, we found higher survival rates in NP and during the intervals after the first (Table III). And finally, we find that the recaptured probability was exceptionally low in NP and, overall, higher for males than females (Table III).

DISCUSSION

Homonota taragui is a gecko with particular habits, taking refuge in specific microhabitats, being found more frequently in the colder months and being extremely faithful to its site. This study strongly supports that this species is a microhabitats specialist, because we have not recorded individuals on those rocks where there was some soil, only in rock-rock substrate. This loyalty to the microhabitat site were found in another species of the genus, such as *H. fasciata* (Aun & Martori 1994, Nieva et al. 2013), *H. horrida* (Fredericksen et al. 2003) and *H. darwini* (Aguilar & Cruz 2010). A remarkable observation about *H. taragui* is that the resident individuals, i.e. those captured at least twice, were always registered under the same rock and this happened even for those individuals that were captured many times (14 times the maximum record). Previous studies have shown that reptile species that

are habitat specialists have higher extinction rates (Foufopoulos & Ives 1999). Therefore, this is one of the risks faced by *H. taragui*, being vulnerable to small changes that may occur in its environment, which may cause the extinction of this entire.

The fact that we have registered individuals in all the sampled months differs with the work previously done (Odriozola 2014), in which they did not observe individuals in warmest months (January), with temperatures of 53°C were recorded under rocks. In concordance to Odriozola (2014) study, our lowest captures records also correspond to the months with higher temperatures (January), but with slight differences in the highest temperatures recorded in the microhabitats of *H. taragui* (43°C in present study). In both studies the same methodology was used to measure the temperature under the rocks, however this marked difference (10°C) could be due to different factors such as time of day, rock size, time of exposure of the rock in the sun, among others. But of course, under these conditions, individuals cannot be found under these shelters. Probably to avoid overheating, the geckos move towards other refuges like the cracks of the big rocks. Seasonal shifts in the qualitative nature of selected microhabitats by reptiles have previously been related to temperature effects (Christian et al. 1983, 1984, Paulissen 1988, Webb & Shine 1998). Our maximum frequency of occurrence was in winter, it could be suggesting that individuals would harness these refuges for thermoregulation, during the coldest months, because the smalls rocks supported on rock slabs receive solar radiation and have higher temperature and at night retain the heat, originating a suitable microclimate for the establishment of geckos. These same seasonal patterns were found in other species of geckos that live in rocky outcrops of Australia, where the records of

Table I: Descriptive statistic of morphological variables studied in adults of *Homonota taragui*. Body mass (BM) in grams. Snout-vent length (SVL). Vent Width (VW). Base of the tail width (BTW). Head width (HW). Head length (HL). Head height (HH). Trunk length (TrL). Humerus length (HuL). Femur length (FL), in millimeters. NS: P value not significant.

	Chico hill (n=61)			P value	Nazareno hill (n=56)			P value	Males (n=70)			P value	Females (n=45)		
	Median ±SD	Min	Max		Median ±SD	Min	Max		Median ±SD	Min	Max		Median ±SD	Min	Max
BM	1.59± 0.31	0.76	2.14	NS	1.72± 0.22	1.17	2.20	NS	1.60± 0.23	1.07	2.20	NS	1.73± 0.32	0.76	2.18
SVL	37.55±2.30	32.40	41.74	NS	37.63± 2.01	32.74	41.42	NS	37.55± 2.10	32.40	41.74	NS	37.86± 2.16	32.56	41.66
VW	3.69± 0.37	3.04	4.50	0.02	3.91± 0.41	3.08	5.09	0.02	3.70± 0.33	3.10	4.63	NS	3.88± 0.49	3.04	5.09
BTW	4.34± 0.46	3.35	5.42	0.04	4.59± 0.47	3.54	5.50	0.04	4.48± 0.41	3.55	5.44	NS	4.43± 0.54	3.35	5.50
HW	7.57± 0.46	6.63	8.77	NS	7.78± 0.41	5.85	8.52	NS	7.73± 0.41	6.63	8.77	0.02	7.60± 0.52	5.85	8.56
HL	9.66± 0.77	5.51	10.79	NS	9.92± 0.45	8.62	10.95	NS	9.85± 0.72	5.51	10.72	NS	9.85± 0.53	8.48	10.95
HH	4.70± 0.49	3.46	7.09	NS	4.79± 0.44	3.99	5.68	NS	4.76± 0.51	3.46	7.09	NS	4.71± 0.42	3.75	5.68
TrL	17.71± 1.16	14.81	21.09	NS	17.54± 1.75	11.70	22.59	NS	17.42± 1.24	13.54	21.10	NS	17.92± 1.75	11.70	22.59
HuL	4.10± 0.43	3.31	5.34	NS	4.04± 0.40	3.06	4.81	NS	3.98± 0.40	3.06	5.34	NS	4.22± 0.39	3.41	4.98
FL	5.88± 0.58	4.57	7.10	NS	5.88± 0.59	4.57	7.10	NS	5.90± 0.51	4.71	7.09	NS	5.98± 0.67	4.57	7.10

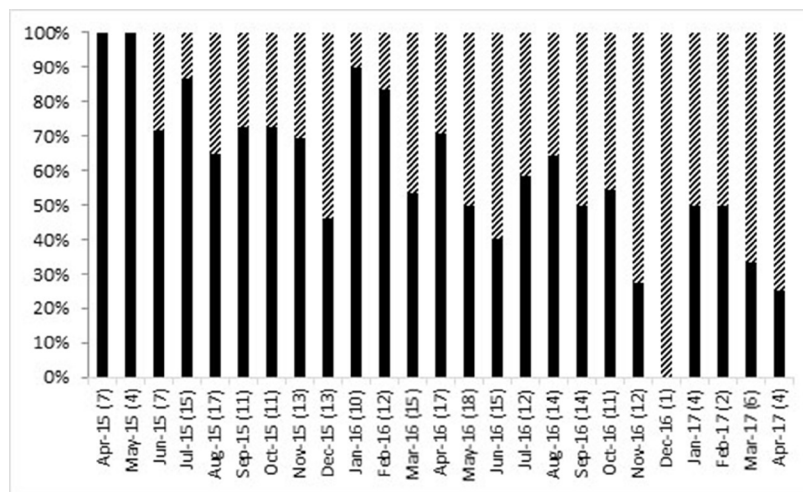


Figure 4. Monthly percentage of individuals of *Homonota taragui* marked (black bars) and recaptured (striped bars) in Paraje Tres Cerros during April 2015 and April 2017 (n).

individuals during the summer were reduced up to 74% compared to spring (Kearney 2002). Here we suggest that geckos take refuge in the crevices of large rocks when temperatures are very high, since the crevices are likely to be considerably cooler than surface rocks and, in this way, they would avoid overheating.

The density of individuals in each populations is markedly different (CP = 1.76 ind/ha; NP = 0.67 ind/ha) could suggest, on the one hand, that even if the hill is smaller, the population has a greater availability of microhabitats, since it is known that in geckos, the population size depends, among other factors, on the availability of microhabitats (Sarre 1998). On the other hand, it could also be indicating that the microhabitats have a better access allowing a greater catchability of geckos, although it would be a biased sampling. In order to determine if these differences are due to it, it is suggested that in subsequent studies the availability of microhabitats in each of the populations should be measured, since this species is a specialist in the use of microhabitats and this could be influencing the size population. In this way, the first mentioned hypothesis would be put to the test. In addition, in future studies, obtaining a thermal profile

of the cracks to test the availability of thermal shelters to avoid overheating could be essential to estimate the thermal risks of *H. taragui* (in a context of climate change).

Besides *H. taragui* present a geographic distribution extremely reduced, their populations do not have connection. Chico and Nazareno hills are separated 1 km from each other by grassland, citrus plantations and cattle, without available microhabitats that allows the flow between populations. Even, the Capará hill, where is presented the third known population of this species, is 6 km away (Figure 1, Cajade et al. 2013b, Fandiño et al. 2017). Our study confirms the absence of flow between populations since we did not find individuals with a mark from one population to another, this isolation being a factor that favors the vulnerability of the species. In lizards, the disadvantageous consequences of inbreeding and decreased genetic variability have been reported, such as malformations or decreased survival of individuals (Olsson et al. 1996), and the appearance of deleterious recessive genes (Courtis et al. 2015).

The sexual size dimorphism is a common phenomenon in lizards (Anderson 1994). One of the factors as a promoter in the evolution of sexual size dimorphism is sexual selection.

Table II. Survival models and associated biological hypotheses for *Homonota taragui* in Paraje Tres Cerros. The most supported model is in bold. Model notation: Φ , apparent survival probability; p , recapture probability, sex, sex (females and males); pop , population (Chico, Nazareno); a_2 , two-class age effect (different probability in the 1st vs the subsequent intervals after the first capture); +, additive effect; *, non-additive effect. Table notation: *Dev*, deviance of the model; *NP*, number of identifiable parameters; AIC_c , Akaike information criterion value corrected for small sample size; ΔAIC_c , difference in AIC values between the current model and that with the lowest AIC value.

Model	Dev	NP	AIC_c	ΔAIC_c	Biological hypothesis
$\Phi_{a_2+pop} p_{sex+pop}$	449.7857	6	570.0630	0.0000	Survival depended on the additive effect of age and population; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2} p_{sex+pop}$	453.1552	5	571.2995	1.2365	Age effect on survival; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2*pop} p_{s+pop}$	449.2684	7	571.7020	1.6390	Survival depended on interaction of age effect and population; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2+sex+pop} p_{sex+pop}$	449.3548	7	571.7885	1.7255	Additive effect of age, sex and population for survival; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2+sex} p_{sex+pop}$	453.0584	6	573.3357	3.2727	Survival depended on additive effect of age and sex; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2*sex} p_{sex+pop}$	451.7430	7	574.1766	4.1136	Survival depended on interaction between age effect and sex; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2*sex*pop} p_{sex+pop}$	446.8837	11	578.1851	8.1221	Survival depended on the interaction of age effect, sex and population; additive effect of sex and population for recapture.
$\Phi_{a_2*sex*pop} p_{pop}$	449.4837	10	578.5310	8.4680	Survival depended on the interaction of age effect, sex and population; Recapture depended of population.
$\Phi_{a_2*sex*pop} p_{sex*pop}$	446.8737	12	580.4547	10.3917	Survival depended on the interaction of age effect, sex and population; recapture varied whit the interaction of sex and population.
$\Phi_{a_2*sex*pop} p.$	463.3038	9	590.1221	20.0591	Survival depended on the interaction of age effect, sex and population; constant recapture.
$\Phi_{a_2*sex*pop} p_{sex}$	462.6400	10	591.6873	21.6243	Survival depended on the interaction of age effect, sex and population; recapture depended on sex.

According to this theory, males should be the largest sex (Shine 1978, 1994, Berry & Shine 1980) and they should exaggerate organs related to rivalry success and/or territory advertisement in lineages exhibiting male-male aggression. We found that males have wider heads than females and we suggest two possible explications for

this difference in head size in favor of males. First, within the sexual selection theory, the heads in lizard are typically used as weapons in combats. Indeed, the sexual selection would benefit to greater males because the large individuals have a greater capacity to physically displace smaller opponents or dominate them, it

Table III. Real estimates of apparent survival and recaptures probabilities of *Homonota taragui* corresponding to the most parsimonious model (Φ_{a2+p} p_{s+p}). SE, standard error; CI, confidence intervals (95%).

	Estimate	SE	CI
Apparent survival			
Chico population	0.885	0.030	0.813-0.932
Nazareno population	0.943	0.026	0.865- 0.977
Recapture probabilities			
Females Chico population	0.187	0.040	0.121-0.278
Females Nazareno population	0.051	0.019	0.024-0.104
Males Chico population	0.262	0.053	0.172- 0.378
Males Nazareno population	0.076	0.024	0.041-0.138

means, this attribute affects intrasexual combat. Second, these differences in body sizes between males and females could be a consequence of differences in the use of food resource between them, as a strategy to avoid an overlap in the trophic niche, suggesting different foraging patterns and/or microhabitat use (Pianka 1976, Toft 1980, Houston & Shine 1993, Herrel et al. 2009). This is support by several studies on sexual variation in diet in other species of the genera, such as in *H. andicola* (Blanco et al. 2009), *H. darwini* (Kun et al. 2010) and *H. fasciata* (Nieva Cocilio et al. 2016), however will be necessary to conduct studies of trophic ecology in *H. taragui*, to test this hypothesis. Another possible cause of the reduction in the pronouncement of other dysmorphic characteristics (since they only differ in head size) could be due to the lack of genetic variability that *H. taragui* populations present. To determine if this statement is true, future studies on the genetic variability of populations of this species are recommended.

Likewise, Cruz (1994) found sexual dimorphism in one populations of *H. fasciata* in the head width, length and height, greater in males, in one population of Salta province (Argentina), coinciding with our results. In the same species Nieva et al. (2013) found sexual dimorphism in radio-ulna length, being higher in females than in males, and tibia-fibula length,

being this variable major in male in populations of San Juan province (Argentina). So, although differences between sexes of this species could vary between populations, in both studies they propose that this difference in favor of males, could be due to agonistic encounters, since it is known that these gekos are markedly territorial (Abdala 1986, Vitt 1986, Cruz 1994, Nieva et al. 2013).

The mark-recapture study allowed us to identify a transient effect, similar in both sexes. The presence of transient effect suggests that there are more taragüi gekos expected under CJS model were seen only once. This would indicate that there are individuals who behave as transience and who are passing through the study area, but they don't stay there. Probably the individuals are in constant movement within the study area, and this movement is due to it constant search for a partner, or they must search for new microhabitats (shelters) with favorable conditions, to settle there. This behavior was also recorded in other species of the genera, such as *H. fasciata* (Abdala 1986, Nieva et al. 2013).

The analysis of apparent survivor showed that there are no differences in this parameter between males and females. Some authors explain that the differences in mortality between sexes, may reflect differences in body size, with

higher mortality in those larger individuals (Iverson et al. 2016). This could be an explanation to our results, since there are no significant differences in body size between males and females. The apparent survival is greater in individuals from the Nazareno population. In turn, this hill is the largest, and we could assume that it offers greater availability of resources. On the contrary, Chico hill having a smaller size, may be causing greater intraspecific competition for resources, what is reflected in a lower survival. Therefore, it is the individuals in this population who are most vulnerable and we suggest that these results could be taken into account in future projects.

The particular system of isolated rocky outcrops acting as biographical island, such as, Paraje Tres Cerros offers a great potential to study issues which today are of global concern and which might affect conservation biology, as well as, to understand ecological and evolutionary processes (Porembski & Barthlott 2000).

Studies that provide basic information on the biology and ecology of little-known species are necessary to lay the foundations of knowledge from which conservation decisions can be made and define management strategies. Such knowledge is critical to propose science-based guidelines for the conservation of this unique gecko. The microhabitat specialization, the lack of population interconnection and the population demographic parameters here analyzed, increment our knowledge about the vulnerability of *H. taragui* in order to contribute efficiently in its conservation.

Acknowledgments

This study was partially supported by the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) and Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). We gratefully acknowledge the help of Giordani and Pacheco families providing the permits to carry out this study on their property. We thank also to Silvana del

Valle for correcting the English draft of this manuscript. The sampling procedures complied with all relevant regulations and the necessary permits were obtained. Finally, we want to thank Yoshitharo Kuroki, Pedro Cuarenta, Antonella Argoitia and Marita Ingaramo for invaluable help with the fieldwork.

