

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estrategias reproductivas de lagartos (*Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*): Perspectiva ecológica y evolutiva de los sistemas de apareamiento

por

Biol. Naretto, Sergio

Directora: Dra. Chiaraviglio, Margarita

**Laboratorio de Biología del Comportamiento
Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA)
CONICET – Universidad Nacional de Córdoba.**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES.
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina
2013

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estrategias reproductivas de lagartos (*Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*): Perspectiva ecológica y evolutiva de los sistemas de apareamiento

por

Biol. Naretto, Sergio

Directora: Dra. Chiaraviglio, Margarita

**Laboratorio de Biología del Comportamiento
Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA)
CONICET – Universidad Nacional de Córdoba.**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES.
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina
2013

COMISIÓN ASESORA

Dra. Margarita Chiaraviglio, Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA) CONICET-UNC, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Felix Benjamín Cruz, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA) CONICET-UNCOMA, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue.

Dr. Alfredo Peretti, Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA) CONICET-UNC, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

*A mis abuelos,
nona Delia y nono Jorge,
nona Margarita y nono Jose*

Agradecimientos

Estos son mis agradecimientos y reconocimientos a quienes sin ellos no hubiese sido posible esta Tesis y etapa de mi vida,

Directora Dra. Margarita Chiaraviglio.

Integrantes del grupo de investigación Laboratorio de Biología del Comportamiento, Gabriela Cardozo, Cecilia Blengini, Valeria Di Cola, Paula Rivera, Maximiliano Tourmente, Imanol Cabaña, Sofia Lanfri, Guadalupe Lopez Juri.

Personas que me recibieron en el campo y abrieron las puertas de sus casas, ayudaron y enseñaron muchos sobre los lagartos, en especial a Carlos Beck y su familia, a Quirko, a Galvan y Julio Lobo.

A CONICET por su apoyo financiero.

Comision Asesora, Dr. Felix Cruz, Dr. Alfredo Peretti y Dra. Margarita Chiaraviglio y evaluador externo Dr. Juan Busso por sus aportes.

Autoridades y personal del Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA Conicet-UNC) y del Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Córdoba.

Autoridades de Secretaria de Fauna de Cordoba, en especial a la Dirección de Fauna.

Asociación Herpetologica Argentina y sus encuentros anuales por ser marco de discusión de los trabajos y avances, y en especial a los herpetólogos amigos por inspiración y compartir la pasión por estos organismos.

A mi toda familia, Pa, Ma Andres, Cesar, Jó y Franca, y en especial a Eva por ser parte de mi vida

A mis mentores y amigos

Listado de publicaciones derivadas de esta Tesis

Artículos publicados y adjuntados al final del manuscrito

Naretto, S; Cardozo, G.; Blengini, C.S. y M. Chiaraviglio. 2013. Sexual selection and dynamics of jaw muscle in *Tupinambis* lizards. *Evolutionary Biology*. DOI 10.1007/s11692-013-9257-0.

Capítulo de libro:

Cardozo, G.; **Naretto, S.;** Zak, M. y M. Chiaraviglio. 2012. The Role of landscape in contact zones of sister species of lizards. En: *Perspectives on Nature Conservation, Patterns, Pressures and Prospects*. Pp. 161-176, Ed. J. Tiefenbacher. Croatia, <http://www.intechweb.org> ISBN 978-953-51-0033-1.

Artículos enviados en proceso de revisión

Cardozo, G.; **Naretto, S.;** Blengini, C. y M. Chiaraviglio. Phenotypic diversification and sexual selection: morphological traits and body condition in female *Tupinambis* lizard. *Evolutionary Biology*. (En revision).

Blengini, C.S.; **Naretto, S.;** Cardozo, G.; Giojalas, L.C. y M. Chiaraviglio. 2013. Sperm variation as a strategy of sperm competition in *Tupinambis* lizards. *Proceedings of the Royal Society B*. (En revision).

Publicacion asociada a esta Tesis

Lanfri, S.; Di Cola, V.; **Naretto, S.;** Chiaraviglio M. y G. Cardozo. 2013. Understanding the ecological niche to elucidate spatial strategies of the southernmost *Tupinambis* lizards. *Amphibia-Reptilia*, 34, 551-565.

Índice

Listado de tablas y figuras.....	1
Abreviaturas.....	3
Resumen.....	4
Abstract.....	5
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	6
- Estrategias reproductivas y selección sexual.....	6
- Lagartos como modelo de estudio.....	6
- Dimorfismo sexual.....	7
- Caracteres reproductivos (armamentos y ornamentos).....	8
- Inversión gonadal.....	9
- Disponibilidad de recurso apareamiento y competencia intrasexual.....	9
- Contextos sociales (intra e interespecífico).....	11
- <i>Tupinambis merianae</i> y <i>Tupinambis rufescens</i>	12
- Hipótesis y objetivo general.....	13
- Lineamientos de la Tesis.....	13
METODOLOGÍA GENERAL.....	14
- Especies en estudio.....	14
- Diseño general de trabajo.....	15
- Áreas de estudio.....	17
- Obtención de datos.....	19
Capítulo 1:	
DIMORFISMO SEXUAL DE <i>Tupinambis merianae</i> Y <i>Tupinambis rufescens</i> EN EL CONTEXTO DE LA SELECCIÓN SEXUAL.....	21
- Introducción:.....	21
o Dimorfismo sexual.....	21
o Tamaño corporal.....	22
o Tamaño de madurez sexual.....	22
o Condición corporal.....	23
o Fenología reproductiva.....	24
o Proporción de sexo operativa.....	24
o Objetivos específicos.....	25

- Metodología específica.....	26
- Resultados:.....	28
o Tamaños de madurez sexual.....	28
o Dimorfismo sexual en el tamaño corporal.....	28
o Dimorfismo sexual en parámetros morfológicos y relaciones alométricas.....	29
o Ciclos gonadales y eventos reproductivos.....	31
o Ciclo de cuerpos grasos y diferencias entre sexos.....	32
o Frecuencia de individuos reproductivos.....	33
o Proporción de sexo de individuos maduros y proporción de sexo operativa.....	34
o Relación entre tamaño corporal y tamaño de camada en hembras.....	35
- Discusión.....	36

Capítulo 2:

DINÁMICA Y DIMORFISMO SEXUAL DEL MÚSCULO PTERIGOIDEO COMO CARÁCTER SEXUAL SECUNDARIO	41
- Introducción:.....	41
o Variación temporal de estructuras dimórficas.....	41
o Carácter sexual secundario.....	42
o Músculo pterigoideo.....	42
o Objetivos específicos.....	43
- Metodología específica.....	44
- Resultados:.....	45
o Dimorfismo sexual del músculo pterigoideo	45
o Relación entre el músculo pterigoideo y tamaño corporal.....	45
o Variabilidad temporal del músculo pterigoideo.....	46
o Tamaño testicular y tamaño del músculo pterigoideo según condición reproductiva en los machos.....	47
Discusión.....	49

Capítulo 3:

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES DE ALOPATRÍA Y SIMPATRÍA.....	52
---	----

-	Introducción:	52
o	Presiones intraespecíficas e interespecíficas	52
o	Contextos sociales (alopatría y simpatría)	53
o	Interacciones reproductivas heterospecíficas	53
o	Proceso de reforzamiento en caracteres sexuales secundarios	55
o	Objetivos específicos	56
-	Metodología específica	57
-	Resultados:	59
o	Proporción de sexos y dimorfismo sexual del tamaño corporal en diferentes contextos sociales	59
o	Comparación intra e interespecífica de caracteres morfológicos	59
o	Comparación intra e interespecífica de caracteres sexuales	60
o	Relación entre inversión en el carácter sexual secundario e inversión gonadal en diferentes contextos sociales	62
-	Discusión	63

Capítulo 4:

VARIACIONES INTRAESPECÍFICAS DE CARACTERES SEXUALES EN RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DEL RECURSO APAREAMIENTO

-	Introducción:	65
o	Variación temporal de recurso apareamiento	65
o	Inversiones diferenciales de caracteres reproductivos	66
o	Objetivos específicos	67
-	Metodología específica	68
-	Resultados:	70
o	Proporción de sexos operativa durante la temporada reproductiva	70
o	Residuales de la relación entre tamaño gonadal y tamaño corporal	71
o	Residuales de la relación entre tamaño del músculo pterigoideo y tamaño corporal	72
o	Determinación de categorías de inversión en gónada y carácter sexual secundario	72
o	Frecuencias de categorías durante el período reproductivo	73
-	Discusión	75

CONCLUSIONES.....	77
BIBLIOGRAFÍA.....	79
ANEXO: PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS.....	104

Listado de Tablas y Figuras

Tabla 1. Cantidad de ejemplares estudiados de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* por población y temporada de actividad.

Tabla 2. Valores descriptivos de caracteres morfológicos por sexo en individuos maduros de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* (Media del carácter \pm desvío estándar; CV; Q1-Q3; N) y ANOVA para LHC y ANCOVA con LHC como covariable.

Tabla 3. Valores de regresiones lineales de variables morfológicas y largo hocico-cloaca por sexo en *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

Tabla 4. Valores promedios del peso del músculo pterigoideo y ANCOVA para diferencia entre sexos del músculo, en individuos inmaduros y maduros de ambas especies.

Tabla 5. Valores promedio del músculo pterigoideo y peso testicular de machos maduros sexualmente activos (presencia de esperma) y machos maduros sin espermatozoides en consucto deferente durante el período reproductivo.

Tabla 6. Regresión lineal entre testículo y músculo pterigoideo en machos sexualmente activos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

Tabla 7. Valores descriptivos y variabilidad de caracteres morfológicos de machos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* (Media del carácter \pm desvío estándar; N; CV) y ANOVA y ANCOVA entre contextos sociales.

Tabla 8. Comparación de LHC, PM, PT y concentración espermática entre *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* en simpatría.

Tabla 9. Cantidad de machos y hembras sexualmente activos y proporción de sexos operativa por quincena.

Figura 1. La proporción de sexos es un concepto central en la variación de la competencia por los apareamientos y selección sexual entre y dentro de las especies.

Figura 2. Areas de distribución de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* y zona de contacto de las distribuciones.

Figura 3. Fotografías de ejemplares de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

Figura 4. Fotografías de la metodología para la captura de ejemplares.

Figura 5. Puntos de avistaje de individuos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* y delimitación de poblaciones alopátricas y simpátricas.

Figura 6. Fotografías de las zonas de estudio.

Figura 7. Esquema de caracteres utilizados en la determinación de la condición reproductiva de los individuos.

- Figura 8.** Hipótesis de la evolución del dimorfismo sexual.
- Figura 9.** Medidas morfológicas tomadas en los ejemplares de *Tupinambis*.
- Figura 10.** Largo hocico-cloaca de hembras y machos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.
- Figura 11.** Relaciones entre caracteres morfológicos y largo hocico-cloaca por sexo y especie.
- Figura 12.** Fenología reproductiva de machos.
- Figura 13.** Fenología reproductiva de hembras.
- Figura 14.** Ciclo de cuerpos grasos en machos y hembras.
- Figura 15.** Frecuencia de machos reproductivos por mes durante el período reproductivo.
- Figura 16.** Frecuencia de hembras con actividad reproductiva por mes durante el período reproductivo.
- Figura 17.** Relación entre largo hocico-cloaca y tamaño de camada en las hembras.
- Figura 18.** Cópulas de *Tupinambis merianae* y de *Tupinambis rufescens*.
- Figura 19.** Músculo pterigoideo de *Tupinambis*.
- Figura 20.** Relación entre peso del músculo pterigoideo y peso corporal por sexo.
- Figura 21.** Variación estacional de músculo pterigoideo por sexo y especie.
- Figura 22.** Macho de *Tupinambis rufescens* sujetando a hembra para copular.
- Figura 23.** Diseño de trabajo, contextos sociales y presiones de selección.
- Figura 24.** Secuencia de fotografías de interacción agonística interespecífica y cópula intraespecífica de *Tupinambis merianae*.
- Figura 25.** Índice de músculo pterigoideo e índice gonadosomático de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* en diferentes contextos sociales de alopatria y simpatria.
- Figura 26.** Regresión lineal entre inversión en músculo e inversión en testículo para *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* de diferentes contextos sociales.
- Figura 27.** Variación temporal de la proporción de sexo operativa.
- Figura 28.** Cantidad de individuos sexualmente activos e individuos no reproductivos de cada sexo por quincena durante la temporada reproductiva.
- Figura 29.** Tamaño corporal de machos y hembras sexualmente activos por quincena.
- Figura 30.** Categorías según inversión en testículo y músculo pterigoideo de los machos sexualmente activos de *T. merianae*.
- Figura 31.** Variación temporal de las categorías de inversión en músculo e inversión en testículo.
- Figura 32.** Frecuencia de categorías de inversión en músculo y testículo por quincena.

Abreviaturas

LHC: Largo hocico-cloaca.

PC: Peso corporal.

PM: Peso de músculo pterigoideo externo.

PT: Peso testicular, considerando ambos testículos.

LTr: Longitud del tronco (distancia entre axila y la parte anterior del muslo de pata trasera).

PSO: Proporción de sexo operativa.

SSD: Índice de dimorfismo sexual en el tamaño corporal.

IGS: Índice gonadosomático.

IM: Índice de peso del músculo pterigoideo.

IGS: Índice gonadosomático.

CV: Coeficiente de variabilidad.

DE: Desvío estándar

g.l.: grados de libertad del test estadístico.

M:H: Cantidad de machos relativa por hembra.

Resumen

Las principales presiones selectivas que determinan los sistemas de apareamiento tienen en cuenta la morfología y la disponibilidad espacial y temporal del recurso pareja. En el contexto reproductivo, las estructuras sexualmente dimórficas revelan caracteres involucrados en las estrategias reproductivas. Cabe destacar que las especies no están sólo sujetas a presiones selectivas intraespecíficas, sino también interespecíficas. Es por ello que las zonas de contacto entre especies son interesantes para estudios evolutivos. *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* se presentan como un excelente modelo de estudio ya que son ecológicamente similares y se encuentran en contextos sociales de alopatría y simpatría. La Tesis aborda de manera progresiva el estudio de la variación de los caracteres reproductivos, formulando preguntas de causas próximas sobre los caracteres sexuales, para luego interpretar causas últimas de las estrategias reproductivas. Se presenta el dimorfismo sexual en el tamaño corporal y en diferentes partes del cuerpo considerando fuerzas de selección como la proporción de sexos. Posteriormente, se profundiza la diferenciación entre sexos de estructuras involucradas en la reproducción, sugiriendo al músculo de la mandíbula (pterigoideo) como carácter sexual secundario de los machos. Finalmente, se presentan las variaciones en las estrategias reproductivas frente a diferentes contextos de competencia sexual, en relación con las presiones intra e interespecíficas, y frente a variaciones temporales de la disponibilidad de recurso apareamiento. El sistema de apareamiento de estas especies está condicionado por las hembras como el recurso limitante y la gran competencia entre los machos. La influencia del contexto social sobre las decisiones de inversión en caracteres reproductivos puede afectar de manera diferente a las distintas especies. El presente trabajo de Tesis constituye un aporte a la construcción de nuevos conocimientos sobre selección sexual y cómo los caracteres sexuales están influenciados por presiones selectivas intra e interespecíficas, que influyen sobre las estrategias reproductivas.

Abstract

The main selective pressures determining mating systems take into account the morphology and spatial-temporal availability of mate as a resource. In a reproductive context, sexually dimorphic structures reveal characters involved in reproductive strategies. The species are subject not only to intraspecific selective pressures but also interspecific ones. Hence, the contact zones between species provide interesting opportunities for evolutionary studies. *Tupinambis merianae* and *T. rufescens* are presented as an excellent study model because they are ecologically similar and are in different social contexts of allopatry and sympatry. This Thesis work has involved a progressive approach to the study of variation of reproductive characters, by finding the proximate causes of sexual characters to further interpret the ultimate causes of reproductive strategies. Sexual dimorphism in body size and in different parts of the body is presented considering the sex ratio as selection pressure and the jaw muscle is suggested as a secondary sexual character of males. Finally, the changes in the reproductive strategies occurring in different contexts of sexual competition are presented, in relation to intra-and interspecific pressures and temporal variations in mating resource availability. Females are a conditioning factor in this the mating system, since they are a limiting resource, generating great competition between males. The influence of social context on investment decisions can affect reproductive traits differently in different species. This Thesis is a contribution to the construction of knowledge about sexual selection and how sexual characters are influenced by intra-and interspecific selection pressures that modulate reproductive strategies.

INTRODUCCIÓN

Los sistemas de apareamiento han sido entendidos como el resultado de la competencia entre los individuos por maximizar su éxito reproductivo, para lo cual cada sexo adopta diferentes estrategias (Emlen y Oring, 1977; Vitt y Caldwell, 2009). Las principales presiones selectivas que determinan estos sistemas, tienen en cuenta la variabilidad morfológica de los individuos y la disponibilidad espacial y temporal del recurso pareja (Ims, 1988; Kvarnemo y Ahnesjö, 1996; Keogh et al., 2012). Variaciones en el tamaño corporal, en caracteres sexuales e inversión gonadal han sido relacionadas con diferencias en las estrategias reproductivas (Dial et al., 2008; Keogh et al., 2013). La selección sexual ha sido reconocida como una fuerza modeladora que favorece los caracteres involucrados en la competencia intrasexual, en interacciones intersexuales o combinación de ambas (Andersson, 1994; Berglund et al., 1996). Numerosos trabajos abordan la selección sexual, no solo entre especies sino dentro de las especies, sin embargo, son pocos los estudios que se enfocan en los mecanismos que determinan e influyen en las presiones de selección sexual (Keogh et al., 2013). A pesar de ser una de las mayores contribuciones a la teoría evolutiva y ser ampliamente difundida, la selección sexual es un concepto que ha generado controversias y se encuentra actualmente en debate en la comunidad científica (Roughgarden y Akcay, 2010; Clutton Brock, 2010; Shuker, 2010), con autores que proponen reinterpretar los conceptos y mecanismos de la selección sexual (Clutton Brock, 2009; Carranza, 2009) e incluso desarrollan nuevas propuestas alternativas (Roughgarden y Akcay, 2010). Por lo tanto, los estudios sobre los mecanismos de selección sexual y los contextos que la influyen son de interés para incrementar el entendimiento de los patrones evolutivos, contribuyendo al cuerpo teórico de los sistemas de apareamiento, es decir, sobre cómo los organismos compiten por el recurso apareamiento (Shuker, 2010). Las comparaciones entre poblaciones, asociadas a diferentes factores socio ecológicos, y entre especies filogenéticamente cercanas son aproximaciones adecuadas porque permiten entender qué procesos microevolutivos actúan sobre los caracteres reproductivos, que pueden conducir a la diversificación fenotípica y a estrategias reproductivas alternativas (Sinervo y Lively, 1996; Corl et al., 2010).

Los lagartos son modelos frecuentes para el estudio del comportamiento social y reproductivo, tomando un prominente rol para evaluar teorías de la selección sexual (Fox

et al., 2003). Su dispersión relativamente baja en relación con otros vertebrados podría tener consecuencias evolutivas profundas en el comportamiento, debido a que tácticas exitosas se verían fuertemente influenciadas por las fuerzas selectivas operantes a escala local, mostrando heterogeneidad espacial y temporal (Fox et al., 2003). El tamaño corporal de los lagartos es un carácter que varía considerablemente y además poseen gran diversidad de sistemas de apareamiento (Vitt y Caldwell, 2009), lo que presenta potenciales variantes en las estrategias reproductivas. Sumado a estas características de los lagartos, existe un amplio marco teórico sobre las estrategias reproductivas alternativas, dimorfismo sexual y selección sexual en estos organismos (Anderson y Vitt, 1990; Cox et al., 2003; Fox et al., 2003; Lailvaux e Irschick, 2006).

El dimorfismo sexual es un fenómeno común en la naturaleza, en el cual los individuos difieren entre sexos en diversos caracteres (Cooper y Vitt 1989; Fairbairn, 1997; Cox et al., 2003) y ha sido abordado en la literatura evolutiva desde los trabajos pioneros de Darwin (1871). El dimorfismo sexual en el tamaño corporal ha sido documentado en muchos lagartos (Fitch, 1981; Stamps, 1983; Cox et al., 2003; Vincent y Herrel, 2007). La competencia entre machos por aparearse ha sido propuesta como un factor que conduce al dimorfismo en el tamaño corporal desviado hacia los machos, dado que un mayor tamaño corporal podría favorecer el acceso directo a las hembras, como también defender recursos involucrados en la competencia por la cópula (Darwin, 1871; Wikelski y Trillmich, 1997; Cox et al., 2003). Muchos estudios muestran que la dominancia o el resultado de encuentros agonísticos entre lagartos están influenciados por el tamaño corporal, y en consecuencia incrementan el éxito de acceso a las hembras (Stamps, 1983; Vitt y Cooper, 1985; Anderson y Vitt, 1990; Hews, 1990; Olsson y Madsen, 1998; Haenel et al., 2003; Tokarz, 2008). No obstante, diversas fuerzas de selección pueden influir en el dimorfismo sexual del tamaño corporal, por ejemplo, presiones que otorgan ventajas de fecundidad a hembras de mayor tamaño (Zamudio, 1998; Cox et al., 2003; Angilletta et al., 2006). Por ende, el dimorfismo sexual es producto de las intensidades de múltiples fuerzas selectivas actuando en cada sexo (Corl et al., 2010). Otro aspecto importante a considerar, es el dimorfismo sexual en diferentes partes del cuerpo (Anderson y Vitt, 1990; Herrel et al., 1996; Butler et al., 2000; Kratochvíl y Frynta, 2002). El tamaño relativo de diferentes partes del cuerpo puede proveer información sobre el tipo e intensidad de presiones que actúan en cada sexo (Cooper y Vitt, 1989; Braña, 1996; Hews, 1996; Butler y Losos, 2002; Olsson et al., 2002; Kratochvíl et

al., 2003). En el contexto reproductivo, las estructuras sexualmente dimórficas revelan caracteres involucrados en las estrategias reproductivas con funciones de ornamentos y/o armamentos, que permiten maximizar el éxito reproductivo de los individuos (Berglund et al., 1996; Malo et al., 2005, Naretto et al., 2013). Las presiones selectivas pueden estar influenciadas por factores intraespecíficos, por ejemplo el grado de competencia intrasexual, así como por factores interespecíficos, como ser la presencia de especies cercanas filogenéticamente cuando se encuentran en simpatria (Kaliontzopoulou et al., 2007; Grether et al., 2009). Por consiguiente, diferentes contextos sociales pueden modificar las presiones de selección y modificar patrones de dimorfismo sexual a escala local.

Los caracteres sexuales secundarios han sido propuestos como caracteres exacerbados que tienen implicancias en la reproducción (Andersson, 1994; Møller, 1996). Estos caracteres le confieren ventajas en términos de mejorar el éxito reproductivo, ya que los ornamentos elaborados pueden generar mayor atracción para ser elegidos por las hembras, o porque un mayor desarrollo de armamentos permite mejorar la competencia en encuentros agonísticos (Berglund et al., 1996). Por ende, la selección sexual puede operar a través de diferentes mecanismos para el desarrollo de caracteres sexuales secundarios (Malo et al., 2005). En muchos lagartos el incremento en el tamaño de la cabeza puede ser importante tanto para interacciones intrasexuales (Fitch, 1981; Vitt y Cooper, 1985; Anderson y Vitt, 1990; Bull y Pamula, 1996) como intersexuales (Herrel et al., 1996, 1999). Los machos de lagartos generalmente muerden el dorso de la hembra para conseguir o prolongar la cópula (Herrel et al., 1996; Herrel et al., 2001; Pough et al. 2001). Los músculos de la cabeza cumplen un rol funcional importante en las mordidas ya sea para determinar el resultado de combates (Cooper y Vitt, 1993; Lailvaux et al., 2004; Huyghe et al., 2005; Lappin y Husak, 2005; Husak et al., 2006) o sujeción de la hembra durante la cópula (Herrel et al., 1996; Herrel et al., 1999). Además de utilizar armamentos que le otorgan mejor desempeño físico, los competidores conducen sus disputas utilizando señales (Henningsen e Irschick, 2012) que pueden influir en el comportamiento de otros individuos (Dawkins y Krebs, 1978; Johnstone, 1997; Searcy y Nowicki, 2005). Los machos que poseen ornamentos sexuales desarrollados, podrían beneficiarse de la elección de las hembras que buscan maximizar las chances de aparearse con machos fértiles de buena calidad (Sheldon, 1994; Griggio et al., 2007). Por lo tanto, los caracteres sexuales

secundarios pueden indicar tanto la habilidad competitiva como la condición o potencial reproductivo de los individuos (Malo et al., 2005; Lailvaux y Irschick, 2006).

Existen evidencias en diversos taxa que sugieren que los machos pueden experimentar un balance de costos y beneficios entre inversión gonadal e inversión en los caracteres para competir por el acceso a la pareja (Simmons y Emlen, 2006; Pitcher et al., 2009; Engqvist, 2011; Kvaneremo y Simmons, 2013). Los machos pueden aumentar su éxito reproductivo mejorando las características espermáticas a fin de incrementar la cantidad de descendientes por cópula y aumentando la cantidad de esperma y así poder acceder a mayor número de cópulas (Jennions y Petrie, 2000; Keogh et al., 2013). Sin embargo, la producción del eyaculado puede implicar un costo energético significativo para los machos (Olsson et al., 1997; Hayward y Gillooly, 2011). En reptiles se ha mostrado que la cantidad de esperma y fluidos seminales de los machos puede disminuir con sucesivas cópulas, limitando el número de hembras que pueden copular (Olsson et al., 1997). En lagartos, la predominancia en la paternidad de las camadas podrían ser consecuencia de mayor frecuencia de encuentros con la pareja (Uller y Olsson, 2008) lo cual podría generar ventajas en los machos de mayor inversión en eyaculado, tanto para la competencia pre cópula como post cópula. El tamaño testicular está relacionado con la producción de esperma en numerosos taxa (Harcourt et al., 1981; Møller, 1988, 1989; Breed, 1997; Tood, 2008). Shine (2003) plantea que el peso testicular relativo varía entre las especies de acuerdo a las oportunidades de apareamiento, donde la competencia entre machos puede favorecer una mayor inversión en el tamaño testicular y en la producción de esperma (Gomendio et al., 2006; Simmons y Emlen, 2006). El desarrollo testicular de los machos podría estar influenciado por otros factores externos al tamaño y condición del cuerpo, pero intrínsecos al contexto social, tales como la presencia y disponibilidad hembras (DeNardo y Autumn, 2001). A nivel intraespecífico, la calidad de un eyaculado puede estar determinada en gran medida por la concentración espermática (Gomendio et al., 1998; Parker, 1998; Parker y Pizzari, 2010). Existe evidencia de que en contextos competitivos los machos con mayor número de espermatozoides producen más crías (Birkhead y Møller, 1998).

La estructura de los sistemas de apareamiento se encuentra influenciada por variables como la disponibilidad de individuos reproductivos, las cuales modifican los costos y beneficios de numerosos comportamientos reproductivos (Kwiatkowski y

Sullivan, 2002; Kvanerno y Simmons, 2013). La competencia por las oportunidades de apareamiento entre los machos ha sido reconocida como una potente presión de selección que modela la evolución de los caracteres reproductivos (Simmons y Emlen, 2006). La intensidad de competencia puede diferir en especies con diferentes proporción de sexo operativa, es decir, diferentes cantidades de individuos de cada sexo calificados para aparearse en un período determinado (Ahnesjö et al., 2001; Kvanerno y Ahnesjö, 2002) y tener diferentes consecuencias en los procesos de selección sexual (Kvanerno y Ahnesjö, 1996; Kvanerno y Simmons, 2013). La proporción de sexo operativa es un parámetro que puede ser interpretado como la disponibilidad temporal y espacial del recurso apareamiento y puede variar ampliamente entre poblaciones (de Jong et al., 2009), en relación con diferentes contextos locales (Fig. 1). Una desviación en la proporción de sexo operativa puede promover una presión intensa de selección sexual y mayor variabilidad en el éxito reproductivo del sexo más abundante (Wade y Arnold, 1980; Duvall et al., 1992). Preston et al. (2003) mostraron que la intensidad de selección sexual actuando sobre caracteres sexuales secundarios depende fundamentalmente de la disponibilidad de pareja. Cuando la cantidad de hembras es limitada, las presiones de selección sexual pre cópula son intensas, mientras que al aumentar la disponibilidad de las hembras la intensidad de selección sexual se incrementa sobre el tamaño testicular y disminuye sobre el tamaño corporal y los caracteres considerados como armamentos (Preston et al., 2003). Además, la cantidad de hembras que se encuentran receptivas en un mismo momento, en relación con la cantidad de machos, modificará el costo de acceder al recurso apareamiento, por lo cual, es de gran utilidad interpretar los ciclos reproductivos y la variabilidad temporal de la proporción de sexos (Michener y McLean, 1996; Vitt y Caldwell, 2009). Si algunos machos son capaces de obtener más parejas, podrían tener mayor éxito reproductivo (Shuster y Wade, 2003) pero la inversión en los caracteres que mejoran la capacidad competitiva implican costos, por lo que se generarán presiones para la evolución de fenotipos alternativos (Oliveira et al., 2008). Por ejemplo, los machos de menor tamaño pueden adoptar estrategias diferenciales a fin de evitar confrontaciones físicas con machos de mayor tamaño (Jenssen et al., 2005; Olsson et al., 2008; Whiting et al., 2009; Keogh et al., 2012).

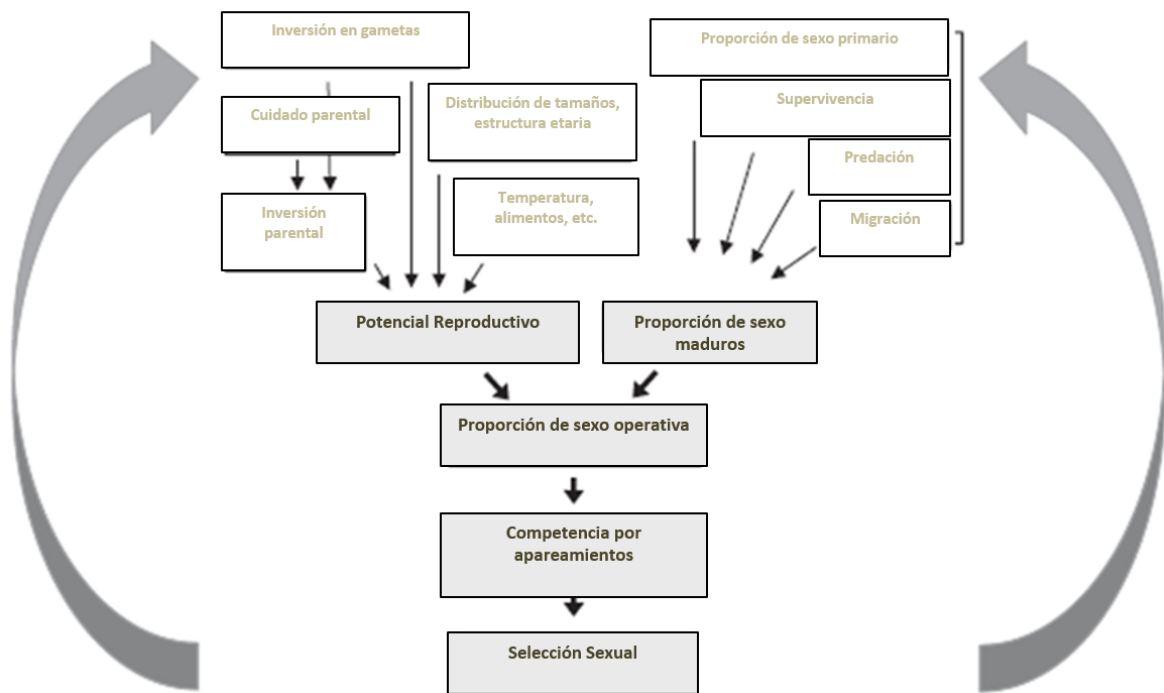


Figura 1. La proporción de sexos es un concepto central en la variación de la competencia por los apareamientos y selección sexual entre y dentro de las especies. La proporción de sexos operativa es la relación entre machos y hembras que se encuentran aptos para reproducirse en un determinado momento. Cuando el recurso se vuelve escaso para un sexo, se intensifica la competencia y las presiones selectivas pre cópula. Existen muchos factores que influyen sobre la proporción de sexos. Diagrama adaptado de Kvanerno y Simmons, 2013.

Las especies no están sólo sujetas a presiones selectivas intraespecíficas, sino también interespecíficas (Berglund et al., 1996; Herrel et al., 1996; Herrel et al., 1999). La presencia en simpatria de especies de morfología similar y filogenéticamente cercanas puede influir en los procesos competitivos. Es por ello que las zonas de contacto de las distribuciones de las especies han sido reconocidas como excelentes laboratorios naturales para estudios evolutivos (Bridle et al., 2001; Cardozo et al., 2012). En especies que manifiestan el mismo carácter sexual secundario, los individuos en simpatria pueden experimentar un proceso de reforzamiento, creando una potencial divergencia de selección sexual entre poblaciones alopátricas y simpátricas (Higgie y Blows, 2008). Los caracteres involucrados en la comunicación sexual son importantes en especies hermanas y deben jugar un importante rol en la hibridación o aislamiento de las especies (Higashi et al., 1999; Bolnick y Fitzpatrick, 2007; Wyman et al., 2011).

Para comprender las causas de la evolución de caracteres, algunas evidencias surgen de comparaciones entre especies relacionadas que difieren en algunos caracteres de interés, pero no en otros. Por otra parte, poblaciones de una misma especie sujetas a diferentes contextos, que difieren significativamente en algún carácter proveen una oportunidad ideal para entender las causas y consecuencias de dicha transición (Pearson et al., 2002). El contexto social constituye un factor fundamental en la determinación de los costos y beneficios involucrados en la reproducción modelando las estrategias de los individuos (Zamudio y Sinervo, 2003). La variabilidad en los caracteres reproductivos de cada sexo, está sujeta e impone fuertes presiones de selección a fin de concertar tácticas reproductivas óptimas a partir de condiciones socio ecológico locales. Zamudio y Sinervo (2003) enfatizan no sólo la importancia de documentar la diversidad de estrategias en la naturaleza, sino también de las condiciones que favorecen la evolución y mantenimiento de los sistemas.

En el marco descrito, los lagartos del género *Tupinambis*, se presentan como un excelente modelo de estudio. *Tupinambis meriana* y *T. rufescens* están estrechamente relacionadas filogenéticamente (Cabaña et al., 2013) y se distribuyen en diferentes gradientes ambientales, existiendo zonas de contacto de sus distribuciones (Cei, 1986; Cardozo et al., 2012; Lanfri et al., 2013) lo cual generan contextos sociales de alopatría y simpatria. Son especies morfológica y ecológicamente similares (Presch, 1973; Cei, 1993; Colli et al., 1998) que hibridan de manera recíproca en poblaciones simpátricas (Cabaña et al., 2013). Finalmente, además de las características enunciadas, sus comportamientos reproductivos están limitados a un período acotado dentro de la estación cálida (Fitzgerald et al., 1991; Fitzgerald et al., 1993) con lo cual deben maximizar sus comportamientos reproductivos.

Por lo expuesto anteriormente, la hipótesis central del presente trabajo sostiene que los caracteres sexuales que modelan las estrategias reproductivas en lagartos *Tupinambis* están influenciados por factores socio ecológicos que modifican las presiones de selección sexual.

Objetivo general

Evaluar las estrategias reproductivas en dos especies de lagartos, *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*, y la influencia de factores socio ecológicos a partir de una aproximación comparativa a nivel intraespecífico e interespecífico, a fin de dilucidar patrones y procesos implicados en las variaciones de los sistemas de apareamiento.

Lineamientos de la Tesis:

La tesis se desarrolla en cuatro capítulos, en los cuales se aborda de manera progresiva el estudio de la variación de los caracteres reproductivos, formulando preguntas de causas próximas sobre los caracteres reproductivos y sus mecanismos, para luego interpretar causas últimas de las estrategias reproductivas. En el primer capítulo se presenta el dimorfismo sexual en el tamaño corporal y en diferentes partes del cuerpo, y se proponen explicaciones del dimorfismo sexual en las especies *T. merianae* y *T. rufescens*. Además, se interpreta el dimorfismo sexual considerando indicadores de las fuerzas de selección como la proporción de sexos. En el segundo capítulo se profundiza la diferenciación entre sexos de estructuras involucradas en la reproducción, sugiriendo al músculo de la mandíbula como carácter sexual secundario de los machos, el cual podría actuar como armamento y ornamento frente a diferentes presiones intra e intersexuales. En los capítulos 3 y 4 se presentan las variaciones en las estrategias reproductivas frente a diferentes contextos de competencia sexual a escalas poblacionales. En el capítulo 3 se estudian las variaciones en las estrategias reproductivas en relación con las presiones intra e interespecíficas en poblaciones de diferentes contextos sociales de alopatria y simpatria, mientras que en el capítulo 4 se interpretan las respuestas intraespecífica de *T. merianae* en los caracteres sexuales secundarios y gonadales frente a variaciones temporales de la disponibilidad del recurso apareamiento.

METODOLOGÍA

Especies en estudio

Tupinambis merianae (lagarto overo) y *T. rufescens* (lagarto colorado) son lagartos de gran tamaño, siendo sus distribuciones las más australes del género (Ceï, 1993; Lanfri et al., 2013; Fig. 2). *Tupinambis rufescens* se asocia a ambientes chaqueños mientras que *T. merianae* habita mayor diversidad de ambientes, incluyendo además las regiones de la Pampa, Espinal y Selvas (Lanfri et al., 2013). Es de interés notar que estas especies presentan zonas de superposición de sus distribuciones (Fig. 2), generando zonas de contacto de las mismas (Lanfri et al., 2013). En la provincia de Córdoba, Argentina, se pueden encontrar poblaciones tanto en condiciones de alopatría para ambas especies como poblaciones en simpatria (Cardozo et al., 2012). Como la generalidad de los lagartos de zonas templadas, poseen un patrón de actividad estacional, hibernando en cuevas durante los meses fríos y emergiendo en la temporada cálida (primavera-verano) (Fitzgerald et al., 1993).

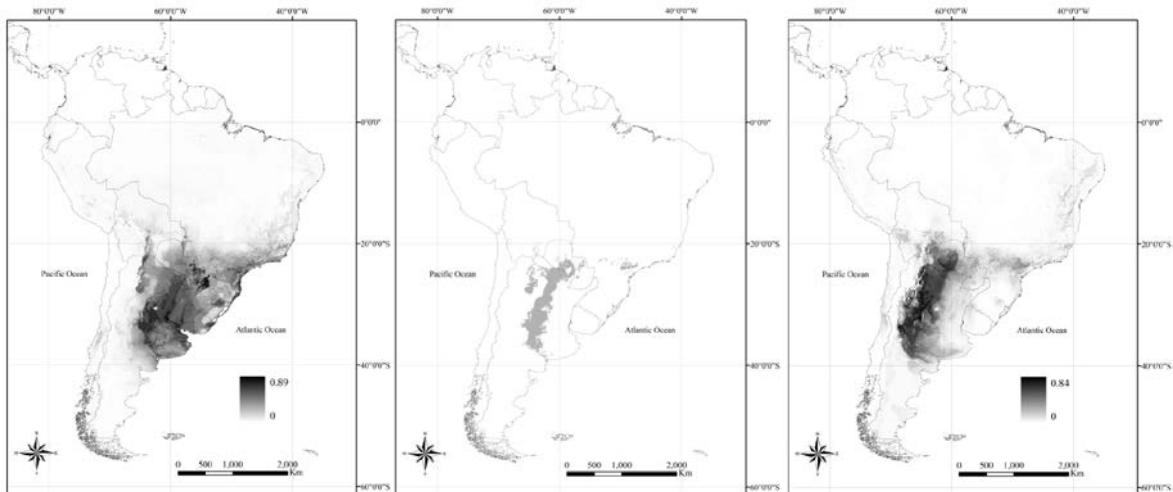


Figura 2. Distribución de las especies en estudio: los tonos de grises indican la probabilidad de ocurrencia de *Tupinambis merianae* (izquierda) y *Tupinambis rufescens* (derecha) y área de superposición de las distribuciones (centro). (Extraído de Lanfri et al., 2013).



Figura 3. Fotografías de ejemplares de *Tupinambis merianae* (izquierda) y *Tupinambis rufescens* (derecha).
Fotografías: S. Naretto

Diseño general de trabajo

Las poblaciones de lagartos de gran tamaño son difíciles de monitorear, debido a la dificultad de observación por sus hábitos, por ejemplo la utilización de cuevas, y la baja efectividad de los métodos de captura con trampas tradicionales (Rodda et al., 1999, 2001, Mieres y Fitzgerald, 2006). Los lagartos del género *Tupinambis* se encuentran sujetos a un régimen de captura con fines comerciales en Argentina (Porini, 2006; Res. N° 750/2008; Res. N° 1389/2009; Res. N° 1399/2010; Res. N° 1179/2011). En especies sujetas a estas condiciones, es valiosa la información sobre su biología que se puede obtener a partir de las colectas realizadas (Getz y Haight, 1989; Fitzgerald et al., 1991; Shine et al., 1999; Mieres y Fitzgerald, 2006). En este contexto, el sistema de comercialización de *T. merianae* y *T. rufescens*, se presenta como una oportunidad para acceder a gran cantidad de datos biológicos.

Para la presente Tesis se diseñó un método de trabajo donde la captura de los ejemplares se realizó con los pobladores rurales (cazadores) mediante visitas semanales durante la temporada de actividad de los lagartos (inicio de octubre a fines de marzo). Se

contactaron cazadores en diferentes localidades de la provincia de Córdoba (Villa del Rosario, La Paqueta, Brinkmann, Santa Rosa de Rio Primero, Las Cuatro Esquinas, La Quinta, San Francisco del Chañar, Loma Blanca) y se seleccionaron los cazadores por su metodología de captura similar (recorridos por la zonas para avistaje directo y uso de perro para identificar las cuevas donde ingresan los lagartos) y por el grado de compromiso con el proyecto de investigación. Se trabajó junto a ellos a fin de evitar el sesgo de captura entre sexos y tamaños por la metodología. Para los estudios se contaron con los permisos correspondientes de captura científica (otorgados por Secretaria de Ambiente de la Provincia de Córdoba). Se realizaron viajes de campaña durante los meses de actividad de los lagartos de las temporadas 2008-09, 2009-10, 2010-11 y 2011-12.

Nota ética: Los especímenes fueron sacrificados por los cazadores para la comercialización legal de sus cueros, y no específicamente para el presente estudio. Por otra parte los ejemplares fueron matados en concordancia con la guía de eutanasia animal, mediante métodos físicos de destrucción inmediata del cerebro (AVMA, 2007).



Figura 4. Fotografías de metodología de captura de ejemplares.

Áreas de estudio

Los ejemplares utilizados en esta Tesis provienen de regiones biogeográficas similares, Espinal y Chaco, dentro del territorio de la provincia de Córdoba (Brown et al., 2006; Zak, 2008) (Fig. 5 y 6). En relación con los diferentes objetivos específicos de cada capítulo se utilizaron para los análisis datos de los individuos de *T. merianae* y *T. rufescens* de todas las poblaciones en conjunto (capítulos 1 y 2) o contemplando las distintas poblaciones según los contextos sociales de interés (capítulos 3 y 4). Las poblaciones en contexto de alopatría y simpatría, se determinaron a partir de los avistajes de individuos de cada especie (Cardozo et al., 2012). Se delimitaron en un mapa, polígonos incluyendo todos los registros georeferenciados de cada especie, contemplando las barreras topográficas de la región como las zonas de montañas (Cardozo et al., 2012) (Fig. 5). El área de superposición de los polígonos donde se avistaron ejemplares de las dos especies se definió como la zona de poblaciones en simpatría. Además, se divisaron en la zona simpátrica, ejemplares de ambas especies a distancias menores a 50 metros, e incluso observaciones comportamentales de interacción agonística entre machos de *T. merianae* y *T. rufescens*.

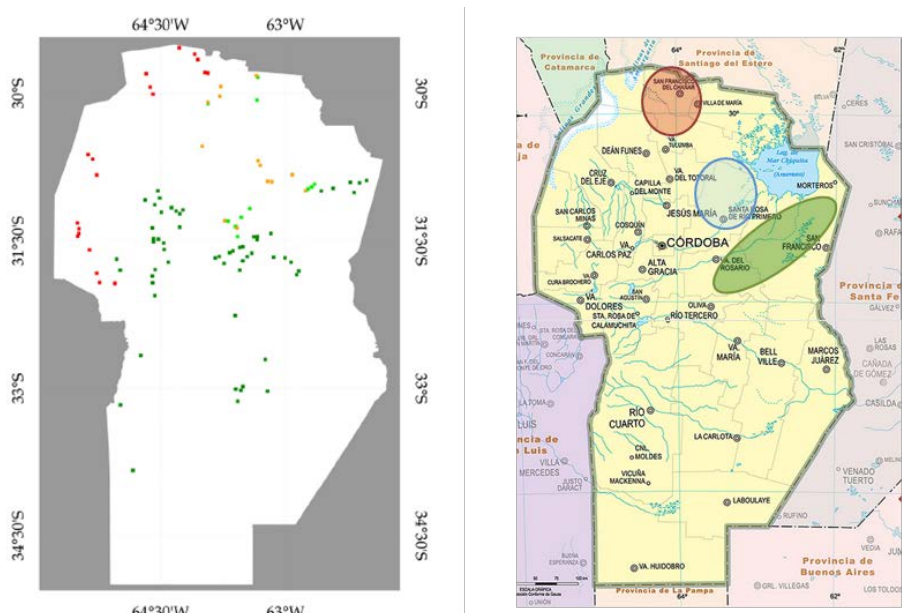


Figura 5. Izquierda: Puntos de avistajes de individuos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* (puntos verde oscuro: *T. merianae* en alopatría; puntos verde claro: *T. merianae* en simpatría; puntos rojo oscuro: *T. rufescens* en alopatría; puntos rojo claro: *T. rufescens* en simpatría). Derecha: Mapa político de Córdoba y delimitación de poblaciones en alopatría y simpatría (rojo y verde: zonas alopátricas; Celeste: zona simpátrica).

Se estudiaron 2 poblaciones de lagarto overo (*Tupinambis merianae*) y 2 de lagarto colorado (*Tupinambis rufescens*). Las coordenadas de la zona alopátrica para *T. merianae* son 31°28'S, 63°38'O; 30°52'S, 62°05'O; 31°48'S, 63°39'O; 31°05'S, 62°03'O, para *T. rufescens* son 29°30'S, 64°15'O a 29°57'S, 63°55'O y para la zona de simpatria (ambas especies) son 30°54'S, 63°30'O a 31°10'S, 63°07'O (Fig. 5).