REFERENCES

- ABDALA V. 1986. Commentaire sur la «position dressée» adoptée par *Homonota horrida* en captivité. Revue française d'aquariologie (Nancy) 13(3): 87-88.
- ABDALA V. 1997. Los geckos de Argentina. Universidad Nacional de Tucumán, Serie Monográfica y Didáctica de la Facultad de Ciencias Naturales 29: 44.
- ACEÑO LAZA FG. 2007. Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia Argentina (Vol. 22). Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán.
- AGUILAR R & CRUZ FB. 2010. Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. J Herpetol 44(2): 236-241.
- ANDERSON RA. 1994. Functional and population responses of the lizard *Cnemidophorus tigris* to environmental fluctuations. Am Zool 34(3): 409-421.
- ARZAMENDIA V, FITZGERALD L, GIRAUDO AR, KACOLIRIS FP, MONTERO R, PELEGRIN N, SCROCCHI MANFRINI GJ & WILLIAMS J. 2016. *Homonota taragui*. In The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T56234213A56234216. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T56234213A56234216.en>.
- AUN L & MARTORI R. 1994. Biología de una población de *Homonota horrida*. Cuad Herpetol 8: 90-96.
- AVILA LJ, PÉREZ CHF, MINOLI I & MORANDO M. 2012. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) from the Ventania mountain range, Southeastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina. Zootaxa 3431: 19-36.
- BAGNOULS F & GAUSSEN H. 1957. Les climats biologiques et leur classification. In Annales de géographie, Armand Colin. Vol. 66, No. 355, p. 193-220.
- BERRY JF & SHINE R. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). Oecologia 44(2): 185-191.
- BLANCO G, VILLAVICENCIO HJ & ACOSTA JC. 2009. Field body temperature, diet, and reproduction of *Homonota*

- andicola* (Gekkonidae) in Catamarca, Argentina. *Herpetol Rev* 40(2): 156.
- BORGES-LANDEZ PA & SHINE R. 2003. Influence of toe-clipping on running speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian scincid lizard. *J Herpetol* 37(3): 592-595.
- BURKE A. 2003. Inselbergs in a changing world—global trends. *Divers Distrib* 9(5): 375-383.
- BURNHAM KP & ANDERSON DR. 2002. Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-theoretic Approach, 2nd ed., Springer Verlag, New York, USA.
- CABRERA AL. 1976. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería: regiones fitogeográficas Argentinas. Acme.
- CACCIALI P, AVILA I, BUONGERMINI E & CÉSPEDez J. 2015. Nuevos datos relativos a la variación morfológica de *Homonota rupicola* (Squamata: phyllodactylidae) y comentarios sobre su hábitat. *FACENA* 31: 53-58.
- CACCIALI P, MORANDO M, AVILA LJ & KOEHLER G. 2018. Description of a new species of *Homonota* (Reptilia, Squamata, Phyllodactylidae) from the central region of northern Paraguay. *Zoosystem Evol* 94: 147.
- CACCIALI P, MORANDO M, MEDINA, CD, KÖHLER G, MOTTE M & AVILA LJ. 2017. Taxonomic analysis of Paraguayan samples of *Homonota fasciata* Duméril & Bibron (1836) with the revalidation of *Homonota horrida* Burmeister (1861) (Reptilia: Squamata: Phyllodactylidae) and the description of a new species. *PeerJ* 5: e3523.
- CAJADE R, ETCHEPARE EG, FALCIONE C, BARRASSO A & ÁLVAREZ B. 2013a. A new species of *Homonota* (Reptilia: Squamata: Gekkota: Phyllodactylidae) endemic to the hills of Paraje Tres Cerros, Corrientes Province, Argentina. *Zootaxa*, 3709(2), 162-176.
- CAJADE R ET AL. 2013b. Las islas rocosas del Paraje Tres Cerros: un refugio de biodiversidad en el litoral mesopotámico argentino. *Biología* 16: 147-159.
- 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 e INTA.
- CASTANET J & SMIRINA E. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. In *Annales des sciences naturelles. Zool Biol Anim* 11(4): 191-196.
- CEI JM. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Torino, Italy: Museo regionale di scienze naturali.
- CEI JM. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie (Torino) 14: 1-949.
- CHOQUET R, REBOULET AM, LEBRETON JD, GIMENEZ O & PRADEL R. 2005. U-CARE 2.2 user's manual. CEFE, Montpellier, France, 53 p.
- CHRISTIAN K, TRACY CR & PORTER WP. 1983. Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecol* 64(3): 463-468.
- CHRISTIAN KA, TRACY RC & PORTER WP. 1984. Physiological and ecological consequences of sleeping-site selection by the Galapagos Land Iguana (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 65: 752-758.
- COLLI GR, MESQUITA DO, RODRIGUES PV & KITAYAMA K. 2003. Ecology of the gecko *Gymnodactylus geckoides amarali* in a Neotropical savanna. *J Herpetol* 37(4), 694-707.
- CORMACK RM. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51(3/4): 429-438.
- COURTIS A, CAJADE R, PIÑEIRO JM, HERNANDO A & MARANGONI F. 2015. First record of albinism in the Taragüi Gecko *Homonota taragui* (Squamata: Phyllodactylidae). *Herpetol Notes* 8: 425-427.
- CRUZ FB. 1994. Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del Chaco occidental en Argentina. *Cuad Herpetol* 8: 119-125.
- CRUZ FB, KOZYKARISKI ML, PEROTTI MG, PUETA M & MORENO L. 2004. Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata: Gekkonidae: *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuad Herpetol* 8: 15-22.
- DAZA JD, GAMBLE T, ABDALA V & BAUER AM. 2017. Cool Geckos: Does Plesiomorphy Explain Morphological Similarities between Geckos from the Southern Cone? *J Herpetol* 51(3): 330-342.
- DONNELLY MA & GUYER C. 1994. Mark-recapture. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians, p. 183-200.
- FANDIÑO B, FERNÁNDEZ JM, THOMANN ML, CAJADE R & HERNANDO AB. 2017. Comunidades de aves de bosques y pastizales en los afloramientos rocosos aislados del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. *Rev Biol Trop* 65(2): 535-550.
- FELAPPI JF, VIEIRA RC, FAGUNDES NJ & VERRASTRO LV. 2015. So far away, yet so close: strong genetic structure in *Homonota uruguayensis* (Squamata, Phyllodactylidae), a species with restricted geographic distribution in the Brazilian and uruguayan pampas. *PloS One* 10(2): e0118162.

- FOUFOPOULOS J & IVES AR. 1999. Reptile extinctions on land-bridge islands: life-history attributes and vulnerability to extinction. *Amer Natur* 153(1): 1-25.
- FREDERICKSEN NJ, FREDERICKSEN TS, FLORES B, MCDONALD E & RUMIZ D. 2003. Importance of granitic rock outcrops to vertebrate species in a Bolivian tropical forest. *Trop Ecol* 44: 185-196.
- GODOY M & PINCHEIRA-DONOSO D. 2009. Multi-maternal nesting behaviour and a potential adaptive signal for its evolution in the Argentinean gekkonid lizard *Homonota borelli*. *J Biol Res-Thessaloniki* 12: 221-224.
- GÓMEZ PF & ACOSTA JC. 2001. Estructura poblacional y tasa de crecimiento individual de *Homonota Fasciata* (Squamata: Gekkonidae) en San Juan, Argentina. *Multequina*, 10.
- HEYER WR, DONNELLY MA, MCDIARMID RW, HAYEK LAC & FOSTER MS. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution, Washington.
- HERBST R & SANTA CRUZ JN. 1999. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1-69.
- HERREL A, SCHAEERLAEKEN V, MORAVEC J & ROSS CF. 2009. Sexual Shape dimorphism in Tuatara. *Copeia* 4: 727-731.
- HOUSTON D & SHINE R. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *J An Ecol* 62: 737-748.
- HUTCHINSON GE. 1978. An introduction to population ecology. *HUT* 504: 51.
- IBARGÜENGOYTÍA NR & CASALINS LM. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *J Herpetol* 41(1): 72-80.
- IVERSON JB, CONVERSE SJ, SMITH GR & VALIULIS JM. 2006. Long-term trends in the demography of the Allen Cays Rock Iguana (*Cyclura cychlura inornata*): Human disturbance and density-dependent effects. *Biol Conserv* 132(3): 300-310.
- JOLLY GM. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52(1/2): 225-247.
- KEARNEY M. 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *J Therm Biol* 27(3): 205-218.
- KLUGE AG. 1964. A revision of the South American gekkonid lizard genus *Homonota* Gray. *American Museum Novitates* 2193: 1-41.
- KÖPPEN W. 1900. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographische Zeitschrift* 6(11. H): 593-611.
- KUBISCH E, PIANTONI C, WILLIAMS J, SCOLARO A, NAVAS CA & IBARGÜENGOYTÍA NR. 2012. Do higher temperatures increase growth in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed at temporal and geographic scales. *J Herpetol* 46(4): 587-595.
- KUN ME, PIANTONI C, KRENZ JD & IBARGÜENGOYTÍA NR. 2010. Dietary analysis of *Homonota darwini* (Squamata: Gekkonidae) in Northern Patagonia. *Curr Zool* 56: 406-410.
- LEBRETON JD, BURNHAM KP, CLOBERT J & ANDERSON DR. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol Monogr* 62(1): 67-118.
- MALCOLM JR, LIU C, NEILSON RP, HANSEN L & HANNAH LEE. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv Biol* 20(2): 538-548.
- MARANGONI F. 2006. Variación clinal en el tamaño del cuerpo a escala microgeográfica en dos especies de anuros (*Pelobates cultripes* y *Bufo calamita*). PhD thesis. Sevilla, España, Universidad de Sevilla.
- MORANDO M, MEDINA CD, ÁVILA LJ, PÉREZ CH, BUXTON A & SITES JW. 2014. Molecular phylogeny of the New World gecko genus *Homonota* (Squamata: Phyllodactylidae). *Zool Scripta* 43(3): 249-260.
- NIEVA RA, BLANCO GM, ACOSTA JC & OLMEDO M. 2013. Reproducción y dimorfismo sexual en una población de *Homonota fasciata* (Squamata: Phyllodactylidae) del monte de San Juan, Argentina. *Rev Mex Biodiv* 84(4): 1266-1272.
- NIEVA COCILIO RAN, BLANCO GM & ACOSTA JC. 2016. Effects of season, sex and age on the diet of *Homonota fasciata* (Squamata, Phyllodactylidae) from Monte region of Argentina. *Iheringia. Série Zoologia*, 106.
- ODRIOZOLA M. 2014. Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de cuatro especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Bachelor thesis, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. (Unpublished).
- OLSSON M, GULLBERG A & TEGELSTRÖM H. (1996). Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *J Evol Biol* 9(2): 229-242.
- PARODI LR. 1943. La vegetación del departamento San Martín en Corrientes, Argentina. *Darwiniana* 6: 127-178.

PAULISSEN MA. 1988. Ontogenetic and seasonal shifts in microhabitat use by the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Copeia* 1988: 1021-1029.

PIANKA ER. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *Am Zool* 16(4): 775-784.

PIANTONI C, IBARGÜENGOYTÍA NR & CUSSAC VE. 2006. Growth and age of the southernmost distributed gecko of the world (*Homonota darwini*) studied by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia* 27(3): 393-400.

POREMBSKI S & BARTHOLOTT W. 2000. Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions. *Ecological Studies*, Springer-Verlag, Berlin, 146 p.

POREMBSKI S, MARTINELLI G, OHLEMÜLLER R & BARTHOLOTT W. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Divers Distribut* 4(3): 107-119.

SARRE SD. 1998. Demographics and population persistence of *Gehyra variegata* (Gekkonidae) following habitat fragmentation. *J Herpetol* 32: 153-162.

SEBER GAF. 1970. Estimating time-specific survival and reporting rates for adult birds from band returns. *Biometrika* 57(2): 313-318.

SHINE R. 1978. Sexual size dimorphism and male combat in snakes. *Oecologia* 33(3): 269-277.

SHINE R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*: 326-346.

STATSOFT INC. 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com.

TOFT CA. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45(1): 131-141.

VITT LJ. 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*: 773-786.

WATSON DM. 2002. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *J Biogeogr* 29: 823-834.

WEBB JK & SHINE R. 1998. Using thermal ecology to predict retreat-site selection by an endangered snake species. *Biol Conserv* 86(2): 233-242.

WHITE GC & BURNHAM KP. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46(sup1): S120-S139.

How to cite

COURTIS A, CAJADE R, PIÑEIRO JM, HERNANDO A, SANTORO S & MARANGONI F. 2022. Population ecology of a critically endangered gecko, endemic to north-eastern of Argentina. *An Acad Bras Cienc* 94: e20200388. DOI 10.1590/0001-376520220200388.

Manuscript received on March 25, 2020; accepted for publication on December 28, 2020

AZUL COURTIS^{1,2}

<https://orcid.org/0000-0002-9121-0956>

RODRIGO CAJADE^{1,2,3}

<https://orcid.org/0000-0003-3614-2054>

JOSÉ MIGUEL PIÑEIRO^{1,2,3}

<https://orcid.org/0000-0003-0270-2244>

ALEJANDRA HERNANDO^{2,3}

<https://orcid.org/0000-0002-0321-8289>

SIMONE SANTORO⁴

<https://orcid.org/0000-0003-0986-3278>

FEDERICO MARANGONI^{1,2}

<https://orcid.org/0000-0001-6242-9222>

¹Universidad Nacional del Nordeste (FaCENA-UNNE), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Av. Libertad 5470 – 3400, Corrientes, Argentina

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Av. Libertad 5470 – 3400, Corrientes, Argentina

³Fundación Amado Bonpland, San Juan 1182 – 3400, Corrientes, Argentina

⁴Universidad Pablo de Olavide, Departamento de Biología Molecular e Ingeniería Bioquímica, Utrera, Km 1 – 41013, Sevilla, España

Correspondence to: **Azul Courtis**

E-mail: azulcourtis@gmail.com

Author contributions

Study design: RC, FM; fieldwork: AC, JMP, RC, FM.; data analysis: AC, FM, SS. Writing the article: AC, FM, SS, AH, and RC; image edition: JMP; revision: all authors.



CAPÍTULO I I

ECOLOGÍA TÉRMICA



6. CAPÍTULO II: ECOLOGÍA TÉRMICA

6.1 INTRODUCCIÓN

La temperatura es un factor ambiental de alta influencia sobre la temperatura corporal de los animales ectotermos, incluyendo los reptiles. Estos animales dependen directamente de las fuentes de calor presentes en su entorno y, en general, presentan tasas metabólicas considerablemente moderadas (Hill, 1980). Como resultado de esta dependencia y moderación metabólica, los ectotermos muestran una notable sensibilidad a la variabilidad térmica inherente al ambiente (Huey y Bennett, 1987).

La ecología térmica surge como una herramienta fundamental en la comprensión de la ecología y distribución de los lagartos, particularmente después del trabajo de Cowles y Bogert (1944), en el cual destacaron la capacidad de los ectotermos para regular su temperatura corporal a través de conductas específicas. Esta autorregulación permite a ciertos reptiles mantener su temperatura corporal en niveles consistentemente elevados (Avery, 1982; Huey, 1982), lo cual potencia un óptimo rendimiento del organismo en su entorno (Huey y Stevenson, 1979). Además, es esencial considerar que factores como el tamaño corporal, los hábitos ecológicos y las características genéticas de la especie, tienen el potencial de influir en la temperatura corporal (Bartholomew, 1982), agregando aún más complejidad a esta interacción entre los reptiles y su entorno térmico.

Los lagartos tienen la capacidad de adquirir calor mediante dos procesos: por un lado, pueden ganar calor a través de la radiación solar directa, denominado *heliotermia*. O bien, lo pueden hacer a través del contacto con superficies calientes, fenómeno llamado *tigmotermia* (Huey y Slatkin, 1976; Martínez Rica, 1979). A su vez, esta modalidad de captación de calor, por lo general, ejerce influencia sobre la estrategia de termorregulación, que puede manifestarse a través de dos enfoques distintos: la termorregulación activa, en la cual el organismo puede mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiente, y la termorregulación pasiva (termoconformismo), donde el animal va elevando su temperatura conforme aumenta la temperatura del entorno circundante (Huey y Slatkin, 1976; Zug et al., 2001).

Para lograr una comprensión exhaustiva de la regulación conductual de la temperatura en el contexto natural, es esencial abordar al menos cuatro aspectos fundamentales en relación con el comportamiento y la ecología de una población de lagartos (Hertz et al., 1993). En primer lugar, el rango de temperatura seleccionado o temperatura preferida (T_{pref}) identifica el objetivo

de temperatura corporal (T_b) que los ectotermos aspiran a alcanzar en ausencia de limitaciones ambientales en su regulación térmica. En segundo lugar, la disponibilidad de las temperaturas ambientales o temperaturas operativas (T_e), la cual proporciona un indicio de la distribución probable de las temperaturas corporales (T_b), en una población de reptiles que no regula activamente su temperatura (Bakken, 1992). En tercer lugar, varios mecanismos comportamentales pueden incidir en las tasas de intercambio de calor, generando así temperaturas corporales que divergen de lo que se obtendría a partir de una muestra aleatoria de temperaturas ambientales disponibles en los microhábitats (T_e). Por último, las temperaturas corporales (T_b) activas observadas en campo en una población, constituyen el resultado final de la regulación térmica. A partir de la recopilación de toda esta información se ha establecido un protocolo completo para analizar la termorregulación de las especies (Hertz et al., 1993), el cual implica la comparación entre los datos de temperatura preferida, operativas y ambientales disponibles para los animales en actividad en su entorno y las temperaturas corporales resultantes.