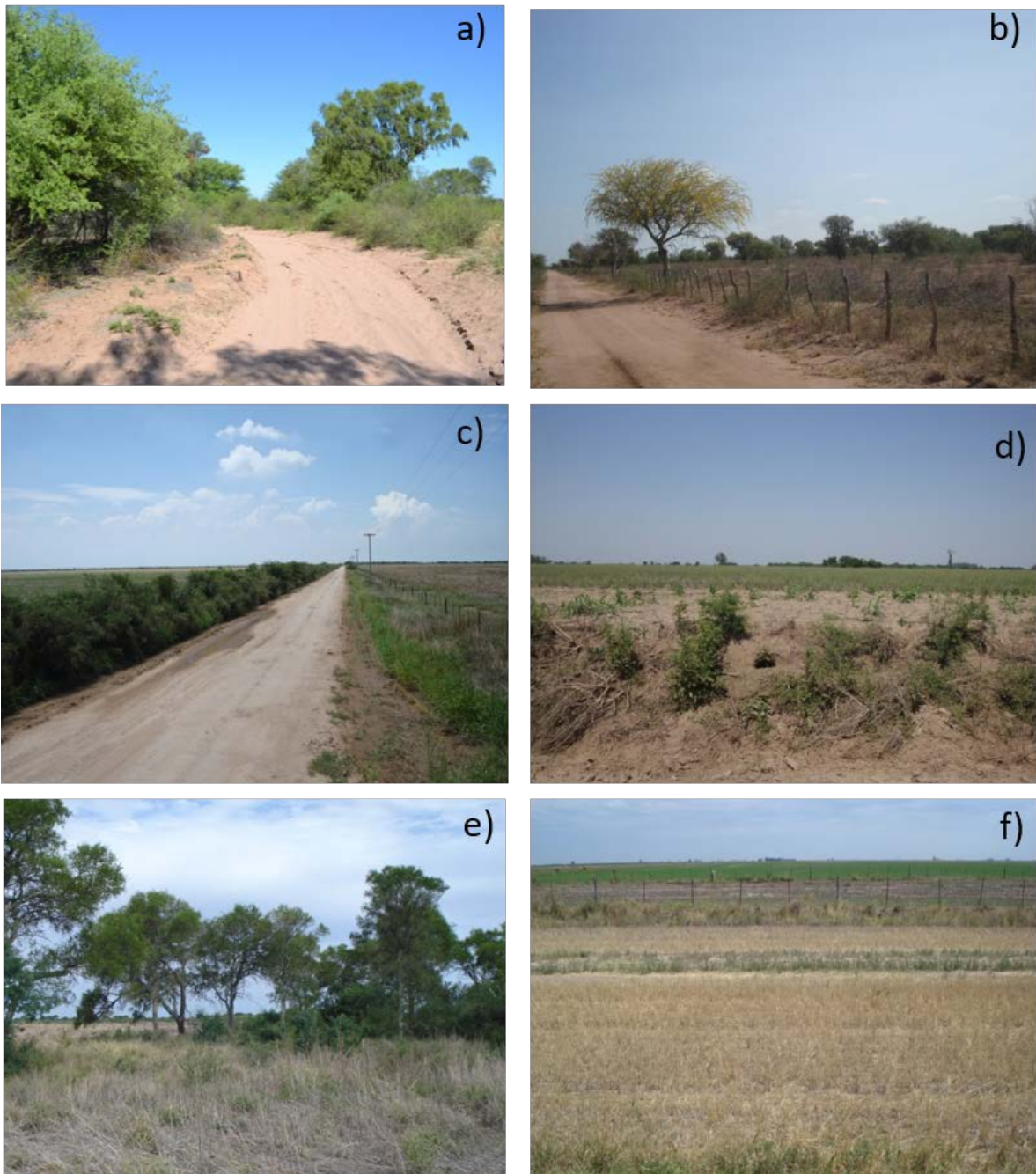


Figura 6. Fotografías de las zonas de estudio (a y b: zona de población alopátrica de *Tupinambis rufescens*; c y d: zona de poblaciones simpátricas; e y f: zona de población alopátrica de *Tupinambis merianae*).

Obtención de datos

Se estudiaron 704 ejemplares de *Tupinambis meriana*e y 129 de *Tupinambis rufescens* de diferentes zonas de la provincia de Córdoba en cuatro temporadas de actividad de los lagartos (Tabla 1). De cada ejemplar capturado se registró la especie, sexo, fecha y lugar de captura. Se tomaron medidas de largo hocico-cloaca (LHC), peso corporal (PC), longitud del tronco (LTr) (distancia entre axila y parte anterior del muslo de pata trasera), perímetro abdominal y perímetro en base de la cola. De los individuos sacrificados se obtuvo dimensiones de las estructuras reproductivas (peso de testículos en machos = PT; diámetro de folículos ováricos en hembras) y peso de los cuerpos grasos, utilizando calibre digital (precisión: 0,01mm) (Calibre digital; STAINLESS Hardener) y balanza digital (precisión: 0,01g) (Traveler TA302; OHAUS; New Jersey, USA). Se diseccionó el músculo pterigoideo externo (PM), que es un músculo aductor de la mandíbula, y se lo pesó con balanza digital (Traveler TA302; OHAUS; New Jersey, USA).

Tabla 1. Cantidad de ejemplares estudiados de *Tupinambis meriana*e y *Tupinambis rufescens* por población y temporada de actividad.

	Alopatría	Simpatría		Alopatría
Temporada	<i>T. rufescens</i>	<i>T. rufescens</i>	<i>T. meriana</i> e	<i>T. meriana</i> e
Oct. 2008-Mar. 2009	10	-	-	268
Oct. 2009-Mar. 2010	-	4	1	160
Oct. 2010-Mar. 2011	39	-	-	127
Oct. 2011-Mar. 2012	49	27	26	122
TOTAL	98	31	27	677

Para definir la condición reproductiva de los machos se evaluó la presencia de esperma en los conductos deferentes (Tourmente, 2008). Dado que no se extrajeron muestras de conductos deferentes en la temporada 2008-09, la condición reproductiva de los machos de esta temporada se estimó a partir del tamaño testicular que indica la presencia de esperma (relación obtenida con las muestras de las temporadas 2009-10, 2010-11 y 2011-12). Se categorizó a los machos del período reproductivo (octubre, noviembre y diciembre) como machos sexualmente activos a aquellos machos en condición reproductiva (con presencia de esperma en machos de temporadas 2009-10, 2010-11 y 2011-12 y tamaño testicular que lo evidencia esperma en los machos de temporada 2008-09) y como machos maduros sin esperma a aquellos en condición de no

reproductivos. La condición reproductiva de las hembras se evaluó considerando la presencia de folículos con signos de vitelogénesis (Fig. 7). El diámetro folicular que manifestó signos de vitelogénesis fue de 0,7 cm. En las hembras también se registró el tipo de oviducto (Tipo I y Tipo II según el grado de convoluciones y estrias), presencia de huevos en oviducto (hembras grávidas) y de cuerpos lúteos (hembras post-postura) que son indicadores de actividad reproductiva (Vitt y Caldwell, 2009). Para evaluar la concentración espermática la obtención de esperma se realizó de la porción final del conducto deferente succionando con micropipeta automática 10 μ l y se colocó en tubos plásticos de 1,5 ml, los cuales contenían 90 μ l buffer fosfato salino (PBS) (Depeiges y Dacheux, 1985; Tourmente, 2008). Para conocer su concentración se diluyó una alícuota de 10 μ l en un 990 μ l de PBS y se contó la cantidad de espermatozoides en microscopio óptico con un objetivo 10X (Nikon eclipse Ti; Nikon Instruments Inc; Tokyo, Japan) utilizando una cámara de Neubauer.

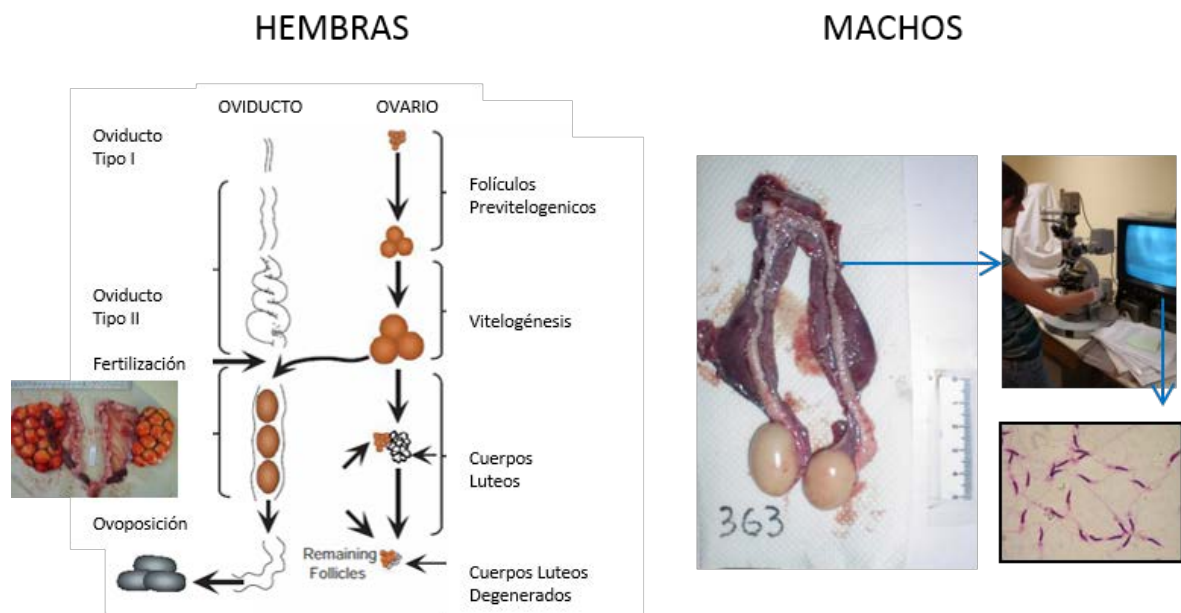


Figura 7. Esquema de caracteres utilizados en la determinación de la condición reproductiva de los individuos e imágenes de gónadas de lagartos *Tupinambis*.

Capítulo 1

DIMORFISMO SEXUAL DE *Tupinambis merianae* Y *Tupinambis rufescens* EN EL CONTEXTO DE LA SELECCIÓN SEXUAL

Introducción

El concepto de dimorfismo sexual incluye no solo la diferencia en el tamaño corporal de los sexos, sino que se manifiesta en diversos parámetros de interés biológico, tales como la coloración, dimorfismo de forma y tamaño relativo de estructuras corporales, dimorfismo de relaciones corporales (Fairbairn et al., 2007; Cabrera et al., 2012). Algunas hipótesis indagan sobre la evolución del dimorfismo sexual, examinando el rol de la selección natural (Shine, 1989; Fairbairn et al., 2007), por ejemplo mediante la diferenciación de nicho, diferencias en ecología trófica, con el fin de disminuir la competencia entre sexos (Schoener, 1967; Slatkin, 1984; Stamps et al., 1997). Otras explicaciones, relacionadas con el contexto reproductivo, abordan las presiones de selección sexual (Olsson et al., 2002; Cox et al., 2003). Preguntas sobre qué fuerzas selectivas conducen a la evolución divergente entre sexos y cómo se mantienen las diferencias ha sido siempre interesante para los biólogos evolutivos. Si bien las presiones selectivas no son mutuamente excluyentes (Badyaev, 2002), aquellos caracteres involucrados en comportamientos reproductivos o éxito reproductivo se encuentran vinculados a presiones de selección sexual (Baird et al., 1997; Cox et al., 2007). La función de diferentes caracteres dimórficos pueden estar relacionadas a estrategias reproductivas (Carothers, 1984).

El tamaño del cuerpo de un animal es un carácter clave de la historia de vida debido a su influencia sobre muchos aspectos de la biología de los organismos y su interacción con el ambiente (Hews, 1990; Naganuma y Roughgarden, 1990). El dimorfismo sexual en

el tamaño corporal se encuentra influenciado por diferentes procesos de selección sexual. La selección por competencia intrasexual, en especies donde el combate físico entre machos es importante, beneficiará a aquellos individuos de mayor tamaño (Stamps, 1983; Cox et al., 2007; Corl et al., 2010) (Fig. 8). Además de competencia intrasexual, el aumento en el tamaño de los machos puede verse beneficiado por las interacciones intersexuales como la elección de pareja (Cooper y Vitt, 1993; Olsson y Madsen, 1995). Por otra parte, las hembras pueden beneficiarse del incremento en el tamaño corporal a través de un aumento en el tamaño de la camada, esta hipótesis es denominada selección de fecundidad (Braña, 1996) (Fig. 8). Las hembras podrían maximizar su éxito reproductivo destinando sus recursos energéticos ya sea, a crecer para alcanzar mayores tamaños de camada o a reproducirse con más frecuencia (Cox et al., 2003). En consecuencia, el dimorfismo sexual en las especies representa la relación de presiones e intensidades de competencia sobre cada sexo (Badyaev, 2002; Cox et al., 2003).

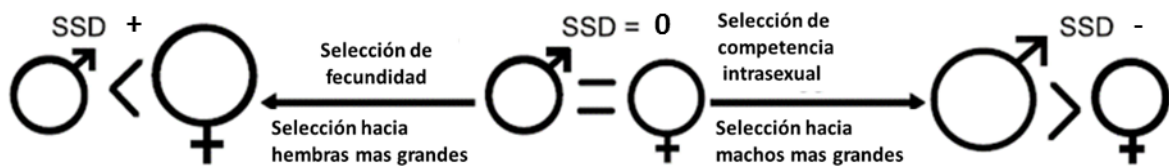


Figura 8. Hipótesis de la evolución del dimorfismo sexual. Si la selección intrasexual predomina, el incremento de la agresión entre machos y su tamaño se asocia con desvíos en el dimorfismo sexual hacia los machos (SSD, índice de dimorfismo sexual negativo). Si presiones de selección en fecundidad predominan, el incremento del tamaño de las hembras y aumento en el tamaño de camada conducen a un desvío en el dimorfismo sexual hacia las hembras (SSD, índice de dimorfismo sexual positivo). El dimorfismo sexual representa un balance entre fuerzas selectivas opuestas, pero no mutuamente excluyentes. Diagrama adaptado de Corl et al. (2010).

El tamaño de madurez sexual es uno de los principales parámetros de historia de vida de las especies (Jordan y Snell, 2002; Tsitrone et al., 2003), y puede variar entre sexos y especies (Bernardo, 1993). El tamaño de madurez implica un balance de costos y beneficios entre los recursos destinados a crecimiento y los destinados a reproducción (Sugg et al., 1995, Cardozo y Chiaraviglio, 2011). Dado que el dimorfismo sexual del tamaño corporal es producido por distintos patrones de crecimiento en cada sexo, resulta de gran interés indagar las diferencias entre sexos para alcanzar el tamaño potencial de reproducción (Badyaev, 2002). Debido a que los machos y las hembras pueden diferir en cuanto al momento y la cantidad relativa de inversión reproductiva, pueden existir

limitaciones intrínsecas en cada sexo en el crecimiento, dando lugar a patrones de dimorfismo sexual (Bonnet et al., 2000; Cox et al., 2007). En muchas especies, los individuos desarrollan estructuras involucradas en la reproducción, como armamentos y ornamentos, e incrementan su agresividad al alcanzar la madurez sexual (Clutton Brock, 2009). La tasa de crecimiento de diferentes estructuras puede variar en las distintas etapas en la vida de los individuos (Vitt y Caldwell, 2009). Por lo tanto, aquellos caracteres que difieran entre sexos con relación a la madurez sexual son importantes para determinar los caracteres involucrados en las estrategias reproductivas de cada sexo.

En lagartos, la condición corporal es un factor determinante en algunas especies para alcanzar la condición reproductiva (Hahn y Tinkle, 1965; Diaz et al., 1994; Pough et al., 2001). Los cuerpos grasos en Squamata representan la acumulación de reservas energéticas, y su utilización puede asociarse a diferentes actividades reproductivas como la espermatogénesis en los machos y desarrollo folicular en hembras (Vitt y Caldwell, 2009). Fitzgerald et al. (1993) describen la relación entre cuerpos grasos y las estructuras gonadales en *Tupinambis rufescens* indicando que estos están estrechamente unidos al ciclo reproductivo de hembras y machos. Las hembras de *T. rufescens* al igual que muchos otros lagartos de zonas templadas destinan energía almacenada en los cuerpos grasos para desarrollar huevos (Derickson, 1976). En los machos el volumen de cuerpos grasos está inversamente relacionado con el peso testicular indicando que podrían destinarlos al desarrollo testicular y espermatogénesis. Además, las reservas podrían ser destinadas al comportamiento de búsqueda de pareja (Fitzgerald et al., 1993). Diferencias entre sexos en las reservas energéticas o en su ciclo de utilización puede ayudar a inferir los costos asociados a la reproducción. Algunos caracteres morfológicos como la longitud del tronco y el perímetro abdominal podrían ser indicadores de morfología que permita una mayor acumulación de reservas (Lourdais et al., 2006). Asimismo, en varias especies de lagartos los individuos acumulan reservas en la base de la cola (Vitt y Cooper, 1986; Chapple y Swain, 2002) con lo cual este parámetro puede diferir entre los sexos. Particularmente en las hembras, la longitud del tronco es un carácter generalmente dimórfico en lagartos, siendo mayor su distancia relativa, posiblemente seleccionada para ofrecer mayor espacio para la camada (Olsson et al., 2002; Radder et al., 2008; Boretto e Ibarguengoytía, 2009). Es decir, son caracteres que están vinculados con la hipótesis de selección de fecundidad.

Los estudios intraespecíficos son importantes para interpretar cómo factores socio ecológicos modifican la presión de selección y sus implicancias sobre el dimorfismo sexual en el contexto de la selección sexual (Cox et al., 2007). Además, comparar el patrón entre especies cercanas filogenéticamente, nos provee otra herramienta de interpretación. Entre los múltiples factores que pueden ejercer presiones sexuales diferenciales sobre los caracteres dimórficos pueden considerarse el período reproductivo y la cantidad de ejemplares en condiciones de aparearse (Tsitrone et al., 2003; Vitt y Caldwell, 2009). Los ciclos reproductivos en lagartos pueden variar desde estacionales a continuos (anuales), pueden estar asociados y en sincronía entre sexos o pueden manifestar diferencias entre machos y hembras, determinando las estrategias convenientes para reproducirse (Ibargüengoytía, 2008). Por lo tanto la temporalidad de los eventos reproductivos, la amplitud y asociación de los ciclos determinarán la inversión en reproducción. Los lagartos de zonas templadas generalmente presentan un patrón estacional (Fitch, 1970), concentrándose las actividades reproductivas, con lo cual se pueden generar presiones intensas sobre las estrategias reproductivas. La temporalidad de los eventos reproductivos es fundamental para entender las estrategias reproductivas, por ejemplo la amplitud temporal de la disponibilidad de hembras receptivas podrá determinar las estrategias de monopolizar las cópulas y la frecuencia de encuentros entre individuos, lo cual tiene implicancias en la selección pre y post cópula de caracteres reproductivos (Kvanerno y Simmons, 2013).

La disponibilidad de parejas es considerada como un factor de gran influencia en la competencia sexual (Elmen y Oring, 1977; Andersson, 1994). La competencia intrasexual por las oportunidades de apareamiento ha sido reconocida como una potente presión de selección sexual (Simmons y Emlen, 2006). La intensidad de competencia puede diferir en especies con diferentes proporción de sexo operativa, es decir la cantidad relativa de individuos calificados para aparearse de cada sexo (Ahnesjö et al., 2001; Kvanerno y Ahnesjö, 2002; de Jong et al., 2009; Kvanerno y Simmons, 2013). Una desviación en la proporción de sexo operativa puede promover una presión intensa de selección sexual y mayor variabilidad en el éxito reproductivo del sexo más abundante (Wade y Arnold, 1980). Muchos estudios han relacionado la proporción de sexos como una fuerza que contribuye a modelar el dimorfismo sexual (Cox y Calsbeck, 2009).

En este capítulo se examina el dimorfismo sexual en *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*. Se evalúa la variabilidad de caracteres morfológicos, a fin de identificar caracteres involucrados en las estrategias reproductivas. Asimismo, se describe la fenología reproductiva e identifican los eventos reproductivos estableciendo la temporalidad de la competencia en el contexto de la selección sexual. Se interpreta el dimorfismo sexual de ambas especies en relación con la intensidad de competencia a partir de la disponibilidad del recurso apareamiento. Para lo cual se establecieron los siguientes objetivos específicos:

- Identificar los tamaños de madurez sexual en cada sexo y especie.
- Determinar el dimorfismo sexual del tamaño corporal y en las relaciones alométricas de diferentes partes del cuerpo.
- Describir el ciclo de las estructuras gonadales y eventos reproductivos.
- Determinar el dimorfismo sexual de cuerpos grasos y su variabilidad temporal.
- Determinar la proporción de sexo operativa y la frecuencia de individuos reproductivos de cada sexo.
- Relacionar tamaño corporal con tamaño de camada en las hembras.

Metodología específica

Se analizaron ejemplares de *T. meriana* (N = 704) y ejemplares de *T. rufescens* (N = 129) correspondientes a todas las poblaciones muestreadas. Para determinar el tamaño de madurez sexual potencial de cada sexo en *T. meriana* y *T. rufescens*, se consideró el individuo de menor LHC de condición reproductiva, según el criterio detallado en la metodología general. En las hembras, se consideraron además de los folículos vitelogénicos, otros indicadores de reproducción: oviducto estriado (oviducto de tipo II) y/o la presencia de huevos en oviducto o presencia de cuerpos lúteos (Fig. 7).

Para determinar el dimorfismo sexual se utilizaron medidas de LHC, peso corporal (PC), longitud del tronco (LTr), perímetro abdominal, perímetro de base de la cola (Fig. 9) y peso de cuerpos grasos. Se utilizó el índice de dimorfismo sexual en el tamaño corporal propuesto por Gibbons y Lovich (1990) para describir el grado de dimorfismo sexual del tamaño corporal de individuos maduros de las especies, $SSD = (\text{LHC del sexo de mayor longitud} / \text{LHC del sexo de menor longitud}) - 1$ (se expresa como positivo si las hembras son de mayor tamaño y negativo si lo son los machos).

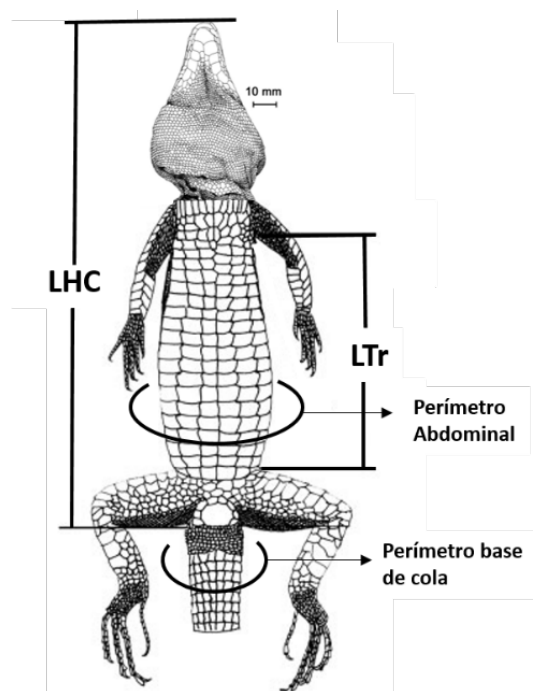


Figura 9. Medidas morfológicas de ejemplares de *Tupinambis*. (LHC: largo hocico-cloaca; LTr: longitud del tronco; perímetro abdominal y perímetro en la base de la cola).