Los estudios sobre termorregulación son importantes para conocer los parámetros que proporcionan la capacidad de determinar tanto la precisión de termorregulación de una especie, es decir, el grado en el que las temperaturas corporales coinciden con las temperaturas preferidas. Como así también, la eficacia de la regulación térmica, que se refiere al grado en el que las temperaturas corporales se aproximan más a las preferencias térmicas que a las temperaturas operativas (Bauwens et al., 1996).

En el caso de las lagartijas de hábitos nocturnos, esta dinámica adquiere un nivel de complejidad mayor. Estos individuos muestran una adaptación conductual especializada para aprovechar la energía solar como fuente de calor durante los periodos de inactividad, como parte de su estrategia de termorregulación. Por esto, seleccionan y utilizan refugios que exhiben propiedades térmicas acordes con sus necesidades fisiológicas, posibilitando que el proceso termorregulación sea eficaz (Brown, 1996; Kearney, 2001; Cruz et al, 2005).

Sumado a los hábitos nocturnos de ciertos lagartos, está demostrado que el cambio climático global afecta directamente a los organismos ectotermos. En este contexto de cambio climático, los organismos pueden tener dos posibles respuestas ante su impacto. Por un lado, pueden manifestar adaptaciones a las modificaciones térmicas del entorno, aunque este proceso requiere un lapso considerable de tiempo. Por otro lado, existe la posibilidad de que los organismos no sean capaces de tolerar los cambios térmicos y, como resultado, se produzca un

colapso que conduzca a la reconfiguración de la distribución de las especies o incluso a la extinción de poblaciones (Sinervo et al., 2010).

En este sentido, adquiere una importancia primordial obtener una comprensión precisa de los mecanismos que los lagartos emplean para regular su temperatura y de qué manera responden a las variaciones térmicas presentes en su entorno. Esta comprensión posibilita la adquisición de conocimientos sobre las particularidades térmicas de las distintas especies, un factor crucial para prever y abordar de manera eficiente las posibles implicancias que este fenómeno podría acarrear sobre la biodiversidad y la estabilidad del ecosistema.

Dentro del género *Homonota*, se ha profundizado en el análisis del impacto de la temperatura en la locomoción de *H. darwini* (Ibarguengoytia et al. 2007), así como en la vinculación entre la calidad térmica de los refugios y el desempeño durante las fases de actividad en esta especie (Aguilar y Cruz, 2010). Es importante considerar que esta especie presenta la distribución más austral entre todos los geos del mundo, habitando en condiciones climáticas caracterizadas por un frío extremo, lo cual resulta singular en el contexto de los ectotermos.

Por otro lado, en el caso de *H. uruguayensis*, se han documentado patrones de actividad tanto diurnos como nocturnos. Sorprendentemente, estos patrones no presentan una correlación significativa con las temperaturas ambientales, sugiriendo la influencia de otros factores en la actividad de esta especie (Vieira et al., 2020).

En esta tesis se describe la ecología térmica *H. taragui*, considerando su patrón de actividad nocturno, la fidelidad a sus refugios como posibles sitios de termorregulación, y su extremadamente restringida distribución geográfica, aspectos que, como se mencionó previamente, aumenta la vulnerabilidad de la especie (sección 5.3). Estos conocimientos podrían proporcionar una perspectiva más profunda sobre la fragilidad de este geco, no sólo debido a su limitada distribución geográfica, sino también considerando las temperaturas presentes en su entorno en un escenario actual de calentamiento global.

6.2 OBJETIVOS PARTICULARES DEL CAPÍTULO II

Para el desarrollo de este capítulo se plantearon los siguientes objetivos:

- i) Estimar la temperatura preferida de *Homonota taragui* y la calidad térmica del entorno en donde habita esta especie.
- j) Evaluar la estrategia de termorregulación de *Homonota taragui*.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES DEL CAPÍTULO II

Hipótesis:

“La temperatura preferida de *H. taragui* se encuentra dentro de rango de temperaturas máximas y mínimas registradas en su microhabitat”.

Predicción:

- La temperatura preferida estimada para *H. taragui* coincidirá con las temperaturas máximas y mínimas que serán registradas en sus microhábitats, sugiriendo que la especie selecciona activamente lugares dentro de este rango para optimizar su termorregulación.

6.3 MATERIALES Y MÉTODOS

6.3.1 Registro de temperaturas operativas y ambientales

La Tabla Nro. 2.1 presenta las definiciones correspondientes a los acrónimos empleados en este capítulo. Para cuantificar la disponibilidad de la temperatura operativa (Te), se desarrollaron modelos térmicos de cobre específicos (detallados seguidamente). En este contexto, la temperatura operativa se define como aquella que un objeto alcanzaría si careciera por completo de capacidad de calentamiento. Este objeto comparte el mismo tamaño, forma y propiedades radiativas, es decir, la capacidad de transferencia de energía calórica, que un organismo animal sujeto a idénticas condiciones microclimáticas.

Tabla N° 2.1: Definiciones de los acrónimos utilizados para caracterizar la ecología térmica de *Homonota taragui*.

Acrónimo	Definición
Tb	Temperaturas corporales tomadas en campo.
Te	Temperaturas operativas; temperaturas de un modelo físico con las mismas características térmicas que <i>H. taragui</i> .
Tpref	Temperaturas corporales preferidas; temperaturas corporales que un ectotermo mantiene en el gradiente térmico de laboratorio.
Tpi	Temperatura corporal preferida inferior (intercuartil 25).
Tps	Temperatura corporal preferida superior (intercuartil 75).
Tair	Temperatura del aire, tomada a un metro del suelo al momento de captura de un individuo.
Tamb	Temperatura del ambiente, tomada a un metro del suelo, en sombra, durante el periodo de un año.
Db	Índice de precisión de la termorregulación (originalmente la precisión de Tb); la desviación absoluta media de Tb del rango de Tpref.
De	Índice de calidad térmica del hábitat; la desviación media absoluta de Te del rango de Tpref.
E	Índice de eficacia de la termorregulación; $E = 1 - [Db / De]$.

El conjunto de datos relativos a la temperatura operativa (T_e) se empleó para determinar tanto la presencia espacial como la variación temporal de microambientes que exhiban características térmicas propicias para la termorregulación de *H. taragui*, siguiendo la metodología propuesta por Kearney et al. (2001). Asimismo, este análisis permite evaluar las probabilidades que poseen los geos de alcanzar temperaturas que se sitúen dentro del rango óptimo para su funcionamiento fisiológico.

Debido al alejamiento de los Tres Cerros y las dificultades de acceso, se llevaron a cabo los ensayos destinados a identificar el modelo más adecuado para *H. taragui* directamente en el campo. Aprovechando la disponibilidad de un área con techo, se estableció un laboratorio temporal (Figura 4.1) en el cual se llevaron a cabo los procedimientos que se describen a continuación. Con el objetivo de determinar el modelo más apropiado para el registro de la variación de T_e , se desarrollaron réplicas de cobre y PVC con forma de cavidades (10 x 3 x 2 cm para el cobre y 10 x 3 cm para el PVC) para emular la temperatura corporal (T_b) de *H. taragui* (Bakken, 1992). En el interior de cada réplica se insertó una termocupla tipo K, y sus extremos fueron herméticamente sellados utilizando silicona (Fastix®).

Para este ensayo de validación de los modelos térmicos se procedió a la captura manual de un macho adulto de *H. taragui*, (LHC = 37,07 mm; peso = 1,74 gr) en el cerro Chico. Se registró el sitio de captura para su posterior liberación en el mismo lugar. Una vez capturado, el individuo fue colocado en un terrario abierto de dimensiones 40 x 20 x 30 cm (Figura 4.1). Para el registro de la temperatura del espécimen, se empleó una termocupla ultrafina tipo K unida al abdomen con una cinta adhesiva hipoalergénica. Las réplicas de cobre y PVC se dispusieron en el interior del terrario junto con el geco en condiciones que permitieron variaciones térmicas, utilizando una lámpara situada a una distancia de 20 cm por encima del terrario, para generar fases de calentamiento y enfriamiento. Con el fin de mitigar posibles influencias en el intercambio de calor entre las réplicas y el geco, (siguiendo a Bakken y Angilletta, 2014), se procedió a registrar simultáneamente las temperaturas de las réplicas y el espécimen a intervalos de un minuto durante un período de dos horas. Estos registros fueron realizados mediante un termómetro de 4 canales REED SD 947 de lectura rápida, en donde fueron conectadas cada una de las termocuplas utilizadas.



Figura 4.1: Ensayos de ajuste de los modelos para el registro de las temperaturas operativas (A). Terrario en donde se tomaron los datos de temperaturas corporal de un individuo adulto de *Homonota taragui* y de los modelos confeccionados en PVC y cobre para la selección del modelo de temperatura operativa (B).

Se procedió a evaluar el grado de ajuste del modelo mediante el empleo de análisis de correlación de Spearman, teniendo en cuenta tanto las réplicas elaboradas en cobre como las confeccionadas en PVC. La elección del modelo más idóneo se sustentó en la consideración de las correlaciones de Spearman durante las fases de calentamiento y enfriamiento, así como en el transcurso de la fase de estabilización. Los resultados obtenidos reflejaron que el modelo de cobre mostró ser el más adecuado (correlación de Spearman: $R = 0,78$; $n = 143$; $P < 0,001$) conforme a estos criterios de ajuste.

Para registrar las temperaturas operativas en los microhábitats identificados, se fabricaron un total de 7 modelos de cobre. Éstos se colocaron en zonas específicas que previamente habían sido sitios de avistamientos de individuos de *H. taragui*. En particular, se seleccionaron 4 puntos en el cerro Nazareno y 3 puntos en el cerro Chico para su instalación (Figura 4.2). Dentro de cada modelo se colocaron dataloggers iButtons DS1921G, los cuales se configuraron para registrar la temperatura en intervalos de 30 minutos. Estos dispositivos fueron estratégicamente dispuestos en los microhábitats que frecuentemente ocupan los ejemplares de *H. taragui*, es decir, bajo las rocas que se asientan sobre rocas de mayor tamaño (Figura 4.3). Adicionalmente, en la cima de cada uno de los cerros, se colocaron dos registradores de temperatura ambiental (T_{amb}), lo que aporta información adicional sobre el entorno térmico de la zona (Figura 4.2). Los registros se realizaron por el periodo de un año (desde febrero de 2019 hasta marzo de 2020).



Figura 4.2: Sitios en donde se colocaron los modelos de cobre para el registro de temperaturas operativas puestos en los microhábitats de *Homonota taragui* (puntos azules) y para las temperaturas ambientales (puntos verdes). Cerro Nazareno (A) y cerro Chico (B).



Figura 4.3: Microhábitats elegidos para colocar los modelos de cobre para el registro de las temperaturas operativas de *Homonota taragui*. Sitio ubicado en el cerro Chico (A), roca elegida (B).

6.3.2 Temperatura preferida de Homonota taragui

Para obtener registros de las temperaturas preferidas (T_{pref}) bajo condiciones controladas, se trabajó con nueve individuos adultos de *H. taragui*, capturados en ambas poblaciones (cinco individuos en el cerro Chico y cuatro individuos en el cerro Nazareno). Se registró el sexo y el lugar de captura de cada ejemplar, garantizando su posterior liberación en el mismo sitio. En el momento de la captura de cada individuo se registraron las siguientes variables: temperaturas corporales (T_b), las cuales se obtuvieron insertando una termocupa en la cloaca de cada individuo unida a un termómetro de lectura rápida; y las temperaturas del aire (T_{air}), tomadas a un metro sobre el suelo también al momento de captura de un individuo. Todas estas capturas se llevaron a cabo los días 21 y 22 de julio de 2021.

Una vez capturados, los individuos fueron llevados a una habitación cerrada en la base de los cerros, en donde me montó un laboratorio temporal. En dicho lugar se colocó un dispositivo de canales abiertos (Figura 4.4) con un gradiente térmico de dimensiones 100 x 15 x 15 cm, confeccionado en cartón. Para lograr el gradiente térmico en uno de los extremos se colocaron dos lámparas infrarrojas de 150W como fuente de calor y las paredes de los canales en ese extremo fueron forradas con papel de aluminio, generando un gradiente térmico ajustable en el rango de 20 a 50 °C. Las mediciones de las temperaturas preferidas (T_{pref}) se efectuaron durante la noche inmediata a la captura de cada individuo, teniendo en cuenta que esta especie presenta hábitos nocturnos.

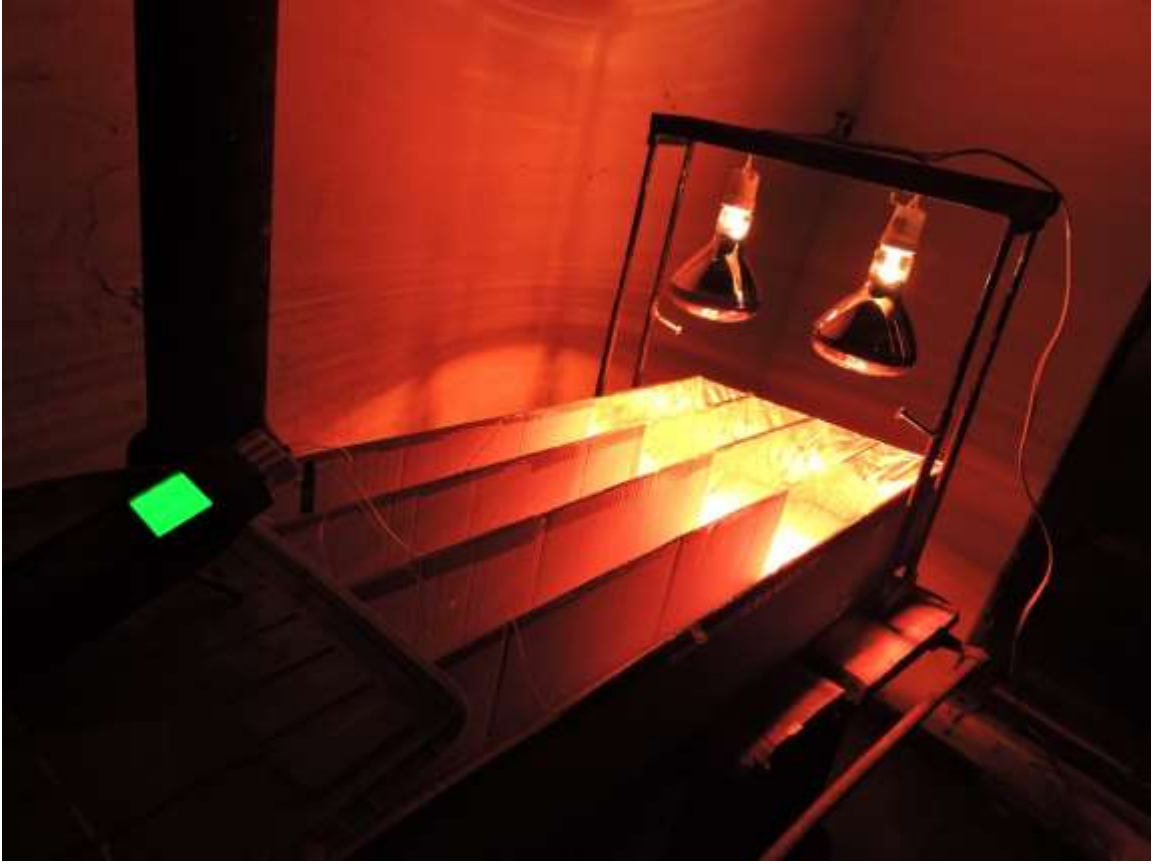


Figura 4.4: Dispositivo con gradiente térmico para el registro de las temperaturas preferidas de individuos adultos de *Homonota taragui*.

Los geos fueron colocados en canales abiertos y se registraron sus temperaturas corporales cada un minuto durante 2 horas, con la utilización de termocuplas ultrafinas de tipo K adheridas al vientre de cada individuo con cinta hipoalergénica. Estos sensores estuvieron conectados a un termómetro registrador de datos de 4 canales (REED SD 947, Figura 4.5).