Análisis de datos

El LHC entre sexos en cada especie, se comparó mediante análisis de la varianza (ANOVA) y las variables morfológicas (PC, LTr y perímetros corporales) mediante análisis de la covarianza (ANCOVA), utilizando LHC como covariable, a fin de descontar el efecto del tamaño corporal. Cuando la interacción entre el factor y la covariable no fue significativa, se removió el término del modelo. Cuando no se cumplieron los supuestos de normalidad se transformaron los datos mediante la función Log_{10} o se utilizaron test no paramétricos (Kruskall Wallis). Se relacionó el tamaño de los parámetros morfológicos con el LHC. Se comparó el dimorfismo sexual de la relación a partir de la comparación de las pendientes, evaluando el efecto de la interacción del sexo (variable independiente) y tamaño corporal (covariable). Se realizó el fenograma del desarrollo gonadal y de los cuerpos grasos a través de la temporada de actividad de los lagartos y se identificó la presencia de esperma, hembras grávidas y aparición de cuerpos lúteos (indicando posturas de huevos). Se analizó el consumo de las reservas energéticas a partir de la variación temporal de los cuerpos grasos en cada sexo y especie. También se comparó entre sexos la cantidad de cuerpos grasos en diferentes meses mediante ANCOVA, con LHC como covariable. Para analizar la intensidad de competencia reproductiva se calcularon las frecuencias de individuos reproductivos de cada sexo por meses, la proporción de sexo de individuos maduros y la proporción de sexo operativa, particularmente de individuos con actividad reproductiva durante la temporada reproductiva, evidenciado a partir de espermatozoides en los machos y folículos vitelogénicos, huevos en oviducto y cuerpos lúteos en las hembras. Las frecuencias se analizaron mediante tablas de contingencia y utilizando el Test Chi Cuadrado. Finalmente se registró la cantidad de folículos vitelogénicos, huevos en oviducto y cuerpos lúteos (en noviembre y diciembre) para determinar el tamaño de camada de las hembras y relacionarlo con el tamaño de las hembras mediante regresión lineal en cada especie. Cabe destacar que cuando se observó huevos en oviducto, se contó la misma cantidad de cuerpos lúteos, pero no se sumaron para considerar el tamaño de camada. En los análisis el nivel de significancia que se utilizó fue de $P = 0,05$ y se utilizaron los programas estadísticos INFOSTAT (Universidad Nacional de Córdoba) y SPSS Statistics 1.90 (Inc., Chicago, IL, USA).

Resultados

Para el presente capítulo se analizaron 391 machos y 313 hembras de *T. merianae* y 95 machos y 34 hembras de *T. rufescens*. El tamaño potencial de madurez sexual en *T. merianae* difirió entre sexos, siendo 29,5 cm de LHC para los machos (menor individuo con presencia de espermatozoides en deferente) y 32,0 cm de LHC en las hembras (hembra de menor tamaño con cuerpos lúteos). En *T. rufescens* los tamaños de madurez sexual también difirieron entre sexos, siendo 30,5 cm de LHC para machos (presencia de espermatozoides en deferente) y 32,0 cm de LHC para hembras (hembra con huevos en oviducto).

El índice de dimorfismo sexual del tamaño corporal para *T. merianae* fue -0,04 y para *T. rufescens* fue -0,15 (Fig. 10). Los machos de *T. rufescens* presentaron mayor LHC que los machos de *T. merianae* (ANOVA LHC, $F_{1,464} = 7,76$; $P = 0,0056$), mientras que en las hembras se observó el patrón inverso, siendo de mayor LHC las hembras de *T. merianae* (ANOVA LHC, $F_{1,317} = 21,67$; $P < 0,0001$).

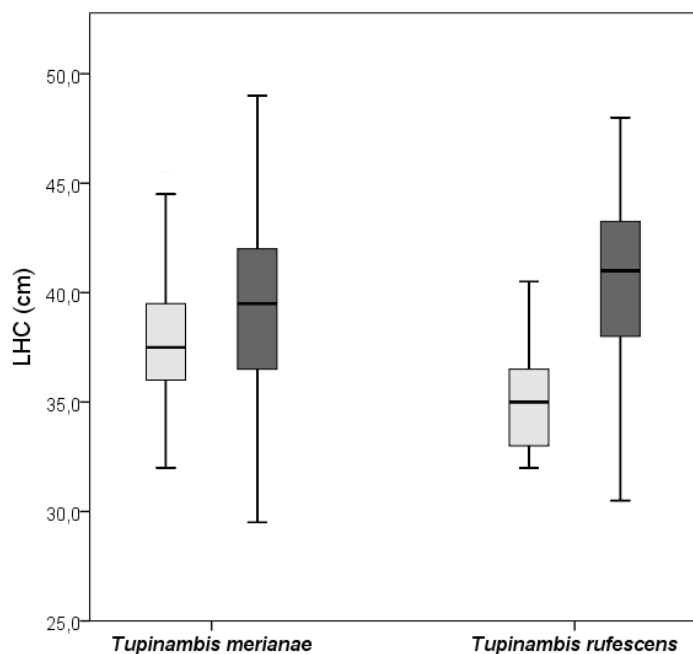


Figura 10. Largo hocico-cloaca de hembras (gris claro) y machos (gris oscuro) de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

Los individuos inmaduros de ambas especies, no presentaron diferencias entre los sexos en ninguno de los caracteres morfológicos evaluados (*T. merianae*; peso corporal: $H = 0,23$, $P = 0,623$; LTr: $H = 0,70$, $P = 0,398$; perímetro abdominal: $H = 0,33$, $P = 0,563$; perímetro cola: $H = 1,03$, $P = 0,305$; *T. rufescens*; peso corporal: $H = 4,15$, $P = 0,844$; LTr: $H = 3,94$, $P = 0,388$; perímetro abdominal: $H = 4,15$, $P = 0,522$; perímetro cola: $H = 1,41$, $P = 0,230$). Analizando los individuos maduros, en ambas especies, el peso corporal no difirió entre sexos (Tabla 2). En *T. merianae* se observó dimorfismo sexual en LTr siendo mayor en las hembras (Tabla 2). Además, el perímetro abdominal manifestó tendencia a ser mayor en las hembras. En *T. rufescens*, el perímetro abdominal difirió entre sexos y se aprecia una tendencia en la LTr, siendo en ambos casos mayores en las hembras (Tabla 2). En ambas especies el perímetro de cola en los individuos maduros fue mayor en los machos (Tabla 2).

Tabla 2. Valores descriptivos de caracteres morfológicos por sexo en individuos maduros de *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* (Media del carácter \pm desvío estándar; CV; Q1-Q3; N). Las comparaciones fueron realizadas mediante ANOVA para LHC y ANCOVA con LHC como covariable. Los análisis estadísticos se realizaron con las variables transformadas Log_{10} . Se presentan arriba los valores F y P ($<0,05$) para el efecto sexo y abajo para el efecto de la covariable.

	<i>Tupinambis merianae</i>				<i>Tupinambis rufescens</i>			
	Machos	Hembras	F	P	Machos	Hembras	F	P
LHC (cm)	39,18 \pm 3,88 9,91 36,5–42,0 376	37,71 \pm 2,67 7,09 36,0–39,5 294	30,73	0,0001	40,45 \pm 3,78 9,34 38,0–43,5 91	35,14 \pm 2,40 6,82 33,0–36,5 25	44,33	0,0001
Peso corporal (g)	1988 \pm 665 33,48 1500–2450 372	1736 \pm 464 26,74 1400–2000 293	0,529 2701,294	0,467 0,0001	2186 \pm 689 31,52 1650–2800 86	1327 \pm 333 25,11 1000–1500 24	1,883 466,398	0,173 0,0001
LTr (cm)	17,42 \pm 1,84 10,56 16,0–18,5 267	17,84 \pm 1,64 9,21 17,0–19,0 204	5,16 743,95 6,20	0,024 0,001 0,013	18,36 \pm 1,95 10,28 17,0–19,5 81	16,98 \pm 1,52 8,97 15,5–18,5 22	3,374 143,506	0,069 0,0001
Perímetro abdominal (cm)	24,54 \pm 3,37 13,74 22,5–27,0 372	25,30 \pm 3,67 14,51 22,5–28,0 294	3,75 716,88 4,652	0,053 0,001 0,031	25,41 \pm 3,66 14,39 23,0–28,0 86	22,98 \pm 3,14 13,66 20,5–25,0 22	6,315 128,046	0,013 0,0001
Perímetro de cola (cm)	16,08 \pm 1,83 11,37 15,0–17,5 372	15,13 \pm 1,49 9,84 14,0–16,0 294	8,705 917,71 9,33	0,003 0,001 0,002	16,93 \pm 1,89 11,38 15,0–18,0 86	13,95 \pm 1,23 8,84 13,0–15,0 21	3,725 273,650	0,056 0,0001

Se observó una relación positiva entre las variables morfológicas (PC, LTr, perímetro abdominal y de la base de la cola) y el LHC (Tabla 3 y Fig. 11) siendo las pendientes diferentes entre sexos en los parámetros dimórficos de *T. merianae*: LTr,

perímetro abdominal y perímetro de cola (Tabla 2). En *T. rufescens* no se observaron diferencias en las pendientes entre sexos (Tabla 2).

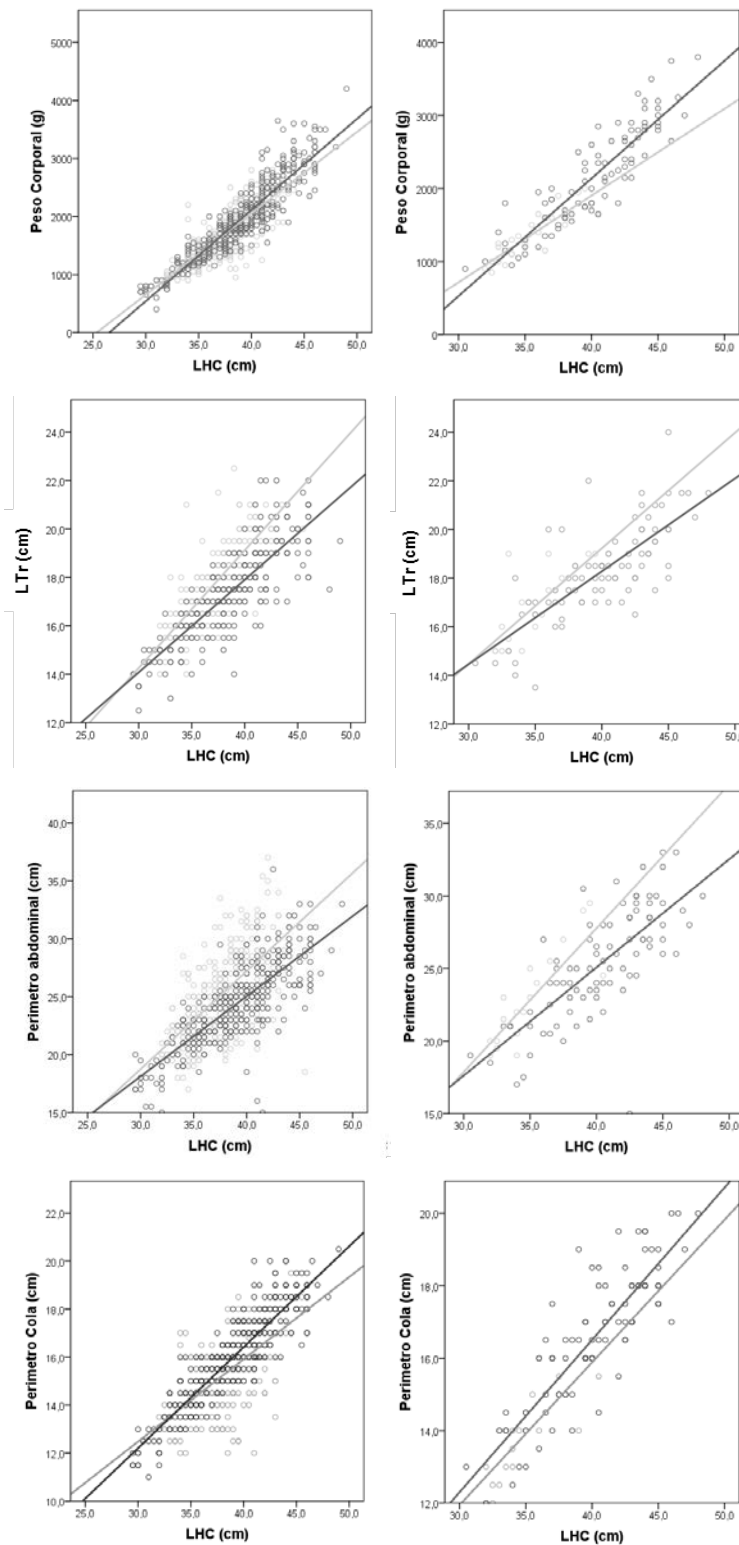


Figura 11. Relaciones entre caracteres morfológicos y largo hocico-cloaca por sexo (círculos y líneas oscuras: machos; círculos y líneas claros: hembras) y especie (*Tupinambis merianae*: izquierda; *Tupinambis rufescens*: derecha).

Tabla 3. Valores de regresiones lineales de variables morfológicas y largo hocico-cloaca, transformadas Log_{10} , por sexo en *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

<i>Tupinambis merianae</i>									
	Machos				Hembras				
	N	R^2	P	Pendiente	N	R^2	P	Pendiente	
Log_{10} PC	372	0,87	0,001	3,38	293	0,64	0,001	3,07	
Log_{10} LTr	267	0,70	0,001	0,85	204	0,59	0,001	1,03	
Log_{10} perímetro abdominal	370	0,68	0,001	1,14	293	0,42	0,001	1,33	
Log_{10} perímetro de cola	372	0,81	0,001	1,04	294	0,37	0,001	0,85	

<i>Tupinambis rufescens</i>									
	Machos				Hembras				
	N	R^2	P	Pendiente	N	R^2	P	Pendiente	
Log_{10} PC	86	0,82	0,001	3,15	24	0,75	0,001	3,15	
Log_{10} LTr	81	0,58	0,001	0,84	22	0,60	0,001	1,01	
Log_{10} perímetro abdominal	86	0,66	0,001	1,23	22	0,61	0,001	1,51	
Log_{10} perímetro de cola	86	0,73	0,001	1,03	21	0,65	0,001	1,02	

En ambas especies se observó un patrón de actividad gonadal estacional y asociado entre machos y hembras a los mismos meses de actividad (Fig. 12 y 13).

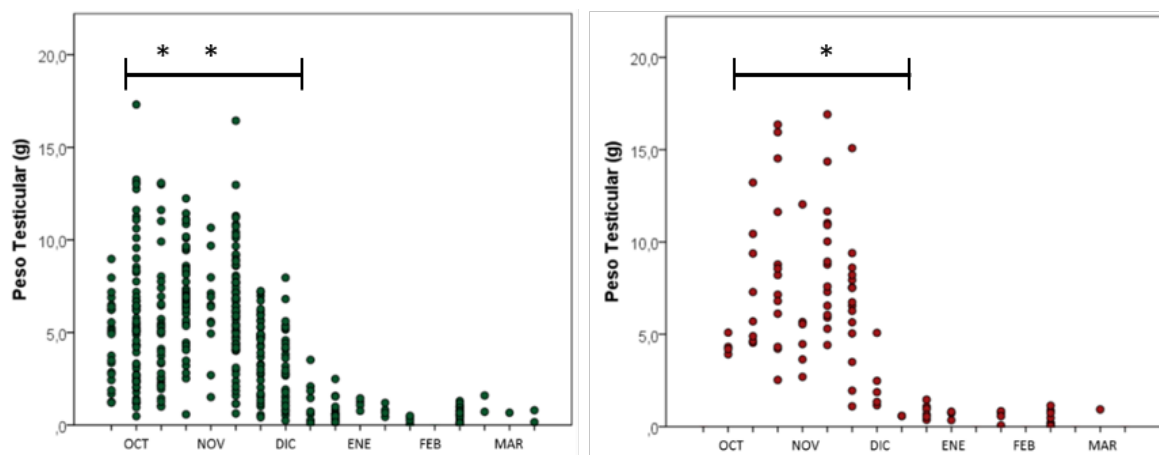


Figura 12. Fenología del desarrollo testicular en machos (*Tupinambis merianae*: verde; *Tupinambis rufescens*: rojo). Barra negra: Período de presencia de esperma. Asterisco: cópula.

El tamaño testicular varió entre los meses de actividad (ANCOVA PT: *T. merianae*: efecto meses, $F_{5,361} = 52,74$; $P < 0,0001$; *T. rufescens*: efecto meses, $F_{5,75} = 15,89$; $P < 0,0001$) siendo el mes de noviembre el mes de máximo desarrollo testicular. En los machos de ambas especies, el desarrollo de los testículos comprendió desde mediados del mes de octubre hasta mediados del mes de diciembre, consecuentemente la presencia de espermatozoides en el tubo deferente se observó a partir de mediados de octubre a finales de diciembre (Fig. 12). El desarrollo folicular de las hembras también mostró un patrón temporal asociado a los meses de octubre a diciembre, siendo el máximo desarrollo folicular en el mes de noviembre (Fig. 13). La aparición de cuerpos lúteos indicando las oviposturas se evidenciaron desde mediados de noviembre. En *T. merianae* se encontraron hembras grávidas desde mediados de noviembre hasta finales de diciembre.

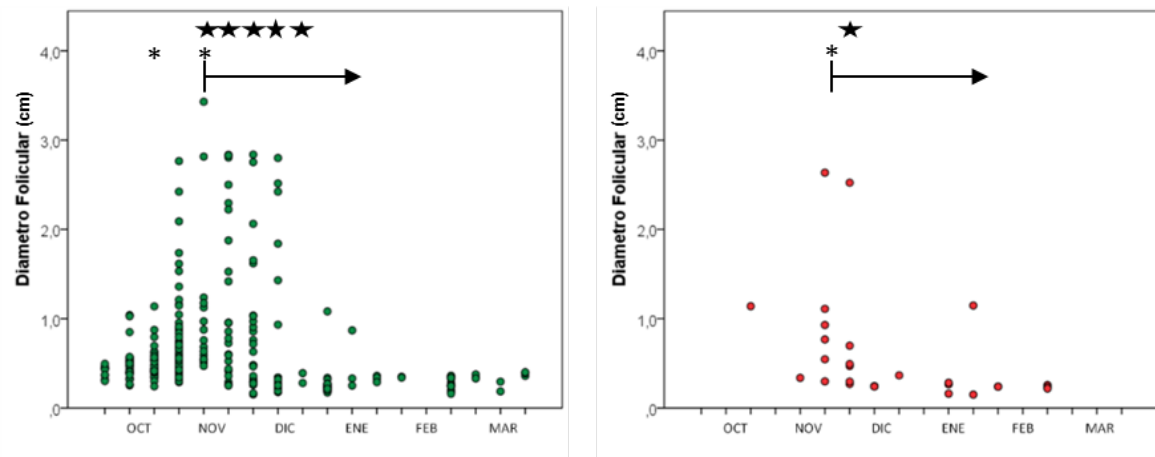


Figura 13. Fenología del desarrollo folicular en hembras (*Tupinambis merianae*: verde; *Tupinambis rufescens*: rojo). Barra: aparición de cuerpos lúteos. Estrellas: Hembras con huevos en oviducto. Asterisco: cópula.

El peso de los cuerpos grasos también presenta un patrón estacional, variando entre meses (ANCOVA cuerpos grasos: *T. merianae* machos: efecto meses, $F_{5,357} = 3,67$; $P = 0,003$; *T. merianae* hembras: efecto meses, $F_{5,267} = 4,18$; $P < 0,001$; *T. rufescens* machos: efecto meses, $F_{5,67} = 3,22$; $P = 0,011$; *T. rufescens* hembras: efecto meses, $F_{3,12} = 0,75$; $P = 0,54$). Si bien las diferencias entre meses no fueron estadísticamente significativas para las hembras de *T. rufescens*, se observa en la Figura 14 una tendencia de disminución mensual. Se describe el ciclo de cuerpos grasos, a partir del inicio de la actividad (octubre) los individuos poseen la mayor cantidad de cuerpos grasos, los cuales disminuyen en noviembre hasta alcanzar la menor cantidad de cuerpos grasos en el mes de diciembre.

Este es el período de consumo de los cuerpos grasos para posteriormente empezar a recuperarlos entre enero y marzo (Fig. 14). En *T. merianae* se observó que las hembras presentaron mayor peso de los cuerpos grasos que los machos en octubre (peso promedio de cuerpos grasos de hembras= 125g; peso promedio de cuerpos grasos de machos= 70g; ANCOVA $F_{1,191} = 71,92$; $P < 0,001$), en noviembre (peso promedio de cuerpos grasos de hembras= 85g; peso promedio de cuerpos grasos de machos= 27g; ANCOVA $F_{1,222} = 161,48$; $P < 0,001$) y en diciembre (peso promedio de cuerpos grasos de hembras= 37g; peso promedio de cuerpos grasos de machos= 16g; ANCOVA $F_{1,132} = 9,17$; $P = 0,003$). En *T. rufescens* también se observaron diferencias entre sexo, siendo mayor en las hembras en los meses de noviembre (peso promedio de cuerpos grasos de hembras= 51g; peso promedio de cuerpos grasos de machos= 28g; ANCOVA $F_{1,37} = 4,55$; $P = 0,04$) y en diciembre (peso promedio de cuerpos grasos de hembras= 44g; peso promedio de cuerpos grasos de machos= 15g; ANCOVA $F_{1,19} = 10,38$; $P = 0,004$).

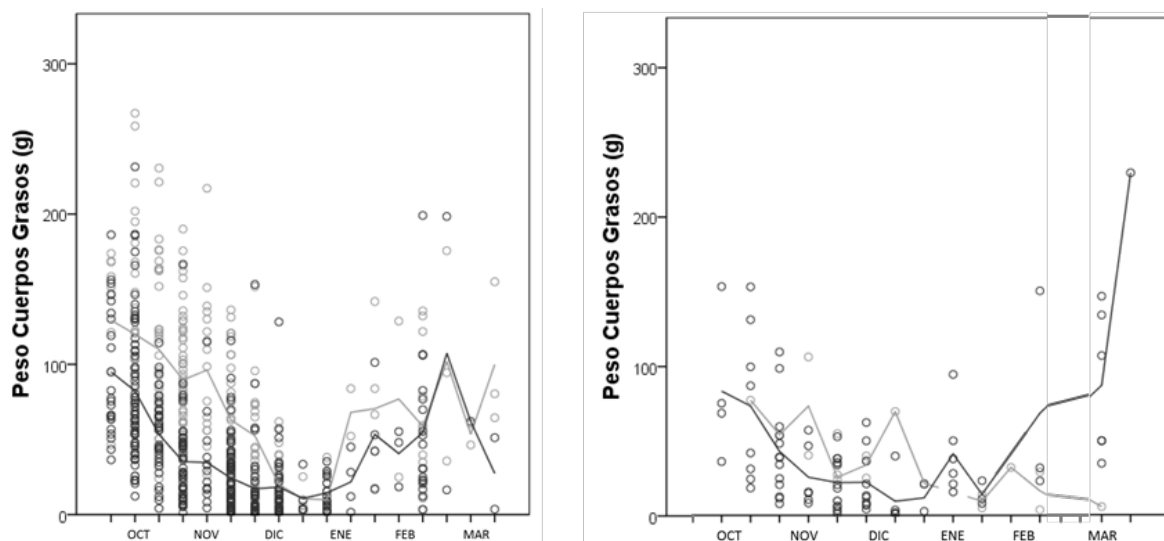


Figura 14. Ciclo de cuerpos grasos en machos (oscuros) y hembras (claros) de ambas especies (*Tupinambis merianae*: izquierda; *Tupinambis rufescens*: derecha).