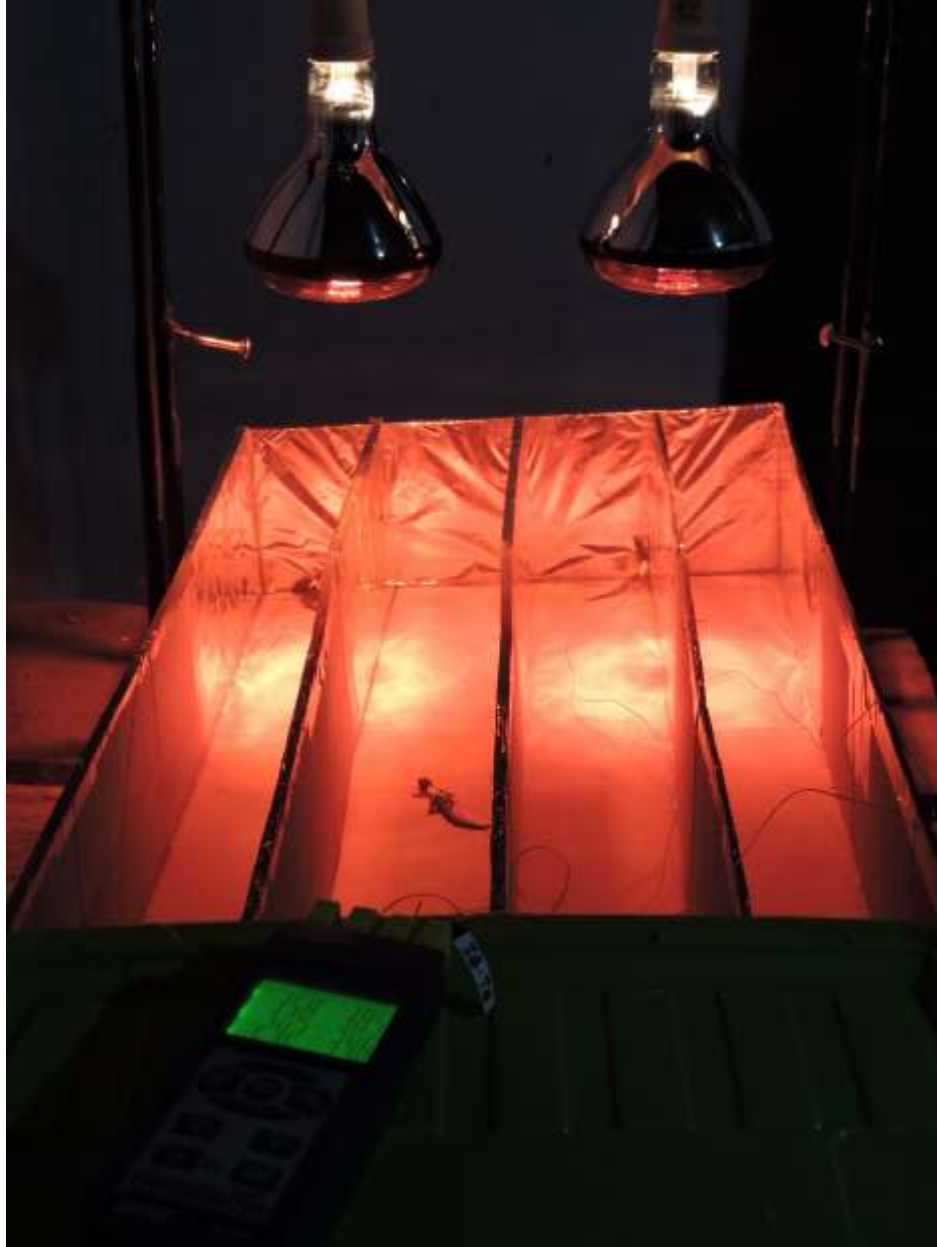


Figura 4.5: Ensayo de temperatura preferida, en donde los 4 individuos adultos de *Homonota taragui* están conectados a un termómetro de 4 canales de lectura rápida, con una termocupla tipo K.

Para cada individuo, se calculó tanto la media como el rango de las temperaturas corporales preferidas (T_{pref}), brindando una representación completa de sus preferencias térmicas. Los cuartiles de 25 y 75 % del rango intercuartílico de *H. taragui* en el gradiente térmico fueron utilizados como el rango inferior y superior de T_{pref} (T_{pi} y T_{ps} respectivamente).

6.3.3 Estrategia de termorregulación de la especie

Para evaluar la estrategia de termorregulación se aplicó el índice propuesto por Hertz et al. (1993). Se emplearon las temperaturas corporales tomadas en campo (T_b), las temperaturas operativas (T_e) y los límites de temperatura preferida (T_{pref}) en el siguiente cálculo:

(i) Se determinó la calidad térmica del hábitat (De ; Tabla 6.2), medida como la diferencia de T_e con respecto al rango intercuartil de T_{pref} de cada individuo. Se consideraron sólo valores absolutos. Si la T_e está por debajo del cuartil inferior, entonces $De = \text{rango intercuartil de } T_{pref} \text{ inferior} - T_e$. Si la T_e están por encima del cuartil superior, entonces $De = \text{rango intercuartil de } T_{pref} \text{ superior} - T_e$.

(ii) Se calculó el índice de precisión de la termorregulación (Db), el cual es igual a la diferencia de la T_b con respecto al rango intercuartil de T_{pref} de cada individuo. Si la T_b está por debajo del cuartil inferior, entonces $Db = \text{rango intercuartil de } T_{pref} \text{ inferior} - T_b$. Si la T_b están por encima del cuartil superior, entonces $Db = \text{rango intercuartil de } T_{pref} \text{ superior} - T_b$. Nuevamente se trabajó con valores absolutos.

Un valor alto de Db y De indican precisión y calidad térmica baja. Siendo que un valor igual o cercano a cero brindaría una idea que los organismos son altamente precisos y el sitio donde se encuentran representa un hábitat térmicamente óptimo.

(iii) Además, se calculó la eficacia de la termorregulación mediante la fórmula propuesta por Hertz et al. (1993): $E = 1 - (Db/De)$. Cuando el valor de $E = 1$ indica termorregulación activa, un valor de $E = 0,5$ indica un comportamiento termoconforme moderado y valores de $E = 0$ indican un comportamiento de termoconforme absoluto. Los valores negativos de E representarían a aquellos individuos que evitan hábitats térmicamente favorables, es decir con temperaturas dentro del rango de T_{pref} (Hertz et al., 1993).

Para determinar la manera en que *H. taragui* adquiere calor, se realizó una regresión lineal entre temperatura corporal y la temperatura del aire (tomada al momento de captura de cada individuo). Así se determinó si la especie es termorreguladora activa o termoconformista. La estrategia de termorregulación se determinó a partir del criterio de Huey y Slatkin (1976) quienes señalan que la termorregulación activa se presenta cuando la pendiente de la regresión lineal de la temperatura corporal sobre la ambiental es 0 ó cercana a 0. Mientras que en el termoconformismo el valor de la pendiente es 1 ó cercano a 1.

Para realizar la comparación entre las variables T_b y T_{pref} , y entre T_{pref} y T_e , se utilizó la prueba de Mann-U-Whitney, debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad. Este procedimiento también se realizó para analizar la variación de las temperaturas operativas entre cerros (T_e cerro-Chico vs T_e cerro-Nazareno) y entre estaciones (T_e otoño-invierno vs T_e primavera-verano).

Todas las pruebas se trabajaron con un nivel de confianza del 95%. Las pruebas estadísticas se realizaron con el software Statistica 7.0 (StatSoft Inc. 2001).

6.4 RESULTADOS

6.4.1 Descripción de las temperaturas de *Homonota taragui*

Los resultados de T_b , T_{pref} (con sus cuartiles 25 y 75), así como las T_e , T_{amb} , T_{air} , Db , De y E se muestran en la Tabla 2.2. Para determinar la temperatura corporal al momento de captura, se analizaron los datos de 9 individuos: 5 en el cerro chico (machos) y 4 en el cerro nazareno (2 hembras y 2 machos). El promedio registrado en campo es de $28,32^{\circ}\text{C} \pm 2,54^{\circ}\text{C}$, la cual varió de $24,1^{\circ}\text{C}$ a 32°C .

Tabla 2.2: Resumen con promedio, desvío estándar (DE) y el N obtenido de la temperatura corporal (T_b), temperatura preferida (T_{pref}). Intercuartil 25 de la temperatura preferida (T_{pi}) y el intercuartil 75 de la temperatura preferida superior (T_{ps}), la temperatura operativa media (T_e), la temperatura ambiental (T_{amb}), la temperatura del aire (T_{ai}), la tasa de precisión de la termorregulación (Db), la tasa de calidad térmica del ambiente (De), la eficiencia termorreguladora (E) de *Homonota taragui*.

Temperaturas	N	Promedio	DE
T_b	9	28,66	2,05
T_{pref}	1163	30,82	6,05
T_{pi}		27,70	
T_{ps}		35,00	
T_e	110.882	23,10	7,37
T_{amb}	32218	20,59	6,79
T_{air}	9	22,16	3,47
Db		0,82	
De		0,55	
E		- 0,50	

La temperatura preferida promedio registrada para *H. taragui* se situó en $30,8^{\circ}\text{C} \pm 6,05^{\circ}\text{C}$ ($n = 1163$, Tabla 2.2), con un rango variable que abarcó desde $18,5^{\circ}\text{C}$ hasta $43,1^{\circ}\text{C}$ (Figura 4.6). La distribución de estas temperaturas preferidas no sigue una distribución normal (Kolmogorov - Smirnov, $D = 0,16711$, $P = < 0,01$). El rango intercuartílico de las temperaturas de preferencia, es decir, las temperaturas baja y alta dentro de las temperaturas seleccionadas por la especie, oscilan entre $27,7^{\circ}\text{C}$ y $35,0^{\circ}\text{C}$ (T_{pi} y T_{ps} , respectivamente).

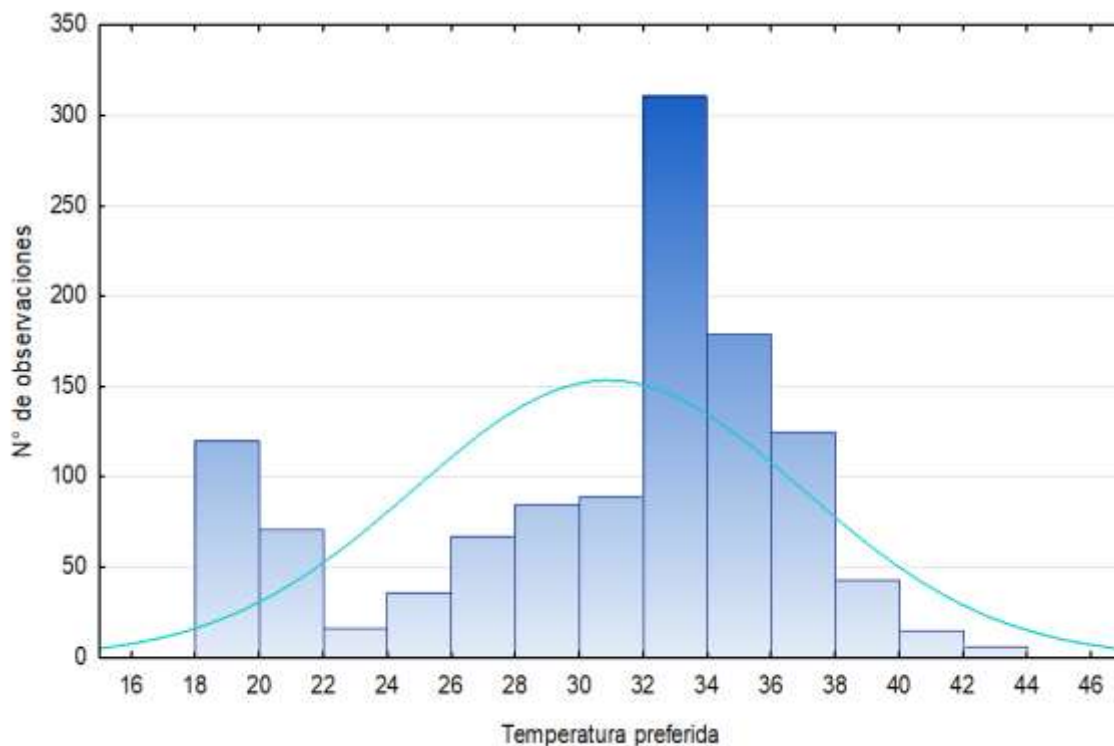


Figura 4.6: Histograma de temperaturas preferidas en laboratorio de *Homonota taragui*. En color turquesa está representada la curva de distribución normal.

Si bien se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas corporal en campo y la temperatura preferida de *H. taragui* (Mann-U-Whitney, $W = 3029,50$; $P = 0,0262$), la temperatura corporal promedio se encuentra dentro del rango intercuartil de las temperaturas preferidas de la especie, con una tendencia hacia T_{pi} .

Durante el período comprendido entre marzo de 2019 y febrero de 2020, se documentó un total de 110.882 registros de temperaturas operativas (T_e) en los microhábitats de *H. taragui* en los cerros Nazareno y Chico (Figura 4.7). A lo largo de ese año, se efectuó una observación constante de la oferta térmica destinada a esta especie. En términos promedio, las temperaturas operativas alcanzaron un valor de $23,10 \pm 7,37^\circ\text{C}$. El cuartil 25 arrojó una temperatura de 18°C , mientras que el cuartil 75 se situó en $27,5^\circ\text{C}$. En este contexto, se registró una temperatura mínima de $5,5^\circ\text{C}$, mientras que el pico máximo de temperatura alcanzó los $55,5^\circ\text{C}$. Con respecto a la distribución, se observó con mayor frecuencia la presencia de temperaturas en el intervalo de 15 a 25°C . Por otro lado, las temperaturas por debajo de los 20°C y aquellas que superaron los 30°C fueron las menos comunes (Figura 6.7). En todos los casos, las T_e registradas se

encuentran fuera del rango intercuartil de las T_{pref} de *H. taragui*. Así, se encontraron diferencias significativas al comparar la temperatura preferida (T_{pref}) de la especie con la temperatura disponible en el microhábitat (T_e): Mann-U-Whitney, $W = 60985391,5$; $P < 0,001$.

La temperatura operativa promedio del cerro Chico fue de $23,07^{\circ}\text{C} \pm 7,77^{\circ}\text{C}$ ($n = 48.331$) con una temperatura mínima registrada de 3°C y una máxima de $54,0^{\circ}\text{C}$. En el cerro Nazareno el promedio registrado de temperaturas operativas es de $23,12^{\circ}\text{C} \pm 7,44^{\circ}\text{C}$ ($n = 62.551$), con un rango de $5,55^{\circ}\text{C}$ a $55,5^{\circ}\text{C}$. No se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas operativas en los dos cerros (Mann-U-Whitney, $W = 26709500222$; $P = 2,53$).