La frecuencia de machos reproductivos fue 12% en octubre, 90% en noviembre y 75% en diciembre para *T. merianae*. En *T. rufescens* las frecuencias fueron 53% en octubre, 83% en noviembre y 66% en diciembre (Fig. 15).

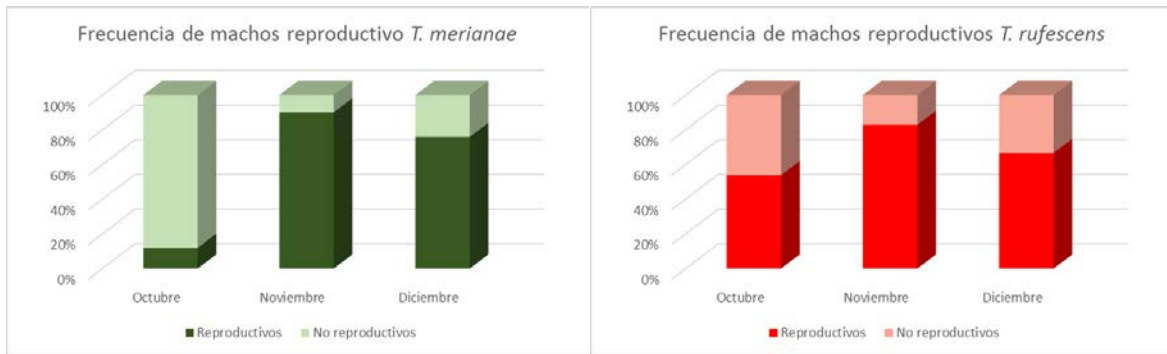


Figura 15. Frecuencia de machos reproductivos por mes durante el período de mayor desarrollo gonadal (*Tupinambis merianae*: izquierda; *Tupinambis rufescens*: derecha)

En las hembras de *T. merianae*, las frecuencia de individuos con actividad reproductiva durante el período reproductivo (hembras con folículo vitelogénico, grávidas y post-postura) fueron 8% en octubre, 58% en noviembre y 74% en diciembre. En *T. rufescens* las frecuencias fueron 71% en noviembre y 21% en diciembre (Fig. 16).

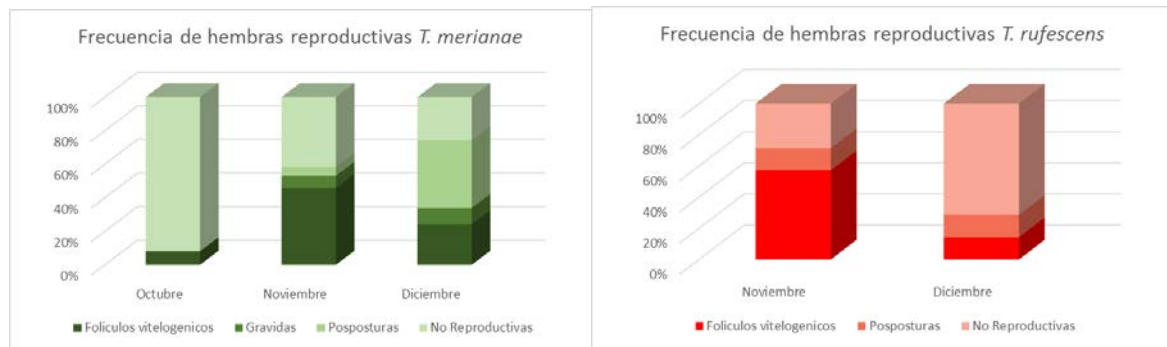


Figura 16. Frecuencia de hembras con actividad reproductiva por mes durante período de mayor desarrollo gonadal (*Tupinambis merianae*: izquierda; *Tupinambis rufescens*: derecha)

La proporción de individuos reproductivos de *T. merianae* fue mayor en los machos que en las hembras, en los meses de actividad reproductiva de octubre a diciembre (Chi Cuadrado Test: $X^2 = 9,27$ g.l. = 1; $P = 0,002$). En *T. rufescens* también se observaron diferencias significativas en la proporción de individuos reproductivos de cada sexo (Chi Cuadrado Test: $X^2 = 5,66$; g.l. = 1; $P = 0,017$).

Durante el período de octubre a diciembre, la proporción de sexos de individuos maduros para *T. merianae* fue = 1,31: 1 (328 machos y 250 hembras; Test Chi Cuadrado: $X^2 = 10,53$; g.l. = 1; $P = 0,001$) y para *T. rufescens* fue = 3,63: 1 (69 machos y 19 hembras; Test Chi Cuadrado: $X^2 = 28,41$; g.l. = 1; $P = 0,001$). Si consideramos la proporción de sexo

operativa, particularmente de individuos que alcanzaron el estado reproductivo en el período reproductivo, para *T. merianae* fue = 1,76: 1 (192 machos y 109 hembras; Test Chi Cuadrado: $X^2 = 22,89$; g.l. = 1; $P = 0,001$) y para *T. rufescens* fue = 6,25: 1 (50 machos y 8 hembras; Test Chi Cuadrado: $X^2 = 30,41$; g.l. = 1; $P = 0,001$).

En las hembras, la relación entre el LHC y el tamaño de camada fue positiva en ambas especies (*T. merianae*: $F_{1,38} = 24,62$, $P = 0,0001$, $R^2 = 0,38$, Pendiente= 2,62, n = 40; *T. rufescens*: $F_{1,8} = 4,77$, $P = 0,0606$, $R^2 = 0,30$, Pendiente= 2,65, n = 10; Fig. 17).

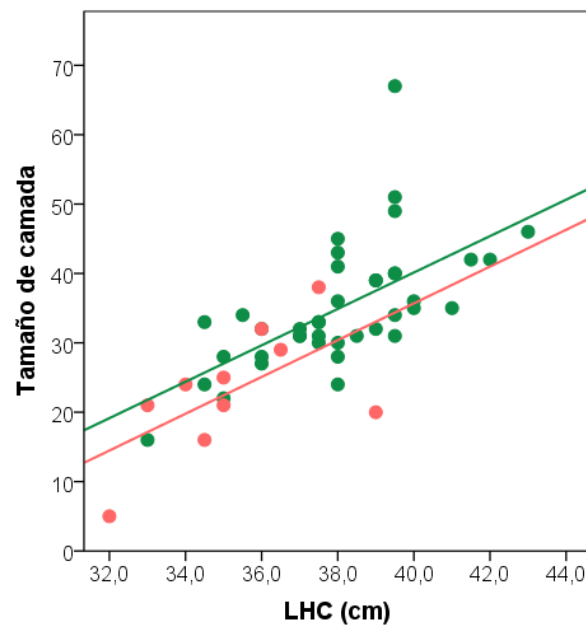


Figura 17. Relación entre largo hocico-cloaca y tamaño de camada (*Tupinambis merianae*: verde; *Tupinambis rufescens*: rojo).

Discusión

El tamaño corporal así como el tamaño de madurez sexual son variables críticas con implicancias directas en las estrategias reproductivas y sistemas de apareamiento (Székely et al., 2000; Cox et al., 2003). Los resultados evidenciaron diferencias entre los sexos en ambos parámetros de historia de vida. Las hembras de *T. meriana* y *T. rufescens* poseen un tamaño de madurez mayor al de los machos. Los machos no solo alcanzan la madurez sexual a menores tamaños sino que también alcanzan mayores tamaños corporales, con lo cual el rango de tamaños de los machos reproductivos es mayor que el rango de las hembras reproductivas. Fitzgerald et al. (1993) también mostraron para *T. rufescens* diferencias en el tamaño de madurez sexual entre sexos, en poblaciones correspondientes a diferentes latitudes y condiciones ambientales a las poblaciones evaluadas en esta Tesis. El tamaño de madurez sexual es un balance de costos y beneficios entre crecimiento y reproducción en Squamata (Bronikowski y Arnold, 1999, Baird, 2008; Cardozo y Chiaraviglio, 2011). La selección natural podría favorecer la madurez sexual a mayores tamaños en las hembras, y de esta forma maximizar el tamaño de camada (Cox et al., 2003; Corl et al., 2010). Por otra parte, en ambas especies, los machos podrían tener menos costos para alcanzar la madurez sexual a menor tamaño, como la acumulación de reservas energéticas para el desarrollo gonadal. Además, la frecuencia de individuos reproductivos es mayor en los machos, lo cual podría manifestar un menor costo de reproducirse en cada ciclo reproductivo con relación a las hembras. Por ejemplo, en especies donde la frecuencia de individuos reproductivos es cercana al 50% podría indicar que las hembras no se reproducen todos los años, incluso manifestar un ciclo bianual (Boretto e Ibarraengoytía, 2009). Diferencias entre sexos en los costos para alcanzar la madurez sexual pueden estar relacionado con el dimorfismo sexual del tamaño corporal (Cox et al., 2003). El dimorfismo sexual desviado hacia los machos puede ser consecuencia de diferentes trayectorias de crecimiento después de la madurez sexual, con menores limitaciones en los machos, mientras que las hembras podrían destinar mayor energía a la reproducción que al crecimiento (Cox et al., 2003; Frýdlová y Frynta, 2010). Además, estas diferencias en los costos de madurez sexual sumada a distintos costos para reproducirse en cada temporada reproductiva pueden imponer presiones selectivas diferenciales afectando la disponibilidad del recurso pareja y el potencial reproductivo.

La frecuencia y ciclo reproductivo pueden estar relacionados con la acumulación de reservas energéticas, especialmente en especies que hibernan (Bull y Shine, 1979; Pough et al., 2001). El ciclo de las estructuras reproductivas presentó un patrón estacional similar entre *T. merianae* y *T. rufescens*. Durante el período de actividad reproductiva se observa una disminución de las reservas energéticas, la cual se asocia al incremento del tamaño gonadal y diferentes eventos reproductivos. Este patrón es similar al de muchas especies de ambientes estacionales (Fitch, 1970; Cruz et al., 1999) y específicamente al propuesto para *Tupinambis rufescens* por Fitzgerald et al. (1993). Desde fines de octubre y durante noviembre se alcanzó el máximo desarrollo testicular. La presencia de esperma en los machos se observó desde mediados de octubre a finales de diciembre. Para las poblaciones estudiadas, los meses comprendidos desde octubre a diciembre corresponden al período reproductivo, dado que durante este lapso ocurre el consumo de las reservas de energía, desarrollo de gónadas y presencia de esperma y hembras con folículos vitelogénicos. Si bien, en ambos sexos se observa una disminución de los cuerpos grasos a lo largo del período reproductivo, es notable destacar la diferencia entre machos y hembras en la cantidad de estas reservas energéticas. En cada mes del período reproductivo, las hembras de *T. merianae* y *T. rufescens* poseen mayor cantidad de cuerpos grasos que los machos. Estos mayores requerimientos de cuerpos grasos indican un mayor costo reproductivo por parte de las hembras. Sumado al mayor tamaño de madurez sexual y la menor frecuencia de individuos reproductivos, se podría considerar a las hembras como el recurso limitante en el contexto reproductivo.

Diferencias entre machos y hembras en la longitud del tronco es una expresión común del dimorfismo sexual en lagartos (Forsman y Shine, 1995; Cox et al., 2003). En lagartos de camada variable, las hembras de mayor tamaño y largo del tronco pueden tener camadas más numerosas (Fitch, 1970; Olsson et al., 2002; Cox et al., 2003). En *T. merianae* se observa dimorfismo en este carácter desviado hacia las hembras y apreciamos una tendencia en *T. rufescens*. En ambas especies observamos que mayores tamaños corporales de las hembras se asocian a mayor tamaño de camada, lo cual aporta a la explicación evolutiva del incremento en el tamaño de las hembras por selección natural basada en la hipótesis de fecundidad. La hipótesis de la selección de fecundidad también permite interpretar la relación entre el tamaño corporal y la frecuencia reproductiva. Las especies que se reproducen con poca frecuencia están bajo mayor presión selectiva para aumentar el tamaño de camada por evento reproductivo, con relación a las especies que se

reproducen con mayor frecuencia (Cox et al., 2003). La frecuencia de hembras reproductivas fue menor que la de los machos. En ambas especies, las hembras de mayor tamaño poseen camadas más grandes, sin embargo las hembras de *T. merianae* alcanzan tamaños superiores, manifestando mayor intensidad de presión sobre este carácter. Sería interesante profundizar sobre diferencias en la frecuencia y costos reproductivos entre las especies. Por otra parte, numerosos autores destacan que la poliandria es un fenómeno más común de lo que se asumía, donde las hembras compiten por acceder a múltiples machos (Clutton Brock, 2009; Pizzari y Wedell, 2013; Kvanerno y Simmons, 2013). Las hembras de *T. merianae* podrían tener mayor tamaño debido a una mayor presión de competencia intrasexual o intensa elección por parte de los machos hacia parejas de mayor tamaño, lo cual conlleva mayor descendencia. Bajo la hipótesis de selección de fecundidad, se podría predecir que el dimorfismo sexual esté desviado hacia las hembras, sin embargo se observó en ambas especies que el dimorfismo en el tamaño corporal está desviado hacia los machos. Existen factores que pueden interactuar con las presiones reproductivas, por ejemplo mayores tamaños pueden implicar mayores requerimientos energéticos, cambios en tasas metabólicas, costos ecológicos, pudiendo limitar el crecimiento o establecer óptimos intermedios del tamaño corporal (Bonnet et al., 2000) y fundamentalmente preferencias de elección de pareja por uno o ambos sexos. Las presiones diferenciales en machos y hembras podrían determinar la variación del dimorfismo sexual entre *T. merianae* y *T. rufescens*. Si el dimorfismo sexual es un balance entre presiones selectivas (Preziosi y Fairbairn, 2000), los resultados obtenidos permiten interpretar que los machos están sujetos a una intensidad mayor de presión de selección sexual sobre el tamaño corporal.

La proporción de sexo adulto se relaciona con la intensidad de presión de selección sexual y se ha relacionado con el dimorfismo sexual corporal en lagartos (Stamps, 1983). Una aproximación más precisa sobre los procesos reproductivos se puede obtener a partir de la proporción de sexos de individuos reproductivos (Kvanerno y Merilaita, 2006; Kvanerno y Simmons, 2013). Ambos parámetros (la proporción de sexos de individuos adultos y la proporción de sexos operativa) manifestaron la misma tendencia de desvío hacia los machos en ambas especies, reflejando que las hembras serían el recurso limitante en el contexto de disponibilidad de parejas. La diferencia en el costo reproductivo entre sexos enunciado anteriormente podría tener consecuencias en la disponibilidad de parejas, lo cual influye en los comportamientos y estrategias para reproducirse. La proporción de

sexos provee información sobre la intensidad de competencia intrasexual (Jehl y Murray, 1986; Cox et al., 2003; Kvanerno y Merilaita, 2006; Kvanerno y Simmons, 2013), siendo mayor en el sexo más abundante, es decir en ambas especies los machos experimentarían mayor presión de selección sexual por competencia intrasexual. A su vez, comparando entre especies, *T. rufescens* experimentaría mayor competencia entre machos con relación a *T. merianae*, ya que la cantidad relativa de machos por hembra es superior en *T. rufescens*. El dimorfismo sexual en el tamaño corporal, desviado hacia los machos, puede tener fundamentos en una mayor intensidad de competencia en los machos. Además, los machos poseen mayor perímetro relativo de la base de la cola que las hembras. En otras especies de lagartos este carácter se relacionó con la acumulación de reservas energéticas y también con funciones en los comportamientos reproductivos. Por ejemplo, en lagartos del género *Heloderma*, machos de con mayor tamaño de la cola obtienen ventajas en los encuentros agonísticos (Beck y Ramírez Bautista, 1991; Gienger y Beck, 2007). Además, hemos observado que en el comportamiento de cópula en *Tupinambis*, la cola tiene un papel funcional, dado que el macho entrelaza la cola de la hembra (Fig. 18). Un mayor diámetro de la cola podría ser una ventaja para acceder a hembras de mayor tamaño como también incrementar el tiempo de transferencia de espermatozoides durante la cópula. Un mayor tamaño corporal y amplitud de rango de tamaños en los machos, podría traer aparejado el desarrollo de morfologías para competir como ornamentos y armamentos, lo cual será tratado en el capítulo siguiente.



Figura 18. Cópulas de *Tupinambis merianae* (izquierda) y de *Tupinambis rufescens* (derecha) Fotografías gentileza de Leonardo Galetto y Agustín Zarco respectivamente.

Intentar discriminar los efectos de las presiones evolutivas sobre la morfología de los sexos es complicado dado que diferentes fuerzas pueden actuar simultáneamente (Bonnet et al., 2000). Por lo tanto, al examinar el patrón de dimorfismo sexual, debemos contemplar que existen múltiples fuerzas, ya sean de selección natural como de selección sexual que actúan en ambos sexos y especies (Clutton-Brock et al., 1982; Preziosi y Fairbairn, 2000). Por otra parte pueden existir correlaciones genéticas entre sexos (Lande, 1980) así como inercia filogenética entre especies. Los resultados muestran un período reproductivo acotado, dimorfismo sexual y la proporción de sexo operativa desviados hacia los machos, indicando que los sistemas de apareamiento de *T. merianae* y *T. rufescens* están condicionado por las hembras como el recurso limitante así como la existencia de mayor competencia entre los machos.

Capítulo 2

DINÁMICA Y DIMORFISMO SEXUAL DEL MÚSCULO PTERIGOIDEO COMO CARÁCTER SEXUAL SECUNDARIO

Los machos de casi todas las clases de animales están probablemente dispuestos a luchar, siendo, como he observado, más fuertes que las hembras, y muchos de ellos, poseen partes destinadas exclusivamente a este fin, como los espolones de los gallos y los cuernos del toro. (Hunter 1837, página 45)

Introducción

La diferenciación entre machos y hembras en morfología, funcionalidad, comportamientos y otros caracteres, ha sido durante mucho tiempo un paradigma para los biólogos evolutivos (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Un aspecto importante a considerar, es el dimorfismo sexual en diferentes partes del cuerpo (Anderson y Vitt, 1990; Herrel et al., 1996; Butler et al., 2000), ya que el tamaño relativo de diferentes partes del cuerpo puede proveer información sobre el tipo de presiones que actúan en cada sexo (Cooper y Vitt, 1989; Braña, 1996; Hews, 1996; Butler y Losos, 2002; Olsson et al., 2002; Kratochvil et al., 2003). La visión tradicional de estructuras dimórficas, como señales estáticas no ha sido explicada por selección sexual en muchos modelos de estudio (Mowles y Ord, 2012). En un contexto reproductivo, estructuras sexualmente dimórficas son el resultado de presiones selectivas intra e intersexuales. Dilucidar los mecanismos que subyacen en la evolución del dimorfismo sexual puede complicarse debido a la variación de las presiones selectivas que actúan en diferentes momentos. En algunas especies, como en *Anolis carolinensis*, la estructura de la papada varía estacionalmente, siendo mayor en la primavera (Irschick et al., 2006). Teniendo en cuenta que la presión selectiva puede variar a lo largo del período de actividad, determinar el dimorfismo sexual a través del tiempo e interpretar a los caracteres dimórficos como dinámicos, es un enfoque novedoso para entender la evolución de los caracteres sexuales

Los caracteres sexuales secundarios han evolucionado mediante procesos de selección sexual, ya sea por elección de pareja, vía competencia intrasexual o combinación de ambas (Berglund et al., 1996). El incremento en el tamaño de la cabeza puede ser importante tanto para interacciones intersexuales (Herrel et al., 1996; Herrel et al., 1999) como intrasexuales (Fitch, 1981; Anderson y Vitt, 1990; Bull y Pamula, 1996). Los músculos de la cabeza de los lagartos cumplen un papel funcional importante en las mordidas, ya sea para determinar el resultado de combates (Vitt y Cooper, 1985; Anderson y Vitt, 1990; Cooper y Vitt, 1993; Lailvaux et al., 2004; Huyghe et al., 2005; Lappin y Husak, 2005; Husak et al., 2006) o para la sujeción de la hembra durante la cópula (Herrel et al., 1996; Herrel, 1999). La fuerza de mordida está correlacionada con el tamaño de la cabeza y del cuerpo en varias especies de lagartos (Anderson et al., 2008). Gran parte del tamaño de la cabeza de lagartos *Tupinambis* es atribuida al tamaño de los músculos aductores de la mandíbula (Rieppel, 1980) y entre ellos el músculo pterigoideo (Mc Brayer y White, 2002). La expresión de los caracteres sexuales suelen depender de la condición de los individuos. Por ejemplo, algunos caracteres sexuales secundarios se desarrollan en la madurez sexual, generalmente mejorando la expresión del carácter (Møller, 1996). Es probable que caracteres que se incrementan en tamaño relativo con la madurez sexual sean necesarios para el éxito reproductivo (Hendry y Berg, 1999). Es más, caracteres sexuales secundarios pueden indicar la condición o potencial reproductivo de los individuos (Lailvaux e Irschick, 2006). Seleccionando machos que posean ornamentos sexuales más desarrollados, las hembras podrían beneficiarse de esa elección, maximizando las chances de aparearse con machos fértiles de buena calidad espermática (Sheldon, 1994; Malo et al., 2005).

La competencia entre los machos por las oportunidades de apareamiento ha sido reconocida como una potente presión de selección que modela la evolución de los caracteres sexuales secundarios (Simmons y Emlen, 2006). La intensidad de competencia puede diferir en especies con diferentes proporción de sexo de individuos calificados para aparearse (Ahnesjö et al., 2001; de Jong et al., 2009; Kvarnemo y Simmons, 2013) y tener consecuencias en la selección sexual (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996). En el primer capítulo se mostró que *T. rufescens* presenta una proporción de sexos desviada hacia los machos mayor que en *T. merianae*. Por otra parte, *T. rufescens* presentó mayor dimorfismo sexual en el tamaño corporal desviado hacia los machos, mientras que en *T. merianae* la

diferencia entre los tamaños corporales de machos y hembras es menor. La variación interespecífica en los tamaños corporales de los sexos puede proveer información adicional para interpretar la variación de los caracteres sexuales secundarios. Por ello, interpretar la relación entre el dimorfismo sexual en el tamaño corporal, la proporción de sexo operativa y el músculo de la mandíbula entre especies relacionadas, puede contribuir al entendimiento de las presiones selectivas que actúan sobre caracteres sexuales.

Interpretar las causas próximas que conducen a la diferenciación morfológica entre y dentro de cada sexo es crucial para dilucidar las presiones evolutivas actuando en cada sexo y especie (Kaliontzopoulou et al., 2008). En consecuencia, *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* proveen un buen modelo para estudiar la evolución de caracteres sexuales secundarios en los machos porque la intensidad de competencia intrasexual varía entre especies y sus comportamientos reproductivos están limitados a un período acotado dentro de la estación cálida.