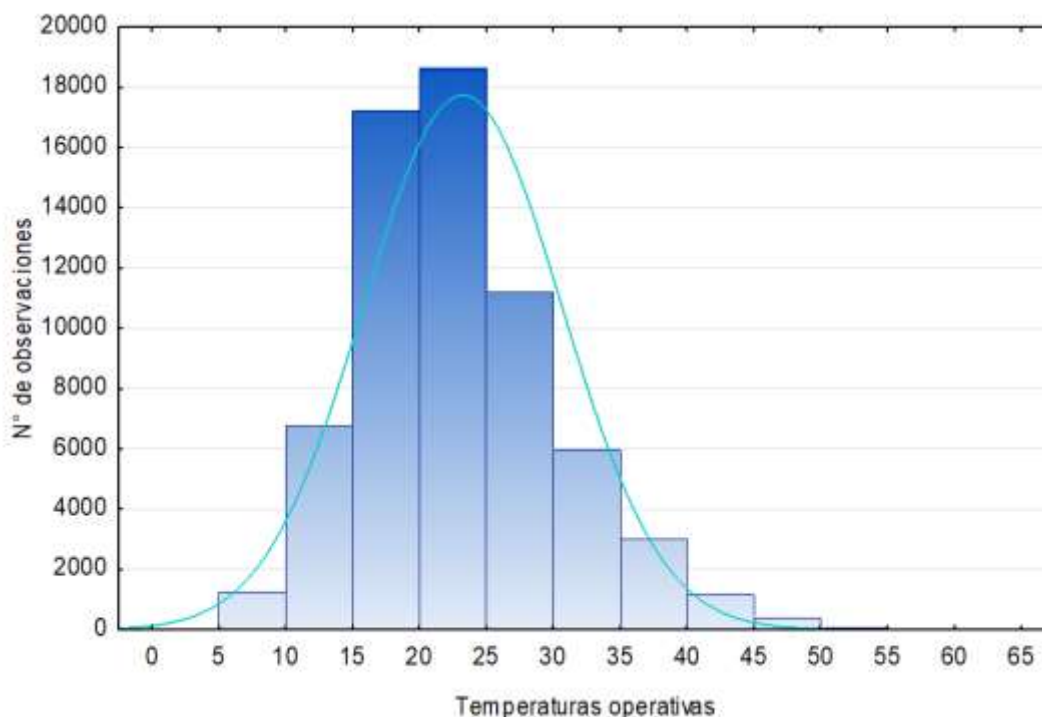


Figura 4.7: Histograma de temperaturas operativas obtenidas en los microhábitats de *Homonota taragui* de los cerros Nazareno y Chico.

Si discriminamos las temperaturas operativas disponibles en los microhábitats de *H. taragui* por estación, se obtuvieron los siguientes resultados: Temperaturas operativas promedio en otoño-invierno $19,30^{\circ}\text{C} \pm 5,46^{\circ}\text{C}$ ($n = 61.488$) con un rango de 3°C a 42°C . Y en primavera-verano el promedio registrado es de $27,84^{\circ}\text{C} \pm 7,19^{\circ}\text{C}$ ($n = 49.394$), con una mínima observada de $9,5^{\circ}\text{C}$ y una máxima de $55,5^{\circ}\text{C}$.

También durante el periodo de un año se registraron las temperaturas ambientales en los dos cerros ($n = 32.218$), con un promedio de $20,60^{\circ}\text{C} \pm 6,79^{\circ}\text{C}$, observándose una temperatura mínima de $0,50^{\circ}\text{C}$ y una máxima de $41,00^{\circ}\text{C}$.

6.4.2 Estrategia de termorregulación de *Homonota taragui*

El análisis revela que el índice de precisión de la termorregulación para *H. taragui* es de $Db = 0,82$; mientras que la evaluación de la calidad térmica arroja un valor de $De = 0,55$. Al desglosar estos índices por población, se obtienen los siguientes resultados: en el cerro Chico, el índice Db alcanza $0,87$, mientras que el valor correspondiente a De es de $0,78$. En contraste, en el cerro Nazareno se observan valores más bajos: $Db = 0,60$ y $De = 0,50$. Estos resultados indican que la precisión de la termorregulación y la calidad térmica del ambiente son mayores en el cerro Nazareno.

Los resultados derivados de la aplicación del índice de estrategia de termorregulación a *H. taragui* han revelado un valor de E igual a $-0,50$. Este resultado señala que la especie presenta una estrategia de termorregulación que, en efecto, no resulta eficaz, ya que evita microhábitats en los cuales las temperaturas se encuentran dentro del rango de sus preferencias térmicas (T_{pref}).

Al relacionar la T_b con la T_{air} tomada al momento de captura, se obtuvo una relación negativa y no significativa ($r^2 = 0,02$; $P = 0,75$; $T_b = 30,33 - 0,09 T_{air}$). El valor de la pendiente de la regresión entre T_b y T_{air} fue de $0,09$, lo que indica una estrategia de termorregulación activa.

6.5 DISCUSIÓN

La termorregulación es un aspecto crucial de la ecología y el comportamiento de los reptiles, ya que les permite mantener una temperatura corporal alta y constante (Martínez Rica, 1979). A través del estudio de la ecología térmica de *H. taragui*, se ha logrado una descripción detallada de la estrategia de termorregulación de esta especie y su relación con el entorno térmico circundante. Como así también se caracterizó su entorno térmico, y las temperaturas preferidas por la especie.

Los resultados obtenidos en este trabajo revelan que las temperaturas preferidas por *H. taragui* presentan una tendencia al alza en comparación con las temperaturas disponibles (T_e , T_{amb} , T_{air}). Aunque las temperaturas preferidas se encuentran dentro del rango de las temperaturas disponibles en los microhábitats (T_e), de manera que se acepta la hipótesis planteada para este capítulo. Desde la perspectiva del fenómeno de cambio climático actual, este hallazgo podría conferir una ventaja competitiva a la especie frente al aumento de las temperaturas globales. Esto contradice ciertos estudios previos que han pronosticado la extinción local y el declive de lagartos en un escenario futuro de cambio climático (Sinervo et al., 2010; Kubisch et al., 2012). Sin embargo, otros estudios también han sugerido que las especies de herpetofauna adaptadas a climas cálidos poseen una importante ventaja de supervivencia ante el cambio climático (Frishkoff et al., 2015). Así, por ejemplo, se han registrado individuos en los que una mayor temperatura corporal durante el primer mes de vida representó un aumento en el tamaño corporal adulto, y consecuentemente un aumento en el tamaño de la camada, de manera que estos autores han considerado que algunas especies de lagartos han obtenido beneficios del cambio climático (López-Alcaide y Macip-Ríos, 2011).

Así mismo, encontrar que las temperaturas disponibles para la especie son consistentes entre poblaciones (T_e del cerro chico versus T_e del cerro Nazareno) indica que la disponibilidad térmica proporcionada por el ambiente para *H. taragui* no presenta diferencias significativas entre las distintas poblaciones. Es importante destacar que en el capítulo anterior (sección 5.4) se observó una mayor supervivencia en los individuos del cerro Nazareno. Este hallazgo sugiere que, en este contexto específico, la temperatura no parece ser el factor determinante que ejerce una presión significativa en la supervivencia de la especie. Respaldando la propuesta del capítulo anterior en la que se propone que la diferencia en la supervivencia mayor de los individuos del cerro Nazareno podría deberse a una mayor disponibilidad de recursos, en comparación con los recursos disponibles en el cerro Chico.

En relación al seguimiento de las poblaciones de esta especie durante un periodo de dos años (como se detalló en el capítulo 5.3), se ha observado una marcada disminución en el encuentro de individuos en sus microhábitats durante la primavera y el verano, en contraste con un aumento en los avistamientos de la especie durante el otoño e invierno. Ahora, al considerar los datos térmicos, una posible explicación para este patrón observado podría estar relacionada con las temperaturas registradas durante las estaciones respectivas. Específicamente, si evaluamos las temperaturas ambientales y operativas durante la primavera y el verano se observa que las temperaturas ambientales medias (T_{amb}) fueron menos extremas en comparación con las temperaturas operativas (T_e) registradas (41°C y $55,5^{\circ}\text{C}$, respectivamente). Las rocas en donde se refugia esta especie cuando están expuestas al sol, se calientan significativamente, superando las temperaturas ambientales y creando condiciones térmicas inadecuadas para la presencia de los gecos. Este fenómeno explica la marcada disminución en los registros de individuos durante estas estaciones ($n = 1$). Por el contrario, en otoño e invierno, las temperaturas ambientales medias (T_{amb}) fueron más frías en comparación con las temperaturas operativas (T_e) registradas ($0,5^{\circ}\text{C}$ versus 3°C , respectivamente). Esto demuestra que, durante las bajas temperaturas, las rocas ofrecen condiciones térmicas más favorables que el entorno circundante, lo que se traduce en un mayor número de registros de *H. taragui* ($n = 16$). Este patrón se ha repetido consistentemente durante los dos años de estudio, y cabe destacar que también ha sido observado en investigaciones previas con la misma especie (Odriozola, 2014).

Homonota taragui exhibe un patrón de movimiento constante, dentro de radio muy pequeño en los roquedales de las cumbres y las laderas de los cerros. La selección de refugios por parte de estos gecos nocturnos representa un comportamiento de suma importancia para un proceso efectivo de termorregulación, dado que su actividad predominante se desarrolla durante las horas en ausencia de energía solar. En investigaciones previas, se ha abordado la elección de refugios en especies del género, como *H. darwinii* (Ibargüengoytía et al., 2007) y *H. borelli* (Cruz et al., 2005). Los resultados de dichos estudios han revelado diferencias significativas en las características térmicas de los refugios preferidos por estas especies. Así, *H. borelli* mostró una inclinación hacia refugios de mayor temperatura, mientras que *H. darwini* demostró preferencia por refugios desprovistos de fuentes de calor directas. Estos autores sugieren la posibilidad de que factores como el tamaño corporal y la distribución geográfica puedan estar correlacionados con las divergencias observadas en la elección de refugios y en los patrones de termorregulación entre ambas especies.

En este estudio se registró una media de las T_e es 23,10 °C como oferta térmica y la T_{pref} de la especie fue de 30,86°C. La diferencia del rango de temperaturas preferidas en relación a las operativas es de 7,7°C, esto representa cuánto se aparta la oferta térmica (D_e) de la temperatura preferida por la especie. Un D_e con valores cercanos a 0 indica un ambiente ideal, por lo cual, con este resultado estamos hablando de un ambiente térmico desfavorable (Huey et al., 2003). El entorno de los cerros representa un ambiente que no ofrecería buenas oportunidades para termorregular, sin embargo, esta especie encuentra herramientas que le han permitido evolucionar y sobrevivir en este su único y exclusivo hábitat.

Además, al comparar los índices de D_b y D_e entre las poblaciones, se observó que en el cerro Nazareno hay una tendencia a una calidad térmica superior, con sus individuos demostrando una mayor precisión en la termorregulación. Esto cobra relevancia considerando que, como se detalló en el capítulo anterior (sección 5.4), la tasa de supervivencia de los individuos en este cerro es notablemente más alta en comparación con el cerro Chico. A pesar de no encontrarse diferencias significativas en la oferta térmica entre las poblaciones (T_e), estos valores superiores de precisión térmica podrían atribuirse a otros factores.

En cuanto al índice de termorregulación (E), la especie no es eficiente para termorregular ($E = -0,50$). De acuerdo con Hertz et al. (1993) los resultados negativos de E se pueden deber a que los individuos evaden temperaturas microambientales idóneas, como una posible forma de evasión de depredadores o por competencia intraespecífica. Se deberían realizar estudios más específicos para determinar qué factor influye en la elección del microhábitat de esta especie si no es la temperatura, por ejemplo, la evasión de depredadores, la disponibilidad de recursos tróficos, etcétera. No hay estudios previos que demuestren cuáles son las amenazas que presenta *H. taragui* en cuanto a la depredación, ni tampoco hay trabajos que describan las preferencias alimentarias de la especie.

La conducta de termorregulación en lagartos es un continuo de estrategias conductuales con 2 extremos: la termorregulación activa y el termoconformismo (Hertz et al., 1993). *H. taragui* exhibe una estrategia de termorregulación activa, lo que implica que los individuos mantienen su temperatura corporal por encima de las condiciones térmicas disponibles en su entorno circundante, ya que éste presenta condiciones térmicas desfavorables. En el contexto del cambio climático, existen evidencias, basadas en estudios previos en otros grupos de lagartijas (Buckley et al., 2015), que sugieren que este tipo de comportamiento podría ofrecer ventajas inmediatas al evitar el estrés térmico. No obstante, estas ventajas parecen ser de carácter a corto plazo debido a una posible disminución de la eficiencia de la termorregulación, lo que, a su vez, podría traducirse en una pérdida de rendimiento en climas futuros. Es importante resaltar que el mismo

estudio publicado por Buckley y colaboradores (2015) plantea la preocupación de que, aunque la plasticidad del comportamiento pueda ser beneficiosa a corto plazo, en última instancia, podría limitar la adaptación fisiológica necesaria para hacer frente a un clima más cálido.

Finalmente, es importante destacar que el género *Homonota* incluye a la especie de geckos con la distribución más austral del mundo: *H. darwini*. En esta especie se realizaron estudios de termorregulación (Weeks y Espinoza 2013) y han demostrado su capacidad de sobrevivir al sobreenfriamiento y las temperaturas por debajo de los 0°C. Por el contrario, *H. taragui* prefirió temperaturas considerablemente altas (30°C) de manera que podemos decir que el género presenta una amplia adaptabilidad a la oferta térmica del entorno y la temperatura corporal varía según la región que habitan, dependiendo de las oportunidades que tengan de termorregular en campo y la historia de vida de la especie.

6.6 BIBLIOGRAFÍA DEL CAPÍTULO II

- Aguilar, R., & Cruz, F. B. (2010). Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology*, 44(2), 236-241.
- Avery, R. A. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. *Physiology C*, 12, 93-166.
- Bakken, G. S. (1992). Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist*, 32(2), 194-216.
- Bakken, G. S., & Angilletta Jr, M. J. (2014). How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Functional Ecology*, 28(1), 96-107.
- Bartholomew, G. A. (1982). Physiological control of body temperature. *Biology of the Reptilia*, 12, 167-211.
- Bauwens, D., Hertz, P. E., & Castilla, A. M. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*, 77(6), 1818-1830.
- Brown, R. P. (1996). Thermal biology of the gecko *Tarentola boettgeri*: comparisons among populations from different elevations within Gran Canaria. *Herpetologica*, 396-405.
- Buckley, L. B., Ehrenberger, J. C., & Angilletta, M. J. (2015). Thermoregulatory behaviour limits local adaptation of thermal niches and confers sensitivity to climate change. *Functional Ecology*, 29(8), 1038-1047.
- Cowles, R. B., & Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bulletin of the AMNH; v. 83, article 5.
- Cruz, F. B., Kozykariski, M. L., Perotti, M. G., Pueta, M., & Moreno, L. (2005). Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata: Gekkonidae: *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuadernos de Herpetología*, 18.
- Frishkoff, L. O., Hadly, E. A., & Daily, G. C. (2015). Thermal niche predicts tolerance to habitat conversion in tropical amphibians and reptiles. *Global change biology*, 21(11), 3901-3916.

- Hertz, P. E., Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142(5), 796-818.
- Hill, B. J. (1980). Effects of temperature on feeding and activity in the crab *Scylla serrata*. *Marine Biology*, 59, 189-192.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In Gans C, Pough FG, editors. *Biology of the Reptilia*, Vol. 12: Physiological Ecology.
- Huey, R. B., & Bennett, A. F. (1987). Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, 41(5), 1098-1115.
- Huey, R. B., Hertz, P. E., & Sinervo, B. (2003). Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *The American Naturalist*, 161(3), 357-366.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly review of biology*, 51(3), 363-384.
- Huey, R. B., & Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366.
- Ibargüengoytía, N., Renner, M., Boretto, J., Piantoni, C., & Cussac, V. (2007). Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia*, 28(2), 235-246.
- Kearney, M. (2001). Postural thermoregulatory behavior in the nocturnal lizards *Christinus marmoratus* and *Nephurus milii* (Gekkonidae). *Herpetological Review*, 32(1), 11.
- Kubisch, E., Piantoni, C., Williams, J., Scolaro, A., Navas, C. A., & Ibargüengoytía, N. R. (2012). Do higher temperatures increase growth in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed at temporal and geographic scales. *Journal of Herpetology*, 46(4), 587-595.
- López-Alcaide, S., & Macip-Ríos, R. (2011). Effects of climate change in amphibians and reptiles. *Biodiversity loss in a changing planet*, 163-184.
- Martínez Rica, J. P. (1979). Clima y actividad en animales poiquiloterms. P. Centr. pir. Biol. exp., VII (2): 155-161.

- Odriozola, M. (2014). Complementariedad y solapamiento entre los nichos espacial y temporal de cuatro especies sintópicas de lagartijas del Paraje Tres Cerros, Corrientes, Argentina. Unpublished Bachelor thesis Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.
- Sinervo, B., Mendez-De-La-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., ... & Sites Jr, J. W. (2010). Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328(5980), 894-899.
- StatSoft, I. N. C. (2001). STATISTICA (data analysis software system), version 6. *Tulsa, USA*, 150, 91-94.
- Vieira, R. C., Verrastro, L., Borges-Martins, M., & Felappi, J. F. (2020). The lizard that never sleeps: activity of the pampa marked gecko *Homonota uruguayensis*. *Iheringia. Série Zoologia*, 110, e2020011.
- Weeks, D. M., & Espinoza, R. E. (2013). Lizards on ice: Comparative thermal tolerances of the world's southernmost gecko. *Journal of Thermal Biology*, 38(5), 225-232.
- Zug, G., Vitt, L., & Caldwell, J. (2001). *Herpetology*. Academic Press. San Diego, USA. 249 pp.