En este capítulo se estudió el músculo pterigoideo en *T. merianae* y *T. rufescens* en el contexto de la selección sexual. Para lo cual se establecieron los siguientes objetivos específicos:

- Determinar el dimorfismo sexual del músculo pterigoideo en individuos maduros e inmaduros.
- Examinar la variación intrasexual, en relación con el tamaño corporal y variación temporal.
- Evaluar diferencias en el músculo pterigoideo en relación con la condición reproductiva de los machos y concentración espermática.
- Relacionar el músculo pterigoideo con patrones de dimorfismo sexual y proporción de sexos entre las especies.

Metodología específica

Se diseccionó el músculo pterigoideo externo de ambos lado de cabeza de los individuos (Fig. 19), y se pesó con balanza digital (precisión 0,01g). La relación entre el peso del músculo del lado derecho e izquierdo fue positiva y el nivel de correlación de 0,99, lo que indica que se logró identificar y diseccionar la capa muscular de manera uniforme.

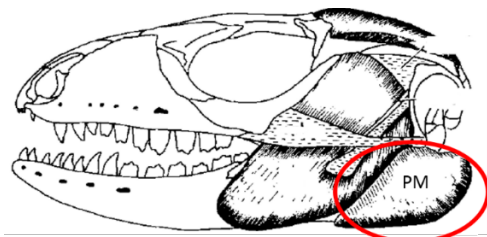


Figura 19. Músculo pterigoideo (PM) en *Tupinambis*.

Análisis de datos

Se realizaron análisis de la covarianza (ANCOVA) utilizando el peso corporal como covariable para evaluar cambios morfológicos, independientemente de la variación en el tamaño corporal. El peso muscular (PM), peso corporal (PC) y peso de ambos testículos (PT) fueron transformados mediante la función Log_{10} . Se comparó el PM entre sexos y especies usando ANCOVA con PC como covariable. Se relacionó PM y PC mediante regresión lineal y se evaluó la diferencia de pendiente entre sexos y especies evaluando el término de la interacción entre el tratamiento y la covariable. También se evaluó el cambio temporal del PM usando ANCOVA, utilizando los meses como factor y PC como covariable. Se comparó el PM y PT entre machos sexualmente activos (aquellos que presentaron espermatozoides en sus conductos deferentes) y machos maduros en la temporada reproductiva pero sin espermatozoides en sus deferentes. La variación relativa entre sexos se comparó a través de coeficientes de variabilidad (CV). Se usó el test de Levene para examinar si la variabilidad difirió entre meses. Se relacionó el PM con la concentración espermática mediante regresión lineal. Para graficar el tamaño relativo de PM se elaboró índice de peso del músculo pterigoideo (IM), que indica el porcentaje del peso total del individuo representado por los músculos (Peso músculos pterigoideos / (Peso corporal – Peso músculos pterigoideos)) x 100. En los análisis el nivel de significancia que se utilizó fue de $P = 0,05$.

Resultados

Se observó en los machos maduros de *T. merianae* y *T. rufescens*, mayor peso del músculo pterigoideo respecto a las hembras maduras (Tabla 4). En los individuos inmaduros, fue similar PM entre los sexos (Tabla 4). Entre los individuos maduros, el PM de los machos de *T. rufescens* fue mayor al de *T. merianae* (ANCOVA: efecto especie $F_{1,449} = 5,952$, $P = 0,0153$), mientras que en las hembras maduras no difirieron entre especies (ANCOVA: efecto especie, $F_{1,292} = 0,117$, $P = 0,7320$). La variabilidad del músculo pterigoideo fue mayor en los machos que en las hembras. Se observó una relación positiva entre PM y PC tanto en machos como en hembras maduras de ambas especies (Fig. 20) (*T. merianae* machos: $F_{1,363} = 1799,12$, $r = 0,83$, pendiente = 1,86; $P < 0,001$; *T. merianae* hembras: $F_{1,274} = 676,03$, $r = 0,71$, pendiente = 1,06; $P < 0,0001$; *T. rufescens* machos: $F_{1,85} = 409,13$, $r = 0,83$, pendiente = 1,95; $P < 0,0001$; *T. rufescens* hembras: $F_{1,17} = 15,73$, $r = 0,45$, pendiente = 0,90; $P < 0,001$), siendo la pendiente de la relación diferente entre sexos (Tabla 4). La pendiente en cada sexo fue similar entre especies (ANCOVA: Machos: efecto interacción $F_{1,448} = 0,690$, $P = 0,407$; Hembras: efecto interacción $F_{1,291} = 0,694$, $P = 0,406$).

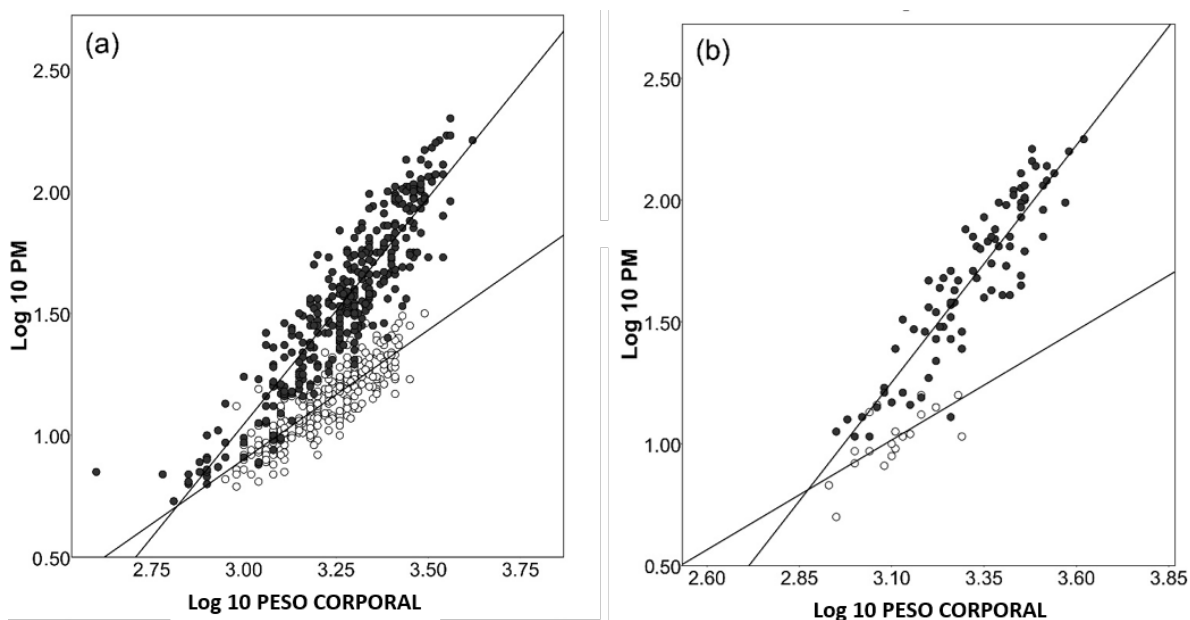


Figura 20. Relación entre peso del músculo pterigoideo y peso corporal por sexo (machos: círculos oscuro; hembras: círculos claros) y especie (*Tupinambis merianae*: a; *Tupinambis rufescens*: b).

Observamos diferencias en los CV del PM entre sexos en ambas especies, siendo aproximadamente el doble en los machos (CV *T. merianae* machos maduros: 73,68; CV *T. merianae* hembras maduras: 34,19; CV *T. rufescens* machos maduros: 65,06; CV *T. rufescens* hembras maduras: 26,66). La variabilidad del PM entre meses difirió en machos de *T. merianae*, y en los machos de *T. rufescens* se observó una tendencia, aunque no fue estadísticamente significativa (Test de Levene: *T. merianae*: $F_{5,359} = 3,572$, $P = 0,004$; *T. rufescens*: $F_{5,81} = 2,213$, $P = 0,061$). En hembras, la varianza fue homogénea entre meses (Test de Levene: *T. merianae*: $F_{5,270} = 0,394$, $P = 0,853$; *T. rufescens*: $F_{4,14} = 2,625$, $P = 0,080$). El peso del músculo pterigoideo varió entre meses en machos maduros (ANCOVA: *T. merianae*: efecto meses, $F_{5,353} = 4,279$; $P < 0,0001$; *T. rufescens*: efecto meses, $F_{5,80} = 2,746$; $P = 0,024$) (Fig. 21). El mayor desarrollo del PM se observó en machos de *T. merianae* en los meses de noviembre y diciembre y en machos de *T. rufescens* fue en el mes de noviembre.

Tabla 4. Valores promedios del peso de músculo pterigoideo (PM) y resultados de ANCOVA para Log_{10} PM con sexo como efecto y Log_{10} PC como covariable para individuos inmaduros y maduros de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

Especie	Madurez sexual	Sexo	N	Media PM (g)±E.E	Sexo (F)	Log_{10} PC (F)	Interacción (F)	R ²
<i>Tupinambis merianae</i>	Inmaduros	Machos	9	6,07±1,52	0,11	53,67***	---	0,722
		Hembras	12	5,16±0,45				
	Maduros	Machos	365	46,09±1,77	100,68***	1772,44**	132,73***	0,886
		Hembras	276	14,43±0,30		*		
<i>Tupinambis rufescens</i>	Inmaduros	Machos	4	5,16±1,10	2,51	46,19***	---	0,841
		Hembras	7	6,26±0,56				
	Maduros	Machos	87	62,43±4,26	9,04**	79,12***	10,68**	0,891
		Hembras	19	10,88±0,65				

$P < 0,001$ ***; $P < 0,01$ **; $P < 0,05$ *

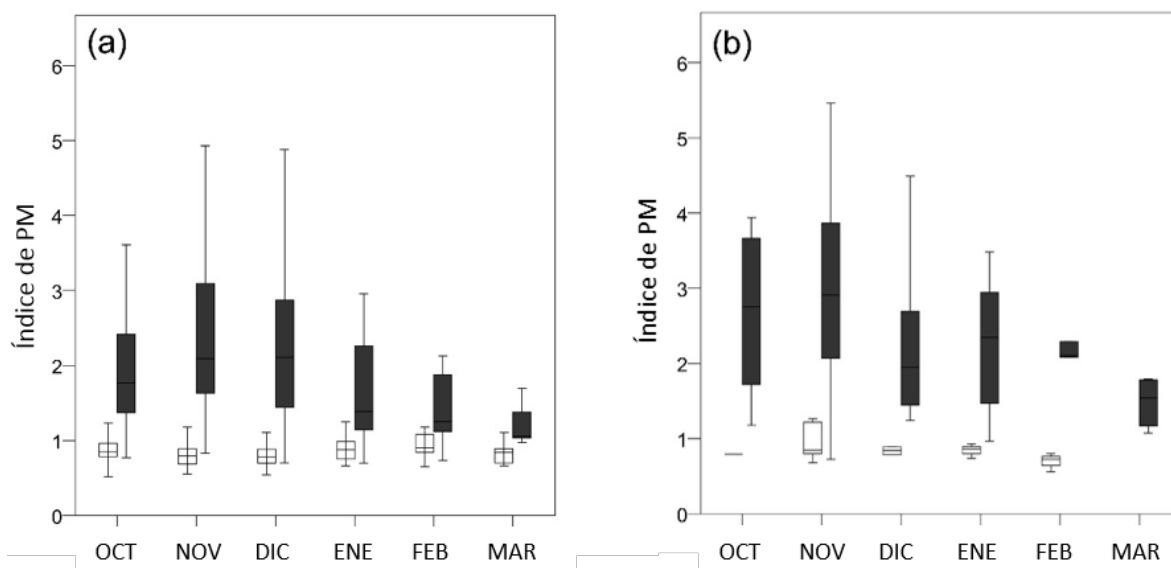


Figura 21. Variación estacional de músculo pterigoideo por sexo (machos: oscuro; hembras: claros) en cada especie (*Tupinambis merianae*: a; *Tupinambis rufescens*: b).

Durante el período reproductivo, y de presencia de esperma (octubre a diciembre), los machos sexualmente activos mostraron mayores PM y PT que los machos maduros sin esperma (Tabla 5). Los machos sexualmente activos de *T. merianae* y *T. rufescens* no mostraron diferencias en PM y PT (ANCOVA: PM: $F_{1,148} = 3,347$; $P = 0,0697$; PT: $F_{1,146} = 3,582$; $P = 0,060$). El músculo pterigoideo se relacionó positivamente con PT en los machos sexualmente activos (Tabla 6), siendo la pendiente de la relación PM y PT similar entre especies (ANCOVA: efecto interacción $F_{1,146} = 1,825$, $P = 0,176$). No se observó relación entre el tamaño relativo del músculo pterigoideo de los machos con la concentración espermática en ninguna de las especies (Regresión lineal: *T. merianae*: $F_{1,86} = 1,83$, $P = 0,145$; *T. rufescens*: $F_{1,35} = 0,015$, $P = 0,904$).

Tabla 5. Valores promedio de músculo pterigoideo (PM) y peso testicular (PT) de machos maduros sexualmente activos (presencia de esperma) y machos maduros en el período reproductivo pero sin espermatozoides en conducto deferente.

		Machos sexualmente activos	Machos maduros sin esperma	Efecto de la condición reproductiva (F)	Log PC (F) covariable
<i>T. merianae</i>	Log₁₀ PM (g.l. = 1,194)	1,64±0,03 (N= 103)	1,44±0,03 (N= 94)	76,774 ***	1157,527 ***
	Log₁₀ PT (g.l. = 1,195)	0,69±0,03 (N= 102)	0,48±0,04 (N= 96)	23,756 ***	83,218 ***
<i>T. rufescens</i>	Log₁₀ PM (g.l. = 1,56)	1,80±0,04 (N= 45)	1,55±0,07 (N= 14)	17,851 ***	351,561 ***
	Log₁₀ PT (g.l. = 1,54)	0,82±0,05 (N= 44)	0,42±0,10 (N= 13)	4,006 *	23,302 ***

$P < 0,001$ ***; $P < 0,01$ **; $P < 0,05$ *

Tabla 6. Regresión lineal entre Log₁₀-PT y Log₁₀-PM en machos sexualmente activos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens*.

	<i>N</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	<i>Pendiente</i>	<i>a</i>
Log ₁₀ PT <i>Tupinambis merianae</i>	103	0,27	0,0001	0,57	1,24
Log ₁₀ PT <i>Tupinambis rufescens</i>	45	0,46	0,0001	0,79	1,12

Discusión

Machos y hembras de *Tupinambis* están sujetos a diferentes presiones selectivas sexuales o diferentes intensidades de selección sobre el músculo pterigoideo, porque el músculo es sexualmente monomórfico en individuos inmaduros y sexualmente dimórfico a partir de la madurez sexual. Los machos de ambas especies poseen mayor tamaño muscular que las hembras. El dimorfismo sexual observado en este carácter se debe al incremento muscular de los machos sexualmente activos. Los resultados obtenidos indican una notable variación temporal, donde el incremento estacional del músculo se observa durante el período reproductivo. Los resultados proveen evidencias sobre la función del músculo pterigoideo como carácter sexual secundario, siendo el patrón similar en *T. merianae* y *T. rufescens*.

Se han propuesto hipótesis sobre cómo la selección sexual modela la evolución de alometría positiva en caracteres sexuales (Petrie, 1992; Kodric-Brown et al., 2006). En ambas especies, existen diferencias entre sexos de la relación del músculo pterigoideo y el tamaño corporal. En hembras la relación es isométrica mientras que en los machos el tamaño muscular se incrementa más que el incremento proporcional debido al tamaño corporal. Muchos trabajos han mostrado una relación directa entre el tamaño relativo de la cabeza y la habilidad para competir en encuentros agonísticos entre machos (Molina-Borja et al., 1998; Herrel et al., 2001; Gvozdik y Van Damme, 2003). Además, durante las interacciones intersexuales, tanto en el cortejo como en la cópula, los machos podrían beneficiarse con el incremento del tamaño muscular, dado que podrían generar una mayor fuerza de mordida, mejorando la sujeción de las hembras durante la cópula (Fig. 22).

Pocos estudios han examinado cambios estacionales del dimorfismo sexual o interpretado los caracteres sexuales como dinámicos en relación con las presiones selectivas. Los lagartos del género *Anolis*, poseen papadas grandes, y asociadas a la fuerza de mordida, presentándose como un beneficio en sistemas poligínicos (Vanhooydonck et al., 2005a, 2005b). Irschik et al. (2006) indican que si bien el tamaño y forma de la cabeza se mantiene constante a través de las temporadas, la papada y fuerza de mordida cambian. En *Tupinambis*, se observa que la variabilidad del músculo pterigoideo está asociada al patrón reproductivo en machos. De acuerdo con Møller (1996), los machos pueden reducir

el costo de mantención de los caracteres sexuales secundarios disminuyendo su expresión cuando no son necesarios. Basados en los resultados de la presente Tesis, se destaca la importancia de considerar a los caracteres sexuales secundarios como caracteres dinámicos dado que a selección no solo actúa sobre el tamaño de la estructura sino también ajustando el período de su expresión.

Las señales son comportamientos o morfologías que influyen sobre otros individuos (Henningsen y Irschick, 2012), de modo que determinar las señales es importante en contexto reproductivo, sin embargo explorar qué información se trasmite es un desafío mayor. Por ejemplo en machos de algunas especies de *Anolis*, el tamaño de la papada se correlaciona positivamente con la fuerza de mordida, sugiriendo que es una señal honesta (Vanhooydonck et al., 2005b; Irschick et al., 2006). Los machos sexualmente activos de *Tupinambis* poseen mayores músculos pterigoideos que los machos maduros sin esperma, independientemente de sus tamaños corporales. Es más, los machos sexualmente activos que poseen mayor tamaño muscular también los de mayor tamaño testicular. Las hormonas sexuales tienen efecto en la estimulación o inhibición del desarrollo de las gónadas e interactúan con numerosos tejidos y estructuras. Fluctuaciones estacionales en los niveles de hormonas, por ejemplo de la testosterona, es común en animales de clima templado (Moore, 1988; Tokarz et al., 1998) y puede ser un mecanismo próximo de los cambios estacionales de los músculos y sus propiedades (Irschick y Lailvaux, 2006). En muchos lagartos, el incremento de los niveles de testosterona incrementan la actividad territorial, agresión y resistencia (Marler y Moore, 1988; DeNardo y Sinervo, 1994; John-Alder et al., 1996; Klukowski et al., 2004; Cox et al., 2009a), pudiendo también incrementar la fuerza de mordida (Husak et al., 2007; Cox et al., 2009b). Por otra parte, Huyghe et al. (2010) muestran en lagartos *Gallotia galloti* que un incremento en la testosterona provocó un incremento en los músculos de la mandíbula, sin afectar la fuerza de mordida. Debido a que estos músculos están situados a los costados de la cabeza, es importante destacar que por su posición podrían funcionar como señales en la comunicación visual (Herrel et al., 1999). Considerando que no se observó relación con la concentración espermática no se puede considerar al músculo como señal de calidad espermática, aunque se debería indagar sobre otros parámetros espermáticos tales como la velocidad de los espermatozoides (Olsson et al., 2004; Malo et al., 2005). Por otra parte sería de interés indagar también los comportamientos y caracteres utilizados en la elección de pareja por parte de las hembras.

Desvíos en la proporción de sexo operativa generalmente conducen a mayor intensidad de selección sexual por competencia en el sexo más abundante (Clutton-Brock y Vincent, 1991; Kvarnemo y Merilaita, 2006). Como se enunció en el capítulo 1, en *T. rufescens* la proporción de sexo operativa está desviada hacia los machos en mayor magnitud que en *T. merianae*, por consiguiente de esta mayor competencia intrasexual se podría predecir un mayor incremento del tamaño muscular en los machos sexualmente activos de *T. rufescens*. Sin embargo, no se observaron diferencias en el tamaño del músculo pterigoideo entre machos sexualmente activos de ambas especies. Probablemente porque los caracteres sexuales no están solamente influidos por la proporción de sexos, sino también por diferencias en el tamaño corporal. *Tupinambis merianae*, tiene menor dimorfismo en el tamaño corporal, y esto genera mayor presión intersexual, porque los machos necesitarían mayor fuerza para las interacciones entre sexos, como la sujeción de las hembras durante la cópula. *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* difieren en la proporción de sexo operativa y en el dimorfismo sexual del tamaño corporal, a pesar de esto exhiben similar patrón de dimorfismo sexual del músculo pterigoideo (dimórfico y estacional). Si bien esto puede deberse a que el músculo sea un carácter conservado en especies cercanas filogenéticamente, en *T. merianae*, el músculo podría estar influenciado y mantenido principalmente por presiones de selección intersexual, mientras que en *T. rufescens* el mismo carácter podría estar influido principalmente por presión competitiva intrasexual. Para concluir, los resultados muestran que existe una correlación positiva entre el tamaño del músculo pterigoideo y el tamaño testicular, además se asocia con la presencia de esperma, sugiriendo al músculo pterigoideo de *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* como señal honesta de la condición reproductiva de los machos.



Figura 22. Macho de *Tupinambis rufescens* sujetando a hembra para copular. Fotografía gentileza de Gabriela Cardozo.

Capítulo 3

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES DE ALOPATRÍA Y SIMPATRÍA

Introducción

Las estrategias reproductivas no son fijas, existe variabilidad que puede depender del propio individuo, de sus competidores y de las interacciones sociales (Calsbeek et al., 2002; Oliveira et al., 2008; Bergmuller y Taborsky, 2010). Las variaciones en el tamaño corporal, en caracteres sexuales secundarios e inversión gonadal en Squamata se han relacionado con diferencias en el modo de conseguir mayor éxito reproductivo (Shine, 2003; Dial et al., 2008; Tood, 2008). Estas variaciones pueden deberse a diferentes contextos competitivos que generan presiones tanto intraespecíficas como interespecíficas (Carretero et al., 2006; Kaliontzopoulou et al., 2007). La frontera de los rangos de distribución de las especies refleja zonas interesantes de interacción, generando zonas de contacto o zonas de simpatría (Schaefer et al., 2011). Cuando dos especies ecológicamente similares coinciden en tiempo y espacio, compiten por explotación directa de los recursos (Webb et al., 2003; Langkilde y Shine, 2007) o por interacciones reproductivas, que pueden generar presiones selectivas en miembros de una o de ambas especies (Grether et al., 2009). Interacciones intra e interespecíficas pueden presentarse como una combinación de presiones selectivas (Slatkin, 1980; Adams, 2004, Peiman y Robinson, 2007) y proveen un escenario ideal para estudiar los procesos reproductivos (Fig. 23).

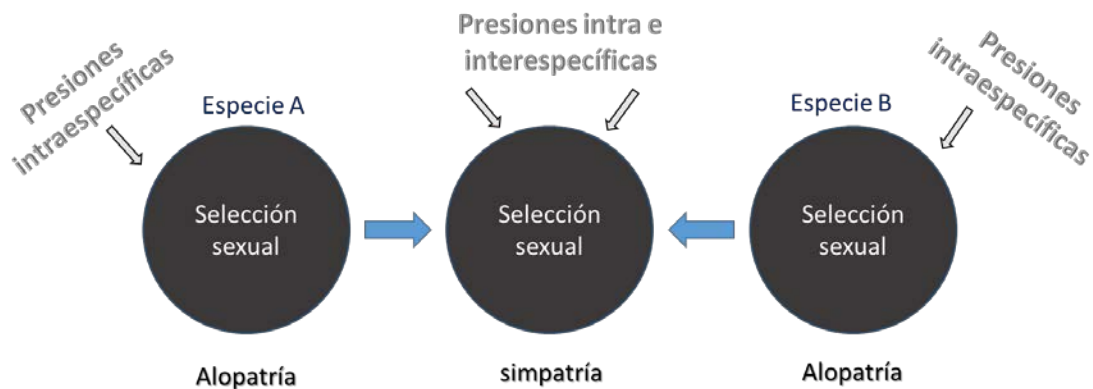


Figura 23. Diseño de trabajo, contextos sociales y presiones de selección.

Estudios evolutivos permiten entender cómo y por qué las interacciones sociales generan tácticas reproductivas alternativas (Gross, 1996; Zamudio y Sinervo, 2003). El contexto social es un factor crucial en el modelado de los caracteres reproductivos (Brockmann y Taborsky, 2008; Kvanerno y Simmons, 2013). En el capítulo 1 de la presente Tesis se mostró que la competencia en *T. rufescens* es mayor que en *T. merianae*, interpretada a partir de la proporción de sexos (Kvanerno y Simmons, 2013). La proporción de sexos, es un parámetro que también puede variar entre poblaciones (de Jong et al., 2009) y podría ser influenciada por la presencia de especies relacionadas cuando compiten por los mismos recursos (Hochkirch et al., 2007). A escala de paisaje, las poblaciones en estudio de *T. merianae* y *T. rufescens* en la zona de simpatría, realizan un uso similar del hábitat (Cardozo et al., 2012). Además, se ha observado, en vida silvestre, interacción agonística interespecífica entre machos de estas dos especies en contexto de cortejo y cópula (Fig. 24). Sumado a esto, la presencia de híbridos fértiles (Cabaña et al., 2013) indica la existencia de interacciones reproductivas interespecíficas en la zonas de simpatría (Grether et al., 2009). Los híbridos encontrados manifiestan que tanto machos de *T. merianae* como de *T. rufescens* pueden acceder a copular hembras heteroespecíficas, es decir la hibridación es recíproca (Cabaña et al., 2013). El rol de la hibridación no solo es destacado en las teorías evolutivas de especiación, sino que actualmente amplió el campo de estudios de los procesos de selección sexual (Abbott et al., 2013; Svensson, 2013). La apreciación de la pareja heteroespecífica como recurso, puede ser explicada por beneficios diferenciales de lograr la descendencia, más que por los costos de una camada de híbridos (Svensson, 2013).

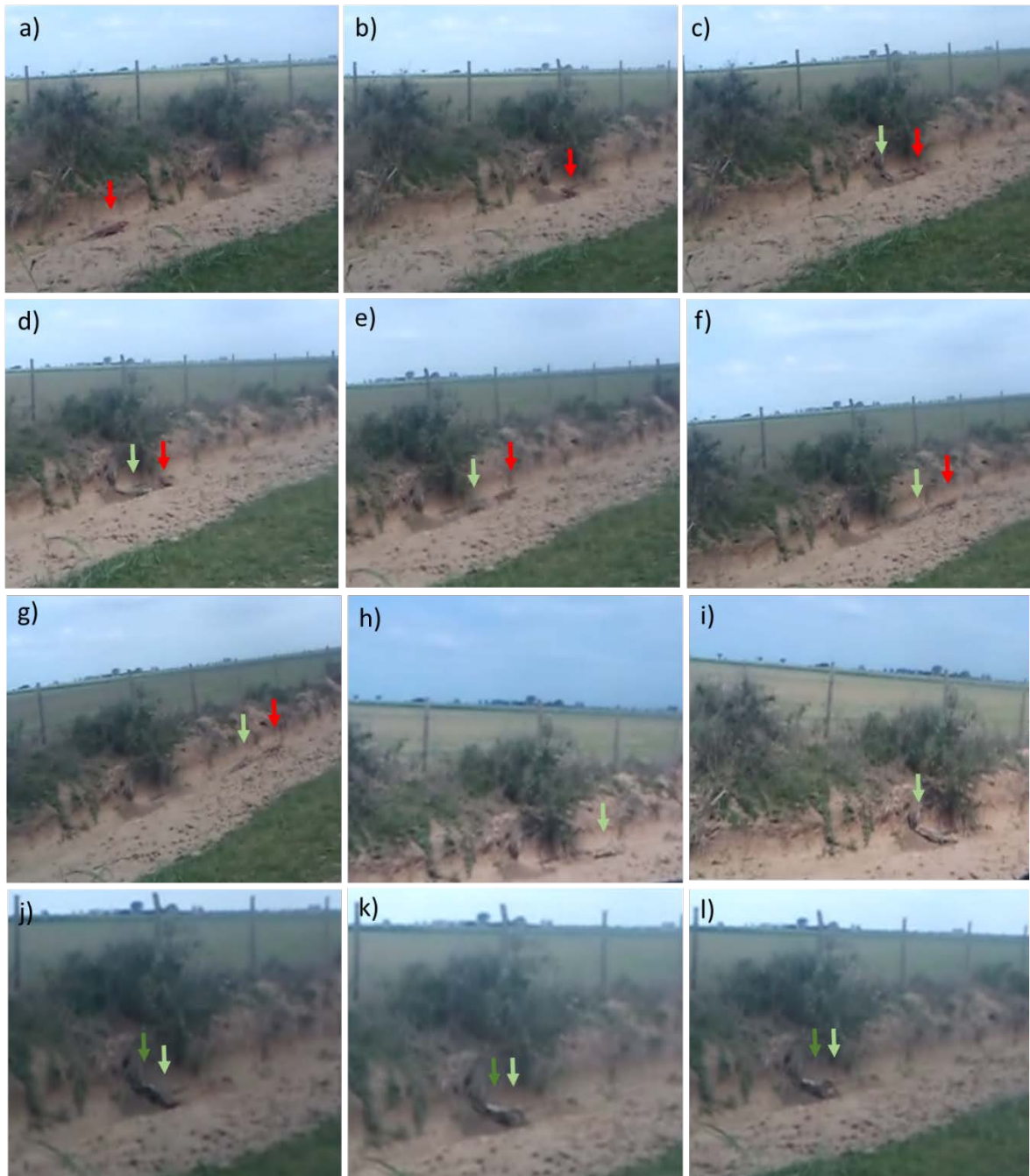


Figura 24. Secuencia de fotografías de interacción agonística interespecífica y cópula intraespecífica de *Tupinambis merianae*. Coordenadas: 31°04,5'S y 63°10'O. Fecha: 29/10/2012; Hora: 15:45 a 17:00; Temperatura ambiente: 33.5°C a 35°C. Flecha roja: macho de *T. rufescens*; Flecha verde claro: macho de *T. merianae*; Flecha verde oscura: hembra de *T. merianae*. Secuencia a y b: llegada de macho de *T. rufescens* a cueva donde se encontraba una pareja de *T. merianae* que previamente había copulado; c, d, f, g: corrida de macho de *T. merianae* a macho de *T. rufescens* y pelea; h, i: regreso de macho de *T. merianae*; j: macho de *T. merianae* muerde dorso de la hembra y la arrastra hacia afuera de la cueva; k, l: cópula de *T. merianae*.

El dimorfismo corporal y de estructuras particulares a escala poblacional puede ser reflejo de procesos diferenciales en los sexos en diferentes contextos sociales de alopatria y simpatria (Cox y John-Alder, 2007; Corl et al., 2010; Kaliontzopoulou et al., 2012). De acuerdo con Corl et al. (2010), variaciones en las estrategias reproductivas están asociadas con la diversificación fenotípica. En lagartos, caracteres tales como perímetro abdominal y perímetro de cola son variables fenotípicas de interés, ya que intervienen en el almacenamiento de reservas energéticas para la reproducción y en comportamientos de cortejo, cópula y encuentros agonísticos (Gienger y Beck, 2007; Vitt y Caldwell, 2009). En el capítulo 1 se mostró que existen presiones diferenciales sobre estos caracteres entre sexos en ambas especies. Por otra parte, como se presentó en el capítulo 2, los machos de *T. merrianae* y *T. rufescens* poseen mayor desarrollo del músculo pterigoideo, el cual fue determinado como carácter sexual secundario. En especies filogenéticamente próximas que usan el mismo carácter sexual secundario, los individuos en simpatria podrían experimentar un proceso denominado reforzamiento, creando una potencial divergencia de selección sexual entre poblaciones alopátricas y simpátricas (Higgie y Blows, 2008). En especies donde existe hibridación es interesante indagar como actúan los procesos de selección sobre los caracteres sexuales secundarios (Svensson, 2013). El proceso de reforzamiento sobre caracteres sexuales secundarios es un mecanismo en contra de la hibridación entre taxa relacionados, como resultado del aislamiento pre-reproductivo (Dobzhansky, 1951; Servedio y Noor, 2003; Servedio, 2004).

El desarrollo testicular de los machos podría estar influenciado por factores externos al tamaño y la condición del cuerpo (DeNardo y Autumn, 2001), tales como la competencia entre los machos, y la presencia de especies emparentadas (Carretero et al., 2006). Un incremento en la competencia entre machos puede favorecer que los individuos destinen más energía a la producción de esperma (Simmons y Emlen, 2006). El eyaculado de los machos representa un costo para los mismos (Dewsbury, 1982, Olsson et al., 1997; Hayward y Gilloly, 2011) y puede ser un indicador del potencial reproductivo (Malo et al., 2005). Estudios en especies donde los machos asumen tácticas reproductivas alternativas sugieren un balance entre la inversión en tamaño testicular y la inversión en otros caracteres involucrados en la competencia para acceder a la pareja (Kvanerno y Simmons, 2013).

En este capítulo se evalúan las variaciones intra e interespecíficas de los caracteres sexuales, para dilucidar las estrategias reproductivas en diferentes contextos sociales.

Objetivos específicos

- Determinar el dimorfismo sexual del tamaño corporal y la proporción de sexos de las poblaciones en diferentes contextos sociales.
- Comparar los caracteres morfológicos de los machos (LHC, PC, perímetro abdominal y de cola) de cada especie en diferentes contextos sociales.
- Comparar el carácter sexual secundario, el tamaño testicular y la concentración espermática de cada especie en diferentes contextos sociales.
- Comparar los caracteres morfológicos y sexuales entre las especies en simpatria.
- Relacionar la inversión en gónada e inversión en músculo pterigoideo en las diferentes poblaciones de distintos contextos sociales.

Metodología específica

Los individuos utilizados para este capítulo provienen de poblaciones de diferentes contextos sociales descritas en la metodología general: una zona de simpatría y dos zonas de alopatría (una para cada especie), todas dentro de áreas geográficamente cercanas con relación a la distribución de la especie. Los tres sitios de estudios están separados por una distancia máxima de 100 km, y expuestos a similares condiciones climáticas. Se analizaron 112 individuos maduros de *Tupinambis merianae* en la zona de alopatría, 37 individuos maduros de *T. rufescens* de la zona de alopatría. Finalmente, en la zona de simpatría se estudiaron 25 individuos maduros de *T. merianae* y 21 individuos maduros de *T. rufescens*. Se determinó la especie de acuerdo a su fenotipo. Se utilizaron datos provenientes de una misma temporada de actividad (octubre 2011 a marzo 2012).

Análisis de datos

En este capítulo la disponibilidad del recurso apareamiento se evaluó a partir de la proporción de sexos de individuos maduros en la temporada reproductiva ya que se contaba con un menor número de individuos a escala poblacional. Se observó en el capítulo 1 que el desvío de la proporción de individuos maduros entre especies manifiesta la misma tendencia que el desvío en la proporción de sexos operativa. Este parámetro permite comparar entre poblaciones la intensidad de competencia sexual. Se calculó la proporción de sexo poblacional intraespecífica y por otra parte, se calculó la proporción de machos y hembras de ambas especies en la zona de simpatría, a fin de obtener una medida de la disponibilidad de recurso pareja, interpretando los machos de ambas especies compiten por las hembras de ambas especies. Las frecuencias se compararon mediante tablas de contingencia y Test Chi Cuadrado. Los caracteres morfológicos de los machos se analizaron en los machos maduros de la temporada reproductiva y los caracteres sexuales en maduros de la temporada reproductiva y sexualmente activos. Los parámetros se compararon entre contextos sociales por especie y entre especies de la zona de simpatría mediante ANOVA y ANCOVA. Para interpretar la inversión en músculo pterigoideo se calcularon los residuales de la regresión lineal del peso muscular (Log_{10} PM) y el peso corporal (Log_{10} PC) para cada población. Para la inversión en testículo se calcularon los residuales de la regresión lineal del peso testicular (Log_{10} PT) y el peso corporal (Log_{10}

PC). Mediante regresión lineal se relacionó la inversión en testículo y músculo pterigoideo en cada población y se compararon las pendientes mediante la evaluación del efecto de la interacción de ANCOVA. Para graficar el tamaño relativo de PM se utilizó el índice de músculo pterigoideo (IM) y el índice gonadosomático para el tamaño testicular relativo $IGS = (\text{Peso testículos} / \text{Peso corporal}) \times 100$.

Resultados

Tupinambis rufescens presentó mayor dimorfismo sexual en el tamaño corporal que *T. merianae* en ambos contextos sociales, alopatría y simpatría. El índice de dimorfismo (SSD) fue para *T. rufescens* en alopatría -0,22 (ANOVA LHC, $F_{1,35} = 23,182$; $P < 0,001$) y -0,11 en simpatría (ANOVA LHC, $F_{1,19} = 4,271$; $P = 0,053$). Para *T. merianae* el índice de dimorfismo sexual (SSD) en alopatría fue -0,04 (ANOVA LHC, $F_{1,109} = 7,243$; $P = 0,008$) y -0,06 en simpatría (ANOVA LHC, $F_{1,23} = 6,462$; $P = 0,018$).

La proporción de sexo de individuos maduros (M:H) para *T. rufescens* en alopatría fue 6,75: 1 (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 19,13$; g.l. = 1; $P < 0,001$) y en simpatría 2,50: 1 (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 3,98$; g.l. = 1; $P = 0,045$). Para *T. merianae* en alopatría fue 1,59: 1 (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 4,39$; g.l. = 1; $P = 0,036$) y en simpatría 1,55: 1 (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 1,10$; g.l. = 1; $P = 0,295$). Si se consideran conjuntamente machos y hembras maduros de ambas especies en la zona de simpatría durante la temporada reproductiva, la proporción de sexos fue 1,93: 1 (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 4,53$; g.l. = 1; $P = 0,033$).

En *T. merianae*, el LHC fue mayor para machos en simpatría mientras que en *T. rufescens* el LHC no varió entre contextos sociales (Tabla 7). El resto de los caracteres morfológicos (peso corporal, perímetro abdominal y perímetro de cola) no difirieron entre machos de diferentes contextos sociales en *T. merianae* y *T. rufescens* (Tabla 7).

Tabla 7. Valores descriptivos y variabilidad de caracteres morfológicos de machos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* (Media del carácter \pm desvío estándar; N; CV) y ANOVA de largo hocico-cloaca (LHC) entre contextos sociales y ANCOVA entre contextos sociales con LHC como covariable. Los análisis estadísticos se realizaron con las variables transformadas Log_{10} . Se presentan arriba los valores F y P para el efecto del contexto social y abajo para el efecto de la covariable.

Carácter	Machos alopatria	Machos simpatria	F	P
<i>Tupinambis merianae</i>				
LHC (cm)	38,86 \pm 3,17 N=51 8,17	42,46 \pm 2,93 N=14 6,89	14,589	0,001
Peso corporal (g)	1961 \pm 544 N=49 27,73	2539 \pm 608 N=14 23,94	0,042 248,077	0,839 0,001
Perímetro abdominal (cm)	24,42 \pm 3,24 N=49 13,29	26,07 \pm 4,10 N=14 15,74	1,667 59,258	0,202 0,001
Perímetro base de cola (cm)	16,06 \pm 1,56 N=49 9,69	17,38 \pm 1,21 N=13 6,96	0,032 114,177	0,860 0,001
<i>Tupinambis rufescens</i>				
LHC (cm)	41,42 \pm 3,47 N=27 8,39	40,17 \pm 4,30 N=15 10,72	1,067	0,308
Peso corporal (g)	2388 \pm 756 N=25 31,66	2243 \pm 728 N=15 32,45	0,183 136,492	0,671 0,001
Perímetro abdominal (cm)	26,06 \pm 4,02 N=25 15,41	25,87 \pm 3,28 N=15 12,66	0,744 59,408	0,394 0,001
Perímetro base de cola (cm)	17,20 \pm 1,97 N=25 11,42	16,83 \pm 2,09 N=15 12,43	0,137 93,080	0,713 0,001

El tamaño relativo del músculo pterigoideo de los machos fue mayor en alopatria que en simpatria para *T. rufescens* (*T. rufescens* alopatria: PM (media (g) \pm DE)= 77,26 \pm 44,76; N= 26; CV= 57,89; *T. rufescens* simpatria: PM (media (g) \pm DE)= 58,91 \pm 46,18; N= 15; CV=78,38; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,37} = 4,607$; $P = 0,038$; efecto covariable $F_{2,37} = 191,613$; $P = 0,001$), mientras que para *T. merianae* fue mayor en simpatria que alopatria (*T. merianae* alopatria: PM (media (g) \pm DE)= 40,16 \pm 26,03; N= 50; CV= 64,82; *T. merianae* simpatria: PM (media (g) \pm DE)= 78,10 \pm 40,45; N= 14; CV=51,79; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,59} = 5,594$; $P = 0,021$; efecto covariable $F_{2,59} = 269,608$; $P = 0,001$). Analizando los machos sexualmente activos las comparaciones no son significativas pero manifestaron las mismas tendencias (Fig. 25). El tamaño testicular relativo fue mayor en simpatria que en alopatria para *T. rufescens* (*T. rufescens* alopatria: PT (media (g) \pm DE)= 6,13 \pm 3,59; N= 25; CV= 58,52; *T. rufescens*

simpatría: PT (media (g) \pm DE)= 8,56 \pm 4,90; N=15; CV=57,24; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,37} = 6,075$; $P = 0,019$; efecto covariable $F_{2,37} = 18,877$; $P = 0,001$) y no se observó diferencias en el tamaño testicular relativo entre contextos sociales para *T. merianae* (*T. merianae* alopatría: PT (media (g) \pm DE)= 4,10 \pm 2,54; N= 51; CV= 61,88; *T. merianae* simpatría: TM (media (g) \pm DE)= 5,84 \pm 3,99; N= 14; CV=68,36; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,59} = 0,080$; $P = 0,779$; efecto covariable $F_{2,59} = 17,048$; $P = 0,001$). Analizando los machos sexualmente activos se observan las mismas tendencias y significancias estadísticas (Fig. 25). El valor medio de la concentración espermática no varió entre contextos sociales en ninguna especie (*T. merianae* alopatría: concentración (media (cel/ml) \pm DE)= 2204.10⁶ \pm 942.10⁶; N= 13; CV= 42,76; *T. merianae* simpatría: concentración (media (cel/ml) \pm DE)= 2751.10⁶ \pm 293.10⁶; N= 8; CV=10,64; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,59} = 2,974$; $P = 0,102$; efecto covariable $F_{2,19} = 1,063$; $P = 0,102$; *T. rufescens* alopatría: concentración espermática (media (cel/ml) \pm DE)= 2292.10⁶ \pm 931.10⁶; N= 16; CV= 40,62; *T. rufescens* simpatría: concentración espermática (media (cel/ml) \pm DE)= 2717.10⁶ \pm 1140.10⁶; N=8; CV=41,95; ANCOVA efecto contexto social $F_{2,22} = 0,999$; $P = 0,329$; efecto covariable $F_{2,22} = 0,251$; $P = 0,621$). Sin embargo, se observa menor variabilidad de la concentración de espermatozoides en *T. merianae* en la población simpátrica.

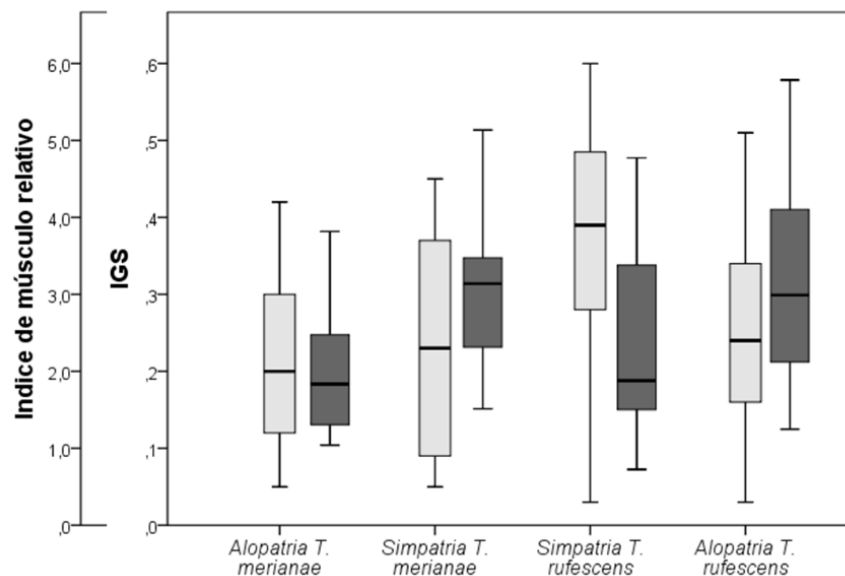


Figura 25. Índice de músculo pterigoideo relativo (barras oscuras) e índice gonadosomático (barras claras) de machos sexualmente activos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* en contextos sociales de alopatría y simpatría.

En la zona de simpatría, las machos de las especies sólo manifestaron diferencias en el tamaño testicular siendo mayor en *T. rufescens* (Tabla 8).

Tabla 8. Comparación entre machos de *Tupinambis merianae* y *Tupinambis rufescens* en simpatría. ANOVA para LHC y ANCOVA para PM, PT y concentración espermática. Se presentan arriba los valores *F* y *P* para el efecto especie y abajo para el efecto de la covariable.

Carácter	Machos maduros		Machos sexualmente activos	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
LHC	2,785	0,1067	0,247	0,6260
PC	1,401	0,2469	0,048	0,8290
	83,268	0,0001	66,880	0,0001
PM	0,104	0,7501	0,883	0,3620
	70,765	0,0001	63,271	0,0001
PT	5,83	0,0231	4,257	0,0507
	7,97	0,0090	2,085	0,1690
Concentración espermática	0,02	0,8992	0,885	0,3641
	0,97	0,3435	0,010	0,9220

En *T. merianae* se observó una relación positiva entre la inversión en músculo y la inversión en testículo en el contexto social de alopatría (Regresión lineal: *T. merianae* alopatría: $F_{1,48} = 7,146$, $R = 0,13$, $P < 0,010$) pero no en simpatría (Regresión lineal: *T. merianae* simpatría: $F_{1,12} = 0,02$, $R = 0,01$, $P = 0,962$). En *T. rufescens*, se observó una relación positiva en simpatría (Regresión lineal: *T. rufescens* simpatría: $F_{1,13} = 4,289$, $R = 0,248$, $P = 0,05$) pero no en alopatría (Regresión lineal: *T. rufescens* alopatría: $F_{1,23} = 1,51$, $R = 0,06$, $P = 0,232$) (Fig 26).