CAPÍTULO III

COMUNICACIÓN



7. CAPÍTULO III: COMUNICACIÓN

7.1 INTRODUCCIÓN

La comunicación es un fenómeno subyacente en todas las interacciones entre individuos en la naturaleza. En términos generales, se puede definir a la comunicación como el proceso mediante el cual un individuo transmite información o mensajes a otro mediante señales, y este último responde a dichas señales (Hauser, 2000). Las conductas de comunicación pueden ayudar a los animales a encontrar pareja, establecer dominancia, defender territorio, coordinar el comportamiento del grupo y brindar cuidados a las crías. El creciente interés en comprender la comunicación biológica en diversos grupos taxonómicos ha contribuido significativamente al conocimiento actual de la comunicación en reptiles (Labra, 2008). Hoy en día, sabemos que estos animales dependen principalmente de señales visuales y químicas, y en menor medida, de señales acústicas para comunicarse (Pough et al., 1998).

Los lagartos exhiben una amplia variedad vocalizaciones que pueden ser clasificadas según su función. En primer lugar, están las vocalizaciones agonísticas, las cuales se emplean en encuentros agresivos, como disputas territoriales o desafíos de dominio. Estas vocalizaciones tienen como propósito establecer jerarquías sociales y resolver conflictos. Por otro lado, también emiten llamadas de alarma en respuesta a amenazas frente a depredadores (Labra, 2008).

Por otro lado, los gecónidos se destacan por su capacidad para emitir complejas vocalizaciones que desempeñan un papel fundamental en su comportamiento social (Marcellini, 1977). Estas vocalizaciones han sido objeto de estudio detallado (Milton y Jenssen, 1979; Bauer et al., 2004). En este grupo en particular, las vocalizaciones se han clasificado en señales de intimidación, sonidos de estrés y advertencia (Tang et al., 2001). Estos estímulos acústicos abarcan una amplia gama de características, incluyendo variaciones en el tono, la intensidad, la frecuencia y el patrón temporal. El rango de sensibilidad en los geckos está entre 100 Hz y 10.000 Hz aproximadamente, con su máximo entre los 100Hz a 3000 Hz (Marcellini, 1977; Brown 1984). Asimismo, las funciones asociadas a este tipo de comunicación son igualmente diversas, ya que pueden servir para atraer a las hembras, o bien llamados de peligro, de temor o liberación (Kluge, 1987).

La comunicación acústica y visual es la principal vía de comunicación entre los gekkotas (Marcellini, 1977). No obstante, la comunicación a través de señales químicas también es relevante en este grupo, especialmente en lo que respecta a la defensa del territorio. Se sabe poco sobre la comunicación acústica, pero el conocimiento sobre la comunicación química es

aún más escaso. Algunos estudios han analizados la composición química de las secreciones de las glándulas epidérmicas femorales y pre-cloacales en algunas especies de geos (Khannoon, 2012), aunque su función es desconocida. Muchas especies de geos, de distintas familias, presentan un par de estructuras saculares que se encuentran inmediatamente por detrás de la cloaca, denominados “sacos cloacales” (Kluge, 1982). Hasta el momento, se desconoce si estas estructuras anatómicas cumplen función alguna en la comunicación de los individuos. Algunos autores han explorado la probable función secretora de estos sacos (Rieppel, 1976), y aunque hasta el momento no hay evidencia de una función secretora, su relación con la comunicación intraespecífica no ha sido descartada. Relación que también se atribuye a los poros y otras estructuras similares ubicadas en inmediaciones de la cloaca o miembros posteriores de otros reptiles. Si bien en el género *Homonota* la presencia de sacos cloacales ha sido mencionada por Kluge (1964), y efectivamente están presentes en todas las especies del género (Ceí, 1986; observaciones personales), éstos no han sido morfológicamente e histológicamente descritos para ninguna de las especies.

En el presente capítulo, se explora la comunicación auditiva y química de *H. taragui* a partir de la descripción de las vocalizaciones de llamadas de auxilio o “distress calls”, y las estructuras de sus sacos cloacales, explorando en este último caso la hipótesis de su posible función secretora para la comunicación intraespecífica. De esta manera se brinda la primera información descriptiva de las vocalizaciones, y de las estructuras morfo-histológicas de los sacos cloacales y su posible relación con los mecanismos de comunicación en *H. taragui*.

7.2 OBJETIVOS PARTICULARES

Para el desarrollo del capítulo III sobre la comunicación del geco del taragüi, se plantearon los siguientes objetivos:

- i) Caracterizar las vocalizaciones de *H. taragui* y determinar su función.
- j) Describir la estructura anatómica e histológica de los sacos cloacales
- k) Analizar la posible implicancia de los sacos cloacales en la comunicación intraespecífica.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES DEL CAPÍTULO III

Hipótesis:

“Las vocalizaciones y los sacos cloacales de *H. taragui* juegan un rol preponderante en la comunicación intraespecífica, como así también en su estrategia de defensa (auxilio o distress call en inglés) ante un depredador”.

Predicciones:

- Ante la presencia de un depredador o amenaza, *H. taragui* emitirá vocalizaciones de auxilio, las cuales serán audibles, con el objetivo de disuadir al depredador o alertar a otros individuos.
- Los sacos cloacales de *H. taragui* contienen tejido secretor, que produce sustancias químicas cruciales para la comunicación entre individuos.

7.3 MATERIALES Y MÉTODOS

7.3.1 Vocalizaciones de *Homonota taragui*

El 26 de abril de 2017, se realizó la captura manual de dos machos adultos de *H. taragui* en cada uno de los cerros: Chico (hora de captura: 9:37hs; LHC: 32,40mm; peso: 1,26g) y Nazareno (hora de captura: 15:27hs; LHC: 36,64mm; peso: 1,37g). Se registró el sexo y el punto de captura para su posterior liberación en el mismo lugar de captura. Los individuos fueron marcados mediante la técnica de corte de falange (ver más detalles en la sección 6.3) y llevados a una habitación cerrada en la base de los cerros en donde se montó un laboratorio temporal. Fueron colocados en terrarios abiertos de 40 x 20 x 30 cm en donde tuvieron un periodo de aclimatación de 5 horas. Posteriormente, se efectuaron grabaciones de las vocalizaciones de llamadas de auxilio (“distress call”). Las grabaciones fueron registradas durante la noche del mismo día de captura. El procedimiento de grabación incluyó la inducción de la emisión de las vocalizaciones por sujeción y suelta reiterada de los animales.

Las grabaciones se realizaron con un micrófono direccional Audio-Technica® ATR55 y una grabadora Marantz modelo PMD 660. El micrófono se mantuvo a una distancia de aproximadamente 20 cm del individuo. Se obtuvieron un total de 3 grabaciones por cada individuo de una duración promedio de 1,83 minutos cada una. Al día siguiente los individuos fueron liberados en el mismo punto de captura.

Los registros fueron digitalizadas y analizadas con el software Raven Pro 1.6.1 a una frecuencia de muestreo de 48.000 Hz y una resolución de 16 bits. Siguiendo los estándares establecidos para el estudio de vocalizaciones en reptiles (Kluge, 1987; Labra, 2008) las variables acústicas seleccionadas para su análisis fueron: duración de la vocalización (ms), frecuencia dominante (Hz), frecuencia alta (Hz), frecuencia baja (Hz), amplitud (Db), la amplitud máxima (Db) y la amplitud mínima (Db). Se calcularon los promedios y desvíos estándar de cada una de las variables.

7.3.2 Sacos cloacales en *Homonota taragui*

Se realizó la descripción anatómica e histológica de las estructuras saculares ubicadas debajo de la cloaca de individuos adultos de *H. taragui*. Para ello, se utilizaron ejemplares de *H. taragui* adultos que forman parte de colección herpetológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNEC 14138 y UNNEC 14139).

La observación detallada de los sacos cloacales se realizó bajo lupa (Leica EZ4E) y se tomaron fotografías con la cámara integrada de dicha lupa. Posteriormente, se procedió al análisis de las imágenes utilizando el software ImageJ para medir las siguientes variables (Figura 5.1): número de escamas que delimitan el borde del saco; diámetro de la abertura del saco (DAS); altura de la abertura del saco (AAS); diámetro de la estructura (DE); distancia entre los sacos (DES); distancia de los sacos a la cloaca (DSC).

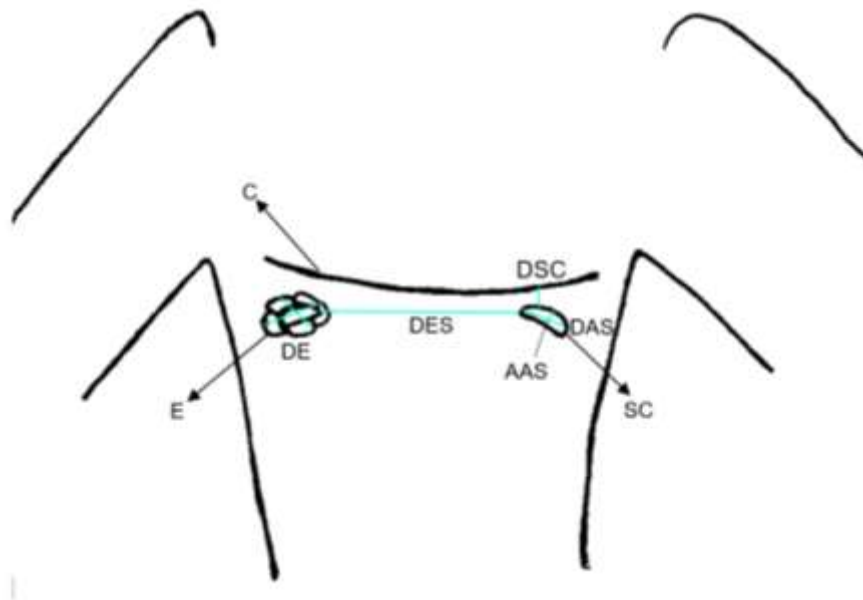


Figura 5.1: Esquema de la ubicación de los sacos cloacales (SC) en *Homonota taragui* con las variables medidas para su descripción morfológica: E: número de escamas que delimitan el borde del saco; DAS: diámetro de la abertura del saco; AAS: altura de la abertura del saco; DE: diámetro de la estructura; DES: distancia entre los sacos; DSC: distancia de los sacos a la cloaca; C: cloaca

Para llevar a cabo el análisis histológico, se seleccionaron individuos adultos recolectados en el campo ($n = 4$), incluyendo tres machos y una hembra. Tras la captura manual de los individuos, se procedió a realizar la eutanasia siguiendo los lineamientos generales propuestos por la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de Corrientes, Argentina, bajo el código de proyecto PI 12F007 del Laboratorio de herpetología, de la Universidad Nacional del Nordeste. La eutanasia se realizó mediante la administración intraperitoneal de anestésicos que contenían benzocaína. Posteriormente, los especímenes fueron fijados en una solución de Bouin durante un período de 24 horas, seguido de su conservación en etanol al 70%.

El procesamiento y análisis de las muestras se llevó a cabo en el laboratorio de histología animal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, a cargo de la Dra. Gladys Hermida. En esta etapa, se siguieron los protocolos de histología básica (Kiernan, 1999) de la siguiente manera: se procedió a la deshidratación de las muestras con una serie creciente de alcohol etílico (70, 80, y 96) y alcohol butílico al 100% durante 1 hora cada uno. Se realizó la inclusión en butil-parafina por 2 horas y luego en parafina durante 4 horas. Posteriormente, se obtuvieron las secciones transversales y longitudinales de los sacos cloacales con un grosor de 5 micras, utilizando un micrótomos rotatorio manual tipo Spencer. Estos cortes se sometieron a tinción con hematoxilina y eosina (H-E), así como a tinción tricrómica de Masson modificada (MMT) para realizar análisis de citología e histología generales. Finalmente, todas las secciones teñidas se examinaron y se observó la topografía de los tejidos, buscando la presencia de glándulas secretoras utilizando un microscopio Zeiss Primo Star, y las imágenes correspondientes se capturaron mediante una cámara digital Canon PowerShot A640.

7.4 RESULTADOS

7.4.1 Vocalizaciones de *Homonota taragui*

Las vocalizaciones de *H. taragui* se corresponden auditivamente a un chillido agudo de pocos segundos de duración. Se obtuvieron un total de $n = 52$ chillidos (37 del individuo del cerro Nazareno y 15 del individuo del cerro Chico). La estructura del chillido se caracteriza por ser una emisión pulsada de longitud variable con escasa modulación de la frecuencia en el inicio o hacia el final de la vocalización. Las características del sonido de estas vocalizaciones y el contexto de comportamiento en el que son emitidas se corresponden al de los "llamados de auxilio" (o distress calls), emitidos tanto por machos como hembras en situaciones en las que se ven sorprendidos o amenazados de manera cercana, sin posibilidad de escapar. En la Figura 5.2, se proporciona el oscilograma (a) y espectrograma (b) de uno de estos chillidos, en donde se muestran que la energía de la llamada es elevada y se distribuye en un amplio rango espectral.

La vocalización es fuerte, en la que se evidencia cierta estructura armónica y escasa modulación, es decir, presenta una tonalidad clara y constante durante la mayor parte de su longitud, con componentes de frecuencia que están relacionados de manera simple entre sí. Además, no se encontraron fluctuaciones notables en su intensidad a lo largo del tiempo. En la Tabla 3.1, se presentan los promedios correspondientes a las variables estudiadas en el análisis de los sonogramas y espectrogramas de *H. taragui*. La frecuencia dominante de esta especie mostró variaciones que abarcaron un rango desde 2.906 Hz hasta 6.375 Hz.

Tabla 3.1: Variables medidas en las vocalizaciones de *Homonota taragui*. Número de chillidos analizados, promedios y desvío estándar.

	<i>N</i>	<i>Promedio</i>	<i>SD</i>
<i>Duración (s)</i>	52	0,56	0,474
<i>Frecuencia baja (Hz)</i>	52	1.784,12	659,040
<i>Frecuencia alta (Hz)</i>	52	13.165,86	3.299,171
<i>Frecuencia dominante (Hz)</i>	52	5.451,92	655,694
<i>Amplitud (U)</i>	52	3.570,48	1.530,416
<i>Amplitud máxima (U)</i>	52	2.816,58	1.388,638
<i>Amplitud mínima (U)</i>	52	-3.546,58	1.496,576

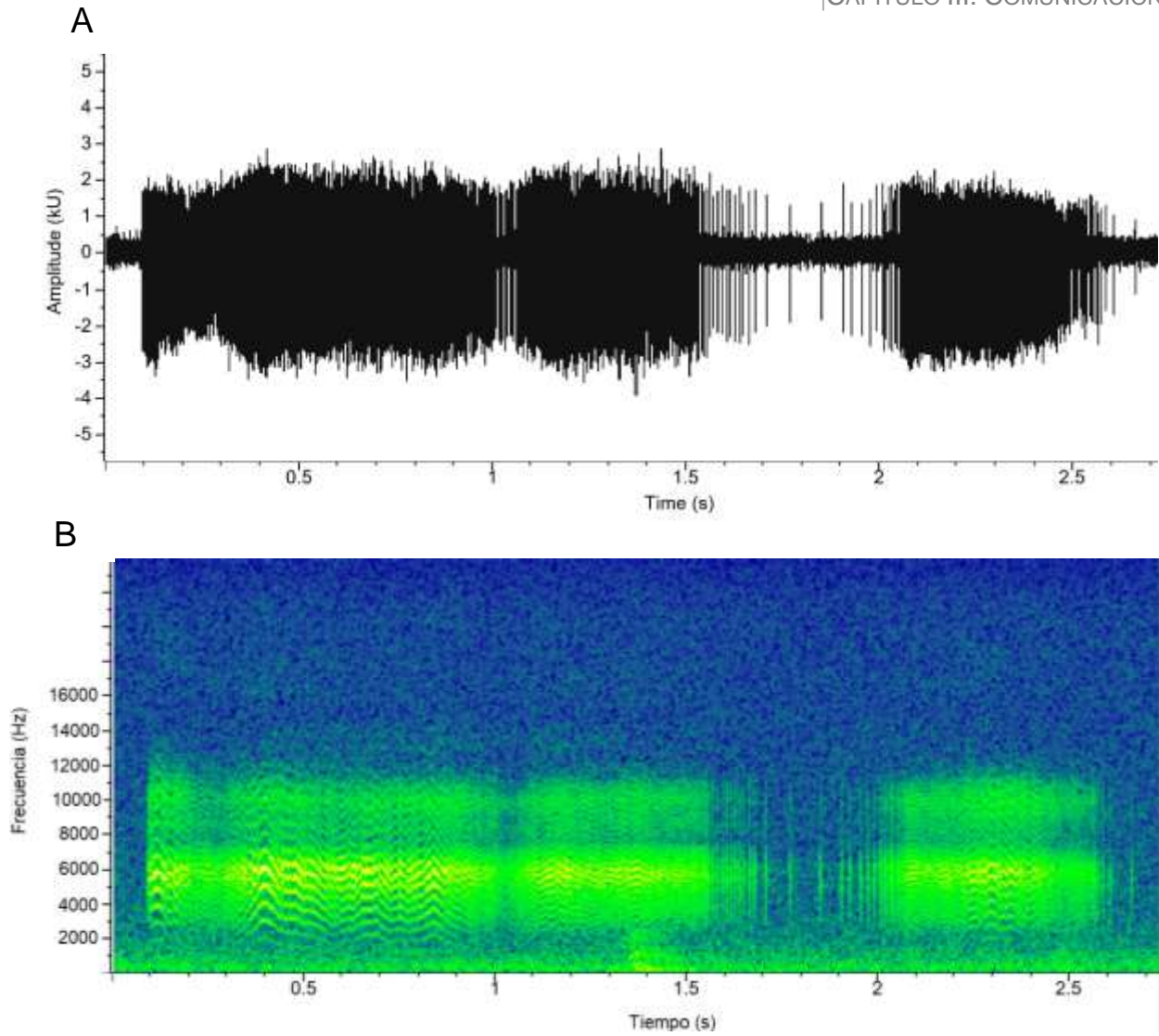


Figura 5.2: Vocalizaciones de llamados de auxilio de *Homonota taragui*. (A) Oscilograma de una serie de chillidos de un individuo macho adulto. (B) Espectrograma de los chillidos que se muestran en A (software Raven, ventana de Hann, 52 muestras).

7.4.2 Sacos cloacales en *Homonota taragui*

El par de sacos cloacales se ubica inmediatamente después de la cloaca, tanto en machos como en hembras, como se ilustra en la Figura 5.3. Estas estructuras anatómicas pueden observarse a simple vista en campo sin necesidad de una lupa (Figura 5.4). Para caracterizar la morfología externa de estas estructuras, se calcularon las medias de las variables utilizadas, las cuales se detallan en la Tabla 3.2.

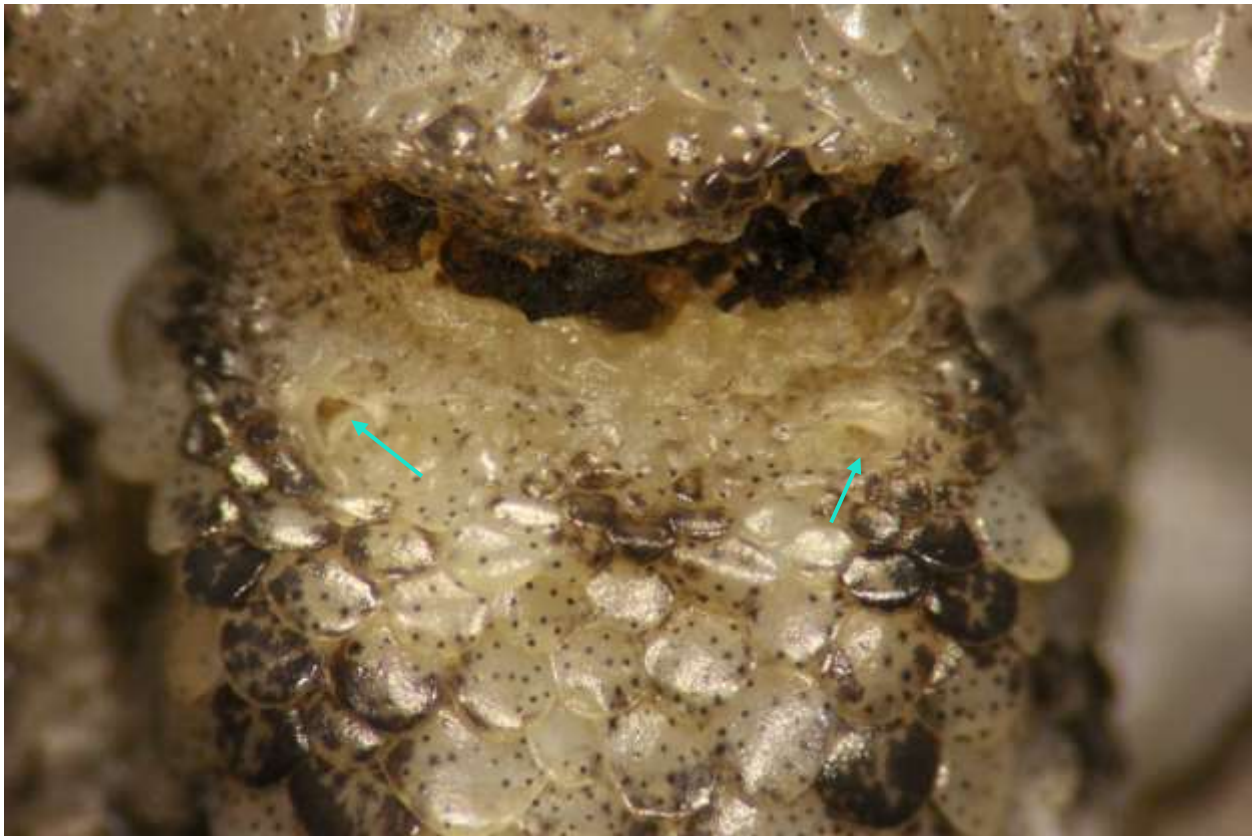


Figura 5.3: Fotografía del detalle de los sacos cloacales en una hembra adulta de *Homonota taragui*. Individuo analizado en laboratorio bajo lupa. Las flechas verdes señalan el par de sacos cloacales.



Figura 5.4: Fotografía de un macho adulto de *Homonota taragui* tomada en campo, en donde se observan uno de los sacos cloacales.

Tabla N°3.2: Variables promedio utilizadas para describir la morfología externa de los sacos cloacales en *H. taragui*, que incluyen el número de escamas que delimitan el borde del saco, el diámetro de la abertura del saco (DAS), la altura de la abertura del saco (AAS), el diámetro de la estructura (DE), la distancia entre los sacos (DES) y la distancia de los sacos con respecto a la cloaca (DSC) en milímetros.

<i>Variables</i>	<i>Promedio</i>	<i>Min</i>	<i>Max</i>	<i>DesEst</i>
<i>DAS</i>	0,19	0,15	0,22	0,03
<i>AAS</i>	0,16	0,09	0,25	0,07
<i>DE</i>	0,26	0,21	0,30	0,04
<i>DES</i>	2,10	1,95	2,25	0,12
<i>DSC</i>	0,39	0,16	0,63	0,33
<i>N° de escamas</i>	7			

Se obtuvieron y analizaron numerosos cortes histológicos para la determinación de la presencia de glándulas con posible función secretora. Los cortes histológicos evidenciaron una estructura sacular interna formada por numerosos repliegues de su borde externo. Aunque este tipo de estructura podría corresponderse con una función glandular, en ninguno de los casos el análisis histológico de los sacos cloacales arrojó evidencia de presencia de estructuras glandulares en el tejido (Figura 5.5).

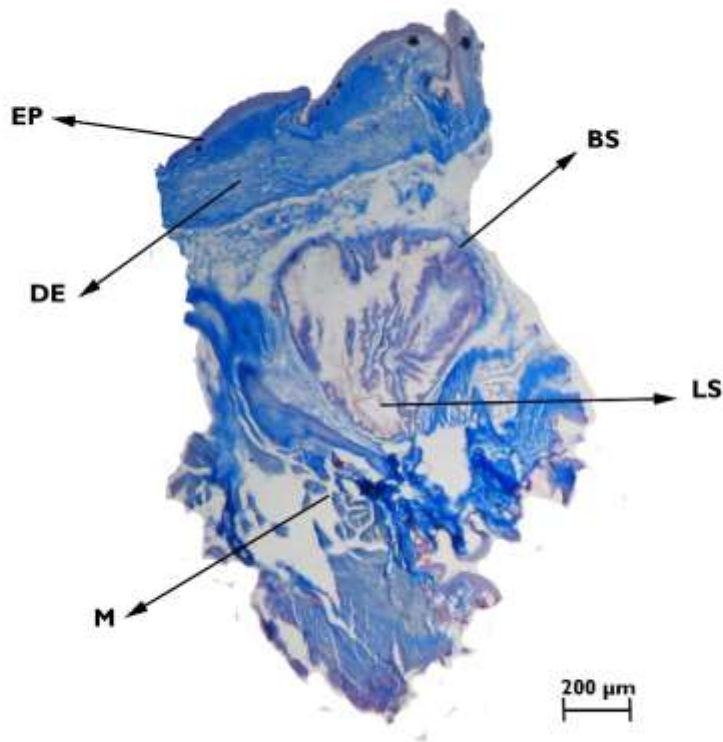


Figura 5.5: Corte histológico transversal de las estructuras saculares de un individuo adulto de *Homonota taragui*. Fotomicrografía de las secciones histológicas de los sacos cloacales, tricrómico de Masson x100. EP: epidermis; DE: dermis; M: músculo; BS: borde del saco; LS: luz del saco cloacal.

7.5 DISCUSIÓN

Una de las particularidades de los geos es que son los únicos lagartos capaces de emitir vocalizaciones fuertes, que pueden ser chirridos, graznidos o ladridos (Marcellini, 1977). Si bien las funciones de estas vocalizaciones son variadas, en esta tesis se evaluó la capacidad de *H. taragui* para emitir vocalizaciones con función específica, de “distress call” o llamado de auxilio. Esta vocalización la emiten cuando se sienten amenazados y sin escape. Se ha demostrado que este tipo de llamados es utilizado en presencia de depredadores, debido a que la frecuencia utilizada en los cantos es mayor al rango de mejor sensibilidad de los geos (Marcellini, 1974; Brown, 1984, Frankenberg y Werner, 1984). Estas vocalizaciones podrían inducir una respuesta de sobresalto y brindar así una oportunidad de escapar (Russel et al., 2014). Esto respalda nuestros resultados, ya que las pruebas de las grabaciones se realizaron manipulando a los individuos, los cuales frente a esta amenaza han emitido vocalizaciones con frecuencias máximas de 6.375 Hz, por encima del rango de mayor sensibilidad reportado para la especie (Marcellini, 1977; Brown 1984).

En cuanto a la duración y la energía de las vocalizaciones analizadas, *H. taragui* no presenta grandes diferencias en estas variables en comparación con estudios realizados de los llamados de auxilio en otras especies de geos (Frankenberg, 1975). En algunas especies se han registrado un solo tipo de vocalizaciones, por ejemplo, en *Hemidactylus garnotii*. Sin embargo, otras especies como por ejemplo *Hemidactylus turcicus* y otros (Frankenberg, 1975; Marcellini, 1977; Frankenberg y Werner, 1984) presentan un amplio repertorio de diferentes tipos de vocalizaciones. El presente trabajo de tesis doctoral brinda el primer registro de llamado de auxilio o distress calls para el género *Homonota*. Cabe mencionar que estos registros se obtuvieron sólo en machos, por lo que se desconoce si las hembras son también capaces de comunicarse de esta forma. Teniendo en cuenta que es una especie con una marcada territorialidad, estas vocalizaciones u otro tipo de repertorios podrían ser emitidos durante la comunicación entre machos y hembras. Se recomienda seguir profundizando sobre el estudio de este tipo en el género para comprender de manera más precisa la forma en que estos individuos se comunican entre sí.

La existencia de sacos cloacales en el género *Homonota* fue inicialmente señalada por Kluge en 1964, marcando una característica distintiva de este género en comparación con otros. Si bien no hay trabajos actuales que describan estas estructuras en las diferentes especies del género, las 14 especies de *Homonota* presentan sacos cloacales tanto en machos como en hembras (Courtis observaciones personales). Su función continúa siendo desconocida, ya que a pesar de que se confirma su presencia en *H. taragui* y se describe su morfología externa, no se

han encontrado evidencias de estructuras secretoras por lo que hasta el momento se descarta una función en la comunicación química de esta especie. Con estos resultados se rechaza parte de la hipótesis planteada en este capítulo. Se han realizado estudios en donde confirman que la presencia de sacos cloacales está asociada siempre a la presencia de huesos poscloacales (Rieppel, 1976), si bien en este autor menciona la posible función de los huesos poscloacales para proporcionar una base estable para el hemipene erguido durante el apareamiento, al analizar la histología de los sacos cloacales tampoco han encontrado evidencia de células secretoras y no han determinado la función que estas estructuras cumplen. Se recomiendan más estudios para comprender qué funciones cumplen los sacos cloacales.

7.6 BIBLIOGRAFÍA DEL CAPÍTULO III

- Bauer, A., Jackman, T., Smith, S., Sadlier, R., & Austin, C. (2004). *Nannoscincus gracilis* (new Caledonian gracile dwarf skink). Vocalization. *Herpetological Review*, 35(3), 268-269.
- Brown, A. M. (1984). Ultrasound in gecko distress calls (Reptilia: Gekkonidae). *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 33(3), 95-101.
- Cei, J. M. (1986). Reptiles del Centro, Centro-oeste, y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiaridas. Monografie IV. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italy.
- Frankenberg, E. (1975). Distress calls of gekkonid lizards from Israel and Sinai. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 24(1-2), 43-53.
- Frankenberg, E., & Werner, Y. L. (1984). The defensive vocal "distress" repertoire of gekkonid lizards: intra-and inter-specific variation. *Amphibia-Reptilia*, 5(2), 109-124.
- Hauser, M. D. (2000). The evolution of communication. Massachusetts Institute of Technology, Massachussets, USA. 760 pp
- Khannoon, E. R. (2012). Secretions of pre-anal glands of house-dwelling geckos (Family: Gekkonidae) contain monoglycerides and 1, 3-alkanediol. A comparative chemical ecology study. *Biochemical Systematics and Ecology*, 44, 341-346.
- Kiernan, J. (1999). Histological and histochemical methods: theory and practice. 3rd ed. Oxford, UK: Butterworth Heinemann.
- Kluge, A. G. (1964). A revision of the South American gekkonid lizard genus *Homonota* Gray. *American Museum Novitates*, 2193, 1-41.
- Kluge, A. G. (1982). Cloacal bones and sacs as evidence of gekkonoid lizard relationships. *Herpetologica*, 348-355.
- Kluge, A. G. (1987). Cladistic relationships in the gekkonoidea (Squamata, Sauria). *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 173, 1-54.
- Labra, A. (2008). Sistemas de comunicación en reptiles. *Herpetología de Chile*, 547-577.

- Marcellini, D. (1977). Acoustic and visual display behavior of gekkonid lizards. *American Zoologist*, 17(1), 251-260.
- Milton, T. H., & Jenssen, T. A. (1979). Description and significance of vocalizations by *Anolis grahami* (Sauria: Iguanidae). *Copeia*, 481-489.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H., & Wells, K. D. (1998). *Herpetology* (Vol. 830). Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Rieppel, O. (1976). On the presence and function of post-cloacal bones in the Lacertilia. *Monitore Zoologico Italiano - Italian Journal of Zoology*, 10(1), 7-13.
- Russell, A. P., Hood, H. A., & Bauer, A. M. (2014). Laryngotracheal and cervical muscular anatomy in the genus *Uroplatus* (Gekkota: Gekkonidae) in relation to distress call emission. *African Journal of Herpetology*, 63(2), 127-151.
- Tang, Y. Z., Zhuang, L. Z., & Wang, Z. W. (2001). Advertisement calls and their relation to reproductive cycles in *Gekko gecko* (Reptilia, Lacertilia). *Copeia*, 2001(1), 248-253.

CONCLUSIONES GENERALES



CONCLUSIONES GENERALES

El estudio de la ecología de *Homonota taragui* que se presenta en esta tesis, establece un precedente en la investigación de una especie extremadamente vulnerable en ambientes particulares y aislados. Ha logrado aumentar los conocimientos de base acerca de su ecología poblacional, reproducción, ecología térmica y comunicación que permitirán realizar proyecciones a futuro para establecer planes de manejo y conservación de esta especie amenazada.

A continuación, se presentan las conclusiones generales que se desprenden de esta tesis:

- * Se confirma que las poblaciones de *Homonota taragui* del CN y del CC se encuentran aisladas entre sí, y que éstos funcionan como verdaderas islas geográficas. Es una especie que presenta alta fidelidad a su sitio y utiliza microhábitats específicos conformados por sustrato roca-roca.

- * El grado de aislamiento de sus poblaciones, la especificidad del uso del microhábitat, sumado a la distribución geográfica de la especie extremadamente reducida, son factores que contribuyen a la vulnerabilidad del gecko del taragüi.

- * Del total de individuos registrados ($n = 137$) la mayor densidad se encuentra en el cerro Chico ($n = 77$) en comparación al cerro Nazareno ($n = 60$), aunque éste último presente una mayor extensión. Probablemente esta diferencia se deba a una mayor disponibilidad de microhábitats en el Cerro Chico, en el cual se observan mayor cantidad de roquedales con pequeñas rocas apoyadas encima.

- * Se puede establecer un patrón en el registro de individuos durante el año. En otoño-invierno hay un aumento en el avistamiento de individuos en sus microhábitats, el cual se encuentra con temperaturas más elevadas que el ambiente circundante, de manera que la especie evita las bajas temperaturas en estos sitios. Por el contrario, los registros bajan bruscamente en primavera-verano, en donde las temperaturas de las rocas son más elevadas que el entorno circundante, por lo que los individuos se moverían a refugios con temperaturas más favorables durante esta temporada. Estos refugios son hasta el momento desconocidos y sus características aun no han sido descriptas, aunque observaciones personales sugieren que podrían corresponderse con las grietas de grandes bloques de rocas. Por lo antes expuesto, se

concluye que *Homonota taragui* usaría los refugios conformados por roca-roca durante el otoño-invierno como sitios para termorregular.

- * Hay una tendencia en la proporción de sexos en las poblaciones de *Homonota taragui* que está levemente sesgada hacia los machos. La alta territorialidad de los machos podría explicar su mayor probabilidad de recaptura. En cambio, las hembras se estarían desplazando en búsqueda de sitios con características favorables para establecerse.

- * *Homonota taragui* presenta dimorfismo sexual en el ancho de la cabeza a favor de los machos. Considerando que los geos presentan comportamientos territoriales, esta característica podría estar favoreciendo los encuentros entre machos en la competencia por recursos.

- * Los individuos que habitan en el cerro Nazareno muestran un mayor ancho en la base de la cola, lo que sugiere que esta población tendría una capacidad superior para almacenar energía en comparación con los individuos del cerro Chico.

- * La tasa de supervivencia de los individuos varió entre las poblaciones, siendo notablemente más alta en el cerro Nazareno. Este hallazgo sugiere una mayor disponibilidad de recursos en esta población, respaldando así las conclusiones previas. Se debe considerar esta diferencia para establecer estrategias de manejo y conservación.

- * Ambas poblaciones de *Homonota taragui* exhiben una estructura de edades similar, en las que los machos alcanzan la madurez sexual a los 2 años y las hembras a los 3 años. La longevidad de la especie registrada en este estudio es de 7 años. Esta especie presenta un ciclo de vida corto, con respecto a otras especies del género.

- * La actividad reproductiva en *Homonota taragui* se concentra principalmente en los meses de septiembre a febrero (primavera-verano) cuando las condiciones ambientales serían óptimas, y es capaz de reproducirse al menos una vez al año.

- * Las temperaturas de preferencia de la especie son elevadas con respecto a la calidad térmica ofrecida por el entorno. Esto podría conferir una ventaja frente al aumento de las temperaturas globales causadas por el cambio climático.

* *Homonota taragui* presenta una estrategia de regulación de la temperatura activa, este tipo de comportamiento conductual para regular su temperatura es ventajoso ya que les permite a los individuos evitar el estrés térmico.

* Las vocalizaciones “destress call” o llamada de auxilio en *Homonota taragui* presentan frecuencias dominantes más altas en comparación al rango de mejor escucha de la especie, lo que puede asociarse a su función de llamada de auxilio para ahuyentar depredadores.

* *Homonota taragui* presenta un par de sacos cloacales debajo de la cloaca, tanto en machos como en hembras, éstos no presentan glándulas secretoras asociadas y su función en la comunicación a través de señales químicas no puso ser comprobada.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1: Paraje Tres Cerros. Fotografía tomada desde la cima del cerro Nazareno, donde se observa en frente el cerro Chico y en el horizonte el cerro Capará. Alrededor de éstos, la planicie que caracteriza a la provincia de Corrientes.....	19
Figura 1.2: Mapa de distribución de las especies del género <i>Homonota</i> . Tomado y Modificado de Dazza et al., 2017.....	21
Figura 1.3: Macho adulto de <i>Homonota taragui</i>	22
Figura 1.4: Microhábitat de <i>Homonota taragui</i> . Espacio debajo de pequeñas rocas que se apoyan sobre grandes plataformas de rocas.....	23
Figura 2.1: Ubicación del Paraje Tres Cerros en el centro-este de la provincia de Corrientes. A la derecha, detalle de los cerros Nazareno (a), Capará (b) y Chico (c).....	26
Figura 2.2: Cerro Nazareno.....	27
Figura 2.3: Cerro Chico.....	28
Figura 2.4: Perfil de los cerros: Ladera sur con una pendiente más pronunciada y vegetación más húmeda de bosques xerófilos. Y ladera norte con mayor exposición a vientos y sol, y vegetación más arbustiva y seca, tipo pastizal.....	29
Figura 2.5: Pastizal rocoso de la cima del cerro Nazareno. Este tipo de paisaje también se observa en la ladera norte de ambos cerros.....	30
Figura 2.6: Bosque higrófilo de la ladera sur del Cerro Nazareno. Vegetación característica de la ladera sur de ambos cerros.....	30
Figura 2.7: Llanura que rodea a los cerros con pastizales y actividad ganadera en la base de los cerros Chico (a) y Nazareno (b).....	31
Figura 2.8: La Reserva Natural Privada Paraje Tres Cerros creada en el año 2014, protege a dos cerros: Nazareno y Chico.....	33

Figura 3.1: Búsqueda activa por los roquedales del cerro Chico, donde se observa el microhábitat de <i>Homonota taragui</i>	56
Figura 3.2: Registro del peso de un adulto de <i>Homonota taragui</i>	57
Figura 3.3: Variables morfológicas medidas en cada uno de los individuos de <i>Homonta taragui</i> capturados: Longitud total (LT), longitud hocico-cloaca (LHC), ancho de la cloaca (AnCo), ancho de la base de la cola (AnBC), ancho de la cabeza (AnCa), longitud de la cabeza (LCa), alto de la cabeza (AlCa), distancia entre miembros (DM), longitud del húmero (LH) y longitud del fémur (LF).....	58
Figura 3.4: Individuos adultos de <i>Homonota taragui</i> . a: Hembra grávida con presencia de huevo oviductal (flecha). b: Macho adulto, señalando la presencia de hemipenes (flechas).....	59
Figura 3.5: Registro de la temperatura de los microhábitats donde se encontraron individuos de <i>Homonota taragui</i>	60
Figura 3.6: Machos, hembras y juveniles de <i>Homonota taragui</i> registrados en el cerro Nazareno y cerro Chico, durante el periodo de abril 2015-abril 2017.....	63
Figura 3.7: Variación temporal de individuos de <i>Homonota taragui</i> marcados y recapturas durante abril de 2015 a abril de 2016 considerando ambos cerros.....	64
Figura 3.8: Machos, hembras y juveniles de <i>Homonota taragui</i> , registrados en los cerros Nazareno y Chico durante el periodo abril de 2015 a abril de 2017.....	65
Figura 3.9: Corte transversal de la falange un individuo adulto macho de <i>Homonota taragui</i> de 4 años de edad; 1,55 g de masa y 36,83 mm de LHC. Las flechas indican LAGs. cm = cavidad medular; hp = hueso periosteal; he = hueso endosteal.....	66
Figura 3.10: Comparación de las estructuras de edades entre el Cerro Chico (CH) y Nazareno (NZ) con independencia de los sexos. Los porcentajes de las edades en cada cerro se representan sobre las barras.....	70
Figura 3.11: Comparación de las estructuras de edades entre clases de edades, con independencia del Cerro en el cual fueron capturados. Sobre las barras se detallan los porcentajes de las edades en cada una de las categorías (machos, hembras o juveniles).....	71

Figura 3.12: Comparación de las estructuras de edad entre sexos, dentro del Cerro Chico (a) y Nazareno (b). Sobre las barras se especifican los porcentajes de cada categoría según la edad.....	72
Figura 3.13: Códigos asignados a cada dedo de <i>Homonota taragui</i> para el marcaje de los individuos capturados.....	73
Figura 3.14: a: Ejemplar adulto de <i>Homonota taragui</i> con el código asignado “9.h”. Las flechas señalan las falanges amputadas. b: microhábitat en donde fue encontrado este individuo.....	74
Figura 3.15: Porcentaje de individuos marcados y recapturados de <i>Homonota taragui</i> (n) en cada uno de los meses muestreados.....	77
Figura 3.16: Hembra grávida de <i>Homonota taragui</i> . Obsérvese la presencia de un único huevo oviductal	80
Figura 3.17: Presencia de hembras grávidas, individuos recién nacidos y huevos observados en ambas poblaciones de <i>Homonota taragui</i> durante los periodos de abril de 2015 a abril de 2017.....	81
Figura 3.18: Hembra y juvenil de <i>Homonota taragui</i> encontrados en el mismo refugio, debajo de la misma roca.....	82
Figura 4.1: Ensayos de ajuste de los modelos para el registro de las temperaturas operativas (A). Terrario en donde se tomaron los datos de temperaturas corporal de un individuo adulto de <i>Homonota taragui</i> y de los modelos confeccionados en PVC y cobre (B) para la selección del modelo de temperatura operativa.....	129
Figura 4.2: Sitios en donde se colocaron los modelos de cobre para el registro de temperaturas operativas puestos en los microhábitats de <i>Homonota taragui</i> (puntos fucsias) y para las temperaturas ambientales (puntos verdes). Cerro Nazareno (A) y cerro Chico (B).....	131
Figura 4.3: Microhábitats elegidos para colocar los modelos de cobre para el registro de las temperaturas operativas de <i>Homonota taragui</i> . Sitio ubicado en el cerro Chico (A), roca elegida (B).....	132

Figura 4.4: Dispositivo con gradiente térmico para el registro de las temperaturas preferidas de individuos adultos de <i>Homonota taragui</i>	134
Figura 4.5: Ensayo de temperatura preferida, en donde los 4 individuos adultos de <i>Homonota taragui</i> están conectados a un termómetro de 4 canales de lectura rápida, con una termocupla tipo K.....	135
Figura 4.6: Histograma de temperaturas preferidas en laboratorio de <i>Homonta taragui</i> . En color turquesa está representada la curva de distribución normal.	139
Figura 4.7: Histograma de temperaturas operativas obtenidas en los microhábitats de <i>Homonota taragui</i> de los cerros Nazareno y Chico.....	140
Figura 5.1: Esquema de la ubicación de los sacos cloacales (SC) en <i>Homonota taragui</i> con las variables medidas para su descripción morfológica: E: número de escamas que delimitan el borde del saco; DAS: diámetro de la abertura del saco; AAS: altura de la abertura del saco; DE: diámetro de la estructura; DES: distancia entre los sacos; DSC: distancia de los sacos a la cloaca; C: cloaca.....	154
Figura 5.2: Vocalizaciones de <i>Homonota taragui</i> . (A) Oscilograma de una serie de chillidos de un individuo macho adulto. (B) Espectrograma de los chillidos que se muestran en A (software Raven, ventana de Hann, 52 muestras).....	157
Figura 5.3: Fotografía del detalle de los sacos cloacales en una hembra adulta de <i>Homonota taragui</i> . Individuo analizado en laboratorio bajo lupa. Las flechas verdes señalan el par de sacos cloacales.....	158
Figura 5.4: Fotografía de un macho adulto de <i>Homonota taragui</i> tomada en campo, en donde se observan uno de los sacos cloacales.....	159
Figura 5.5: Corte histológico transversal de las estructuras saculares de un individuo adulto de <i>Homonota taragui</i> . Fotomicrografía de las secciones histológicas de los sacos cloacales, tricrómico de Masson x100. EP: epidermis; DE: dermis; M: músculo; BS: borde del saco; LS: luz del saco cloacal.....	160

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1: Estadística descriptiva de las variables morfológicas estudiadas de *Homonota taragui*. Peso corporal, en gramos. Longitud hocico-cloaca (LHC). Ancho de la cloaca (AnCo). Ancho de la base de la cola (AnBC). Ancho de la cabeza (AnCa). Longitud de la cabeza (LCa). Alto de la cabeza (AlCa). Distancia entre miembros (DM). Longitud del húmero (LH). Longitud del fémur (LF) en milímetros.67

Tabla 1.2: Valores medios \pm DE (min. – máx.) de la longitud hocico-cloaca (LHC), peso y edad (n = LAGs) de machos, hembras y juveniles de *Homonota taragui* del Paraje Tres Cerros. SDI = índice de dimorfismo sexual entre machos y hembras. El tamaño de la muestra se proporciona entre paréntesis.....68

Tabla 1.3: Parámetros estadísticos de la estructura de edad de *Homonota taragui*. Edad media \pm desvío estándar. (fq): frecuencia de la moda (M = múltiple). PRLS: por sus siglas en inglés (*Potential Reproductive Lifespan*), esperanza de vida reproductiva potencial; LHC y PESO: Longitud hocico-cloaca en milímetros y Peso medio en gramos (EMS: edad inicial de madurez sexual). LHC_{max} - Peso_{max}: longitud hocico-cloaca y peso máximo registrado (edad que presentaba el individuo con la talla y peso máximo).....69

Tabla 1.4: Modelos de supervivencia e hipótesis biológicas asociadas para *Homonota taragui* en el Paraje Tres Cerros. El modelo con mejor ajuste está en negrita. Notación del modelo: Φ : probabilidad aparente de supervivencia; p: probabilidad de recaptura; sex: sexo (hembras y machos); pop: población (Chico y Nazareno); a2: efecto de la edad de dos clases (probabilidad diferente en el 1er intervalo frente a los intervalos posteriores después de la primera captura); +: efecto aditivo; *: efecto no aditivo (interacción). Notación de tabla: Dev: desviación del modelo; NP: número de parámetros identificables; AICc: valor de criterio de información de Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño; Δ AICc: diferencia en los valores de AIC entre el modelo actual y el que tiene el valor de AIC más bajo.....78

Tabla 2.1: Definiciones de los acrónimos utilizados para caracterizar la ecología térmica de *Homonota taragui*.....127

Tabla 2.2: Resumen con promedio, desvío estándar (DE) y tamaño de la muestra (N) de la temperatura corporal (Tb), temperatura preferida (Tp). Intercuartil 25 de la temperatura

preferida (Tpi) y el intercuartil 75 de la temperatura preferida superior (Tps), la temperatura operativa media (To), la temperatura ambiental (Tamb), la temperatura del aire (Tai), la tasa de precisión de la termorregulación (Db), la tasa de calidad térmica del ambiente (De), la eficiencia termorreguladora (E) de *Homonota taragui*.....138

Tabla 3.1: Variables medidas en el canto de *Homonota taragui*. Número de chillidos analizados, promedios y desvío estándar.....156

Tabla 3.2: Variables promedio utilizadas para describir la morfología externa de los sacos cloacales en *H. taragui*, que incluyen el número de escamas que delimitan el borde del saco, el diámetro de la abertura del saco (DAS), la altura de la abertura del saco (AAS), el diámetro de la estructura (DE), la altura de la estructura (AE), la distancia entre los sacos (DES) y la distancia de los sacos con respecto a la cloaca (DSC) en milímetros.....159



Azul Courtis