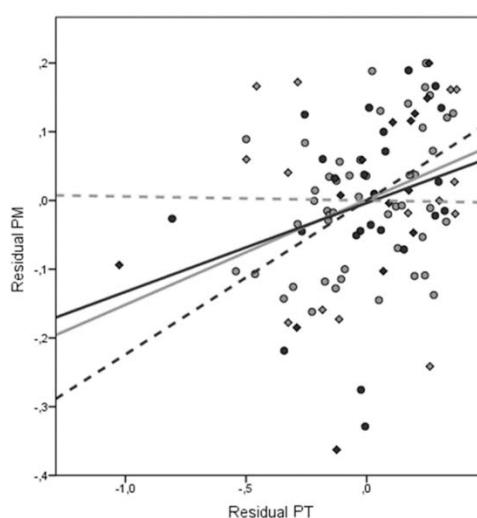


Figura 26. Relaciones entre inversión en músculo (residuales de Log_{10} PM y Log_{10} PC) e inversión testicular (residuales de Log_{10} PM y Log_{10} PC para *Tupinambis merianae* (color gris claro) y *Tupinambis rufescens* (color gris oscuro) de diferentes contextos sociales (alopatría: círculos y líneas continuas; simpatría: rombos y líneas discontinuas).

Discusión

Los resultados muestran dimorfismo sexual desviado hacia los machos en todas las poblaciones, lo cual sugiere mayor intensidad de selección sobre el tamaño corporal en los machos de ambas especies y en ambos contextos sociales. La proporción de sexos de individuos maduros se encontró desviada hacia los machos en las poblaciones *T. rufescens*, siendo este desvío de mayor intensidad en alopatría. Por su parte, en *T. merianae* la proporción de sexos fue similar en los diferentes contextos sociales y de menor desvío hacia los machos con relación a *T. rufescens*. Estos resultados permiten plantear escenarios con diferentes niveles de competencia reproductiva. Con respecto a esto, se observan variaciones del tamaño relativo del músculo pterigoideo y del testículo entre las distintas poblaciones, lo cual podría predecir diferentes inversiones en caracteres funcionales para la reproducción. Si consideramos la proporción de sexos por zona, se observa un gradiente de mayor a menor competencia entre machos, en el siguiente orden: la zona de alopatría de *T. rufescens*, la zona de simpatría para ambas especies y la zona de alopatría de *T. merianae*. Es decir, si consideramos las interacciones sexuales interespecíficas que pueden permitir alcanzar el éxito reproductivo (Svensson, 2013) los machos de *T. merianae* del contexto simpátrico podrían experimentar mayor competencia que los individuos de alopatría, mientras que los machos de *T. rufescens* manifestarían el patrón inverso.

En el contexto de simpatría, donde la intensidad de competencia es mayor para *T. merianae*, los machos tienen mayor LHC y mayor desarrollo del carácter sexual secundario. Esto podría explicarse debido a presiones para competir con los machos de ambas especies, ya que los caracteres involucrados en las peleas pueden mejorar el desempeño ya sea para interacciones intra como interespecíficas (Langkilde y Shine, 2007; Ortiz y Jenssen, 2010). Para *T. rufescens* en simpatría, la disponibilidad de hembras es mayor y se observa un mayor tamaño testicular relativo y menor tamaño de músculo pterigoideo que en alopatría. Si bien no se manifestaron diferencias en la concentración espermática, el aumento del tamaño testicular podría estar relacionado con mayor producción de esperma como una respuesta para acceder a mayor cantidad de hembras a lo largo de la temporada (Preston et al., 2003). Por otra parte, en los machos de *T. rufescens* en alopatría, donde la competencia intrasexual es de mayor intensidad (ya sea considerando la competencia intraespecífica como sumando también la competencia

interespecífica) el músculo pterigoideo de mayor tamaño, contribuye a interpretar al músculo como carácter funcional en la competencia intrasexual.

Una pregunta fundamental en la biología evolutiva indaga sobre las barreras de aislamiento entre las especies. El mecanismo de reforzamiento de caracteres, genera divergencias por procesos diferenciales de selección de pareja y exacerbación de caracteres sexuales (Pfennig y Pfennig, 2005; Higgie y Blows, 2007). En simpatría, se esperaría que el carácter sexual secundario difiera entre especies para reducir los costos del conflicto social (López y Martín, 2001; Langkilde y Shine, 2007). Sin embargo, en este estudio se observa que en simpatría, los machos de ambas especies poseen el mismo desarrollo del carácter sexual secundario analizado, músculo pterigoideo. Posiblemente si las fuerzas que influyen sobre la evolución de las señales que indican la condición reproductiva, son las mismas en ambas especies, la expresión similar de caracteres sexuales secundarios podría explicar la ausencia de barreras de reconocimiento de especie y la presencia de híbridos (Cabaña et al., 2013).

Por otra parte, en simpatría, los machos de *T. rufescens* presentaron mayor tamaño testicular que los machos de *T. meriana*. A pesar de no manifestarse diferencias en la concentración espermática, se podría predecir diferencias en otros parámetros espermáticos como por ejemplo la cantidad de espermatozoides producido, la velocidad espermática, que influyen en el resultado de la competencia espermática. Dado que la competencia no finaliza con la cópula, un aspecto interesante a considerar son las estrategias reproductivas post cópula (Malo et al., 2005; Kvarnemo y Simmons, 2013).

Es interesante destacar que el *trade off* entre testículo y músculo varía de manera diferente entre alopatría y simpatría en ambas especies. La influencia del contexto social sobre las decisiones de inversión en caracteres reproductivos afectaría de manera diferente a los lagartos de diferentes especies, por lo que se plantea que las estrategias reproductivas no son fijas. Debido a que se evidencia un mayor tamaño muscular en simpatría que en alopatría para *T. meriana* y el patrón inverso en *T. rufescens*, sumado a que no existen diferencias en el tamaño del músculo pterigoideo entre las especies en simpatría, es importante discutir que el patrón observado podría estar influenciado por la presencia de híbridos, es decir un gran flujo de genes entre las especies. De todas maneras, los resultados obtenidos permiten interpretar cómo varían las estrategias reproductivas de los machos de lagartos frente a diferentes presiones de selección intra e interespecíficas.

Capítulo 4

VARIACIONES INTRAESPECÍFICAS DE CARACTERES SEXUALES EN RELACIÓN CON LA DISPONIBILIDAD DEL RECURSO APAREAMIENTO

Introducción

Las principales presiones selectivas que determinan las tácticas de apareamiento de los machos son la disponibilidad espacial y temporal de las hembras (Pough et al., 2001; Vitt y Caldwell, 2009; Kvanerno y Simmons, 2013). En diferentes momentos dentro de la temporada reproductiva, la frecuencia de individuos reproductivos provoca que los costos y beneficios de los comportamientos puedan variar (Ruby, 1978; Orians y Wittenberger, 1991). Por ejemplo, si una gran cantidad de hembras se encuentran receptivas en un mismo momento en relación con la cantidad de machos, el costo de monopolizar las mismas será muy alto. Así también, cuando el recurso pareja es limitado, los machos de muchas especies pueden adoptar tácticas alternativas, las cuales pueden ser fijas o dependientes de las condiciones (Gross, 1996; Baird et al., 1997; Zamudio y Sinervo, 2000; Oliveira et al., 2008). Al interpretar las oportunidades de apareamiento para los machos en un momento determinado, la disponibilidad de hembras debe considerarse como un factor dinámico dentro de la temporada reproductiva (Kvarnemo y Ahnesjö, 1996) (Fig. 27). Por ejemplo aquellas hembras grávidas, dejarían de ser un recurso disponible. Por otra parte, pueden existir diferencias en la aparición o decisión temporal de reproducción de los individuos (Alonzo y Sinervo, 2001; Gasparini et al., 2013). El seguimiento de la proporción de sexo operativa a través de la temporada de reproducción puede reflejar patrones de actividad diferenciales por sexo, sugiriendo que machos y hembras ajustan sus actividades en relación con los propios costos y beneficios (Hasegama, 2003).

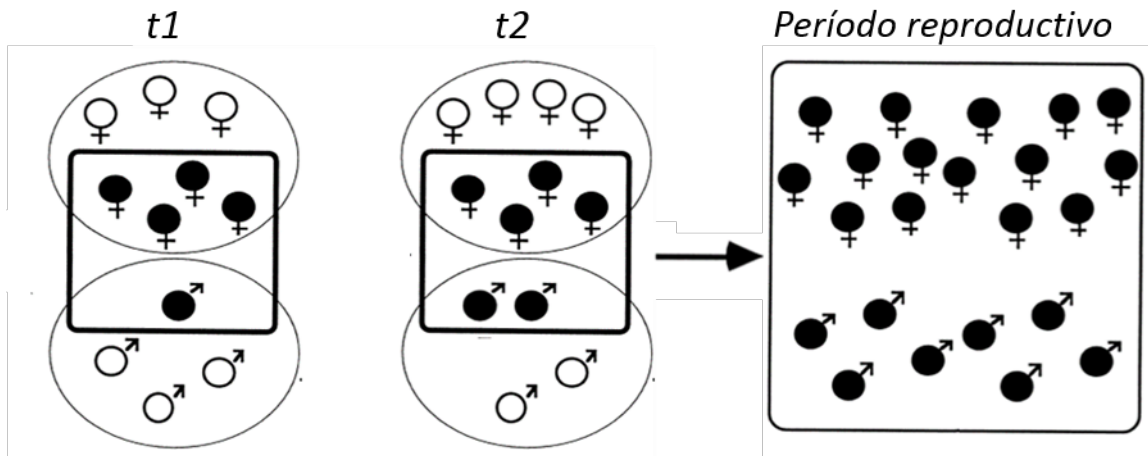


Figura 27. Variación temporal de la proporción de sexo operativa. Cantidad de individuos sexualmente activos en diferentes momentos del período reproductivo (t_1 y t_2), y su derivación en la cantidad de individuos reproductivos en el período reproductivo.

No solo la cantidad sino la calidad del recurso apareamiento pueden conducir a diversificación temporal de los comportamientos y fenotipos reproductivos (Clutton-Brock y Parker, 1992; Gasparini et al., 2013). La calidad del recurso apareamiento puede estar determinado por el tamaño corporal de las hembras, dado que hembras de mayor tamaño pueden alcanzar tamaños de camada mayores o embriones de mayor tamaño. La distribución temporal de la calidad de la pareja podría determinar las oportunidades de apareamiento para diferentes competidores, en relación con las estrategias de inversión en caracteres reproductivos, como por ejemplo en los caracteres sexuales secundarios. Es decir, las variaciones temporales de la disponibilidad y del fenotipo de las hembras y los machos competidores pueden estar asociadas con la variación de escenarios competitivos a través del período reproductivo (Vercken et al., 2007; Vitousek, 2009). Si diferentes tiempos de aparición de los individuos permitieran alcanzar el éxito reproductivo que no lograrían bajo otras circunstancias, la variación en el tiempo de la reproducción puede ser interpretada como una estrategia reproductiva (Parker y Courtney, 1983).

Estudios ecológicos en varios taxa muestran como la estructura poblacional y la dinámica social varía estacionalmente, en particular en las regiones templadas (Karr et al., 1990; Adolph et al., 1993). En muchos lagartos, los machos reaparecen de la hibernación antes que las hembras. Se ha sugerido que esta aparición temprana incrementa el éxito reproductivo frente a otros machos que adoptan salir más tarde (Jenssen et al., 2001). Esto podría deberse a la búsqueda de hábitat desocupados para establecer territorios de mayor

calidad, dado que existen ventajas de ser residente en la defensa de los recursos para aparearse (Husak y Fox, 2003; Tokarz, 2008). Además, salir antes beneficiaría el tiempo para madurar espermatozoides y acelerar procesos fisiológicos como el desarrollar caracteres sexuales secundarios (Tokarz, 1985; Olsson y Madsen, 1996; Olsson et al., 1999).

En este capítulo se explora la inversión en los caracteres reproductivos de los machos en *T. merianae* en relación con las variaciones en la disponibilidad de recurso apareamiento y su calidad fenotípica a lo largo de la temporada reproductiva.

Objetivos específicos

- Determinar la proporción de sexo operativa temporal y la frecuencia de individuos sexualmente activos de cada sexo durante el período reproductivo.
- Evaluar el tamaño corporal de las hembras sexualmente activas en diferentes momentos del período reproductivo.
- Evaluar la variación de los caracteres sexuales de los machos durante la temporada reproductiva.

Metodología específica

Se analizaron ejemplares de *T. merianae* correspondientes a la población de alopatria según se definió en la metodología general. Se utilizó el conjunto de datos de las cuatro temporadas de actividad con el objetivo de tener tamaño muestral suficiente para el análisis dentro de la temporada reproductiva. Se evaluaron algunos parámetros generales entre las cuatro temporadas de actividad, y la variación entre las temporadas no fue significativa (Proporción de sexo maduros en período reproductivo: Test Chi Cuadrado: $X^2 = 2,70$ g.l. = 3; $P = 0,441$; LHC de hembras reproductivas: $F_{3,59} = 2,56$; $P = 0,0637$, PM de machos sexualmente activos $F_{3,172} = 2,55$; $P = 0,06$). Para analizar las variaciones temporales dentro del período reproductivo (octubre-diciembre), se consideró diferentes períodos de 15 días (quincenas), definiéndose de la siguiente manera (1° quincena: 1 al 15 de octubre, 2° quincena: 16 al 31 de octubre, 3° quincena: 1 a 15 de noviembre, 4° quincena: 16 al 30 de noviembre, 5° quincena: 1 al 5 de diciembre y 6° quincena: 16 al 31 de diciembre).

Análisis de datos

Para analizar la disponibilidad del recurso apareamiento y competencia intrasexual, se cuantificó la proporción de sexo operativa temporal: cantidad de individuos sexualmente activos con potencialidad de copular en la quincena (los machos con espermatozoides en sus deferentes y hembras con folículos vitelogénicos), por ello no se consideran a aquellas hembras grávidas o post-postura. También se calcularon las frecuencias de individuos reproductivos de cada sexo por quincena. Las frecuencias se compararon mediante Test Chi Cuadrado. Se enfocó el análisis temporal entre la 2° y 5° quincena. El LHC de machos y hembras sexualmente activos, se comparó mediante análisis de la varianza (ANOVA). Se calcularon los residuales de la regresión lineal poblacional entre caracteres sexuales y tamaño corporal (regresión lineal entre Log_{10} PM vs Log_{10} PC y regresión lineal entre Log_{10} PT vs Log_{10} PC) para interpretar la inversión de cada individuo en caracteres reproductivos. Se determinaron 4 categorías de inversión, machos con mayor tamaño muscular y mayor tamaño testicular de lo esperado, machos con mayor tamaño muscular pero menor tamaño testicular de lo esperado, machos con mayor tamaño testicular pero menor tamaño muscular de lo esperado y machos con menor tamaño muscular y testicular

de lo esperado. Se compararon entre machos de las diferentes categorías, el LHC, perímetro de cola y concentración espermática mediante ANOVA y ANCOVA. Además, se evaluó la variabilidad temporal de las categorías comparando las frecuencias en cada quincena. En los análisis, el nivel de significancia que se utilizó fue de $P = 0,05$.

Resultados

La proporción de sexos operativa muestra que la cantidad relativa de machos reproductivos por hembras es mayor en las quincenas de noviembre y diciembre. Al inicio del período el desvío hacia los machos es de menor magnitud (Tabla 9 y Fig. 28).

Tabla 9. Cantidad de machos y hembras sexualmente activos (machos con esperma y hembras con folículos vitelogénicos) y proporción de sexos operativa por quincena.

	Cantidad de machos sexualmente activos	Cantidad de hembras sexualmente activas	PSO (M:H)	P
1 a 15/ Oct.	1	-	-	-
16 a 31/Oct.	13	6	2,16: 1	0,108
1 a 15/Nov.	38	22	1,72:1	0,039
16 a 30/Nov.	73	20	3,65:1	0,001
1 a 15/Dic.	43	12	3,58:1	0,001
16 a 31/Dic.	14	3	4,66	0,007

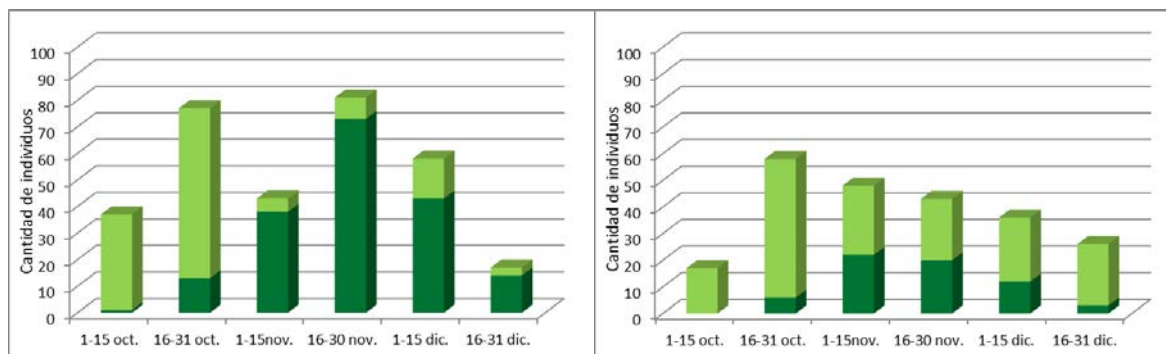


Figura 28. Cantidad de individuos sexualmente activos (verde oscuro) e individuos no reproductivos (verde claro) por quincena durante la temporada reproductiva (izquierda: machos; derecha: hembras).

Durante el período de máxima actividad reproductiva de ambos sexos (desde 16/oct a 15/dic) se observa que al inicio aparecen los individuos de mayor tamaño corporal. El LHC de los machos sexualmente activos difiere entre las quincenas (ANOVA LHC: efecto quincena $F_{3,162} = 2,99$; $P = 0,0329$). No se observa diferencias en el tamaño de las hembras entre las quincenas (ANOVA LHC: efecto quincena $F_{3,55} = 2,55$; $P = 0,0649$) pero en la Figura 29 se puede apreciar una tendencia que las hembras sexualmente activas del inicio del período son de mayor LHC.

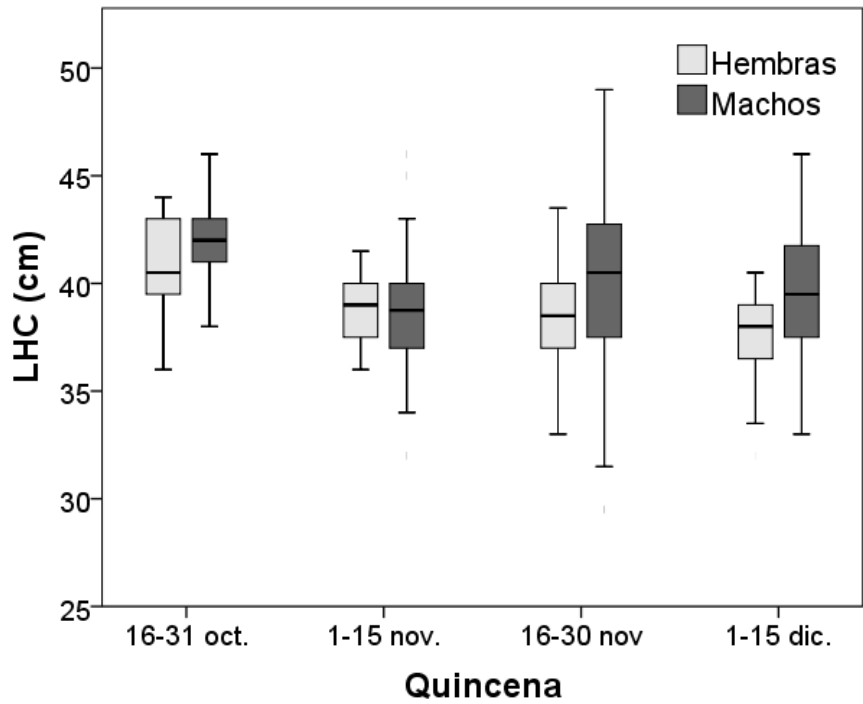


Figura 29. Tamaño corporal (LHC) de machos y hembras sexualmente activos en cada quincena.

La distribución de los individuos en relación a las categorías de inversión en carácter sexual secundario (músculo pterigoideo) e inversión en testículo se presentan en la Figura 30.

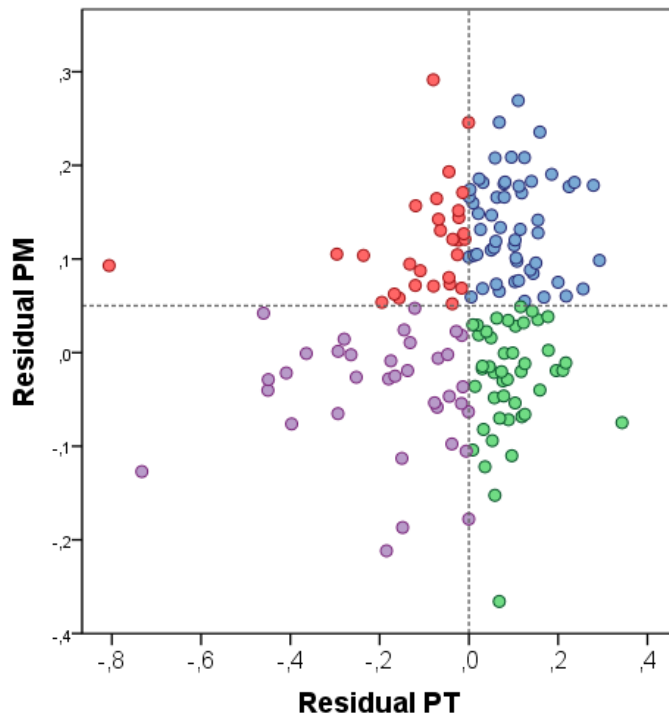


Figura 30. Categorías según inversión en testículo y músculo pterigoideo (azul: ambos caracteres; rojo: músculo; verde: testículo; violeta: ninguno) de los machos sexualmente activos de *T. merianae*.

No se observaron diferencias en LHC, perímetro de cola ni en la concentración espermática entre las categorías de inversión (Tabla 10). No se observó interacción de la quincena y la categoría en ninguno de los parámetros analizados ($P > 0.05$).

Tabla 10. Valores descriptivos de caracteres morfológicos por categoría de inversión en músculo y testículo, de machos sexualmente activos de *Tupinambis merianae* (Media del carácter \pm desvío estándar; N). ANOVA para LHC y ANCOVA con LHC como covariable. Se presentan arriba los valores F y P para el efecto sexo y abajo para el efecto de la covariable

	Machos con mayor inversión en PM y PT	Machos con mayor inversión en PM	Machos con mayor inversión en PT	Machos con menor inversión en PM y PT	F	P
LHC	39,62 \pm 3,55 54	40,59 \pm 3,56 29	39,73 \pm 3,00 45	39,60 \pm 4,07 35	0,68	0,561
Per. de cola	16,18 \pm 1,89 54	16,47 \pm 1,87 29	16,14 \pm 1,50 45	16,14 \pm 1,68 35	0,47 649,45	0,702 0,0001
Concentr. Esperma (cel.10⁶/ml)	3228 \pm 1002 21	2720 \pm 875 19	2721 \pm 794 12	2823 \pm 997 24	1,61 2,89	0,195 0,093

Los residuales PM no varían temporalmente ($F_{3,160} = 1,704$, $P = 0,704$) mientras que los residuales TM si varían entre quincenas ($F_{3,160} = 18,48$, $P < 0,001$). Se observa un patrón de mayor inversión en testículo al inicio y disminución a lo largo de las quincenas analizadas (Fig. 31). Además, se observó que la frecuencia de las categorías difirió entre quincenas (Test Chi Cuadrado: $X^2 = 48,39$ g.l.= 9; $P < 0,001$ (Fig. 32).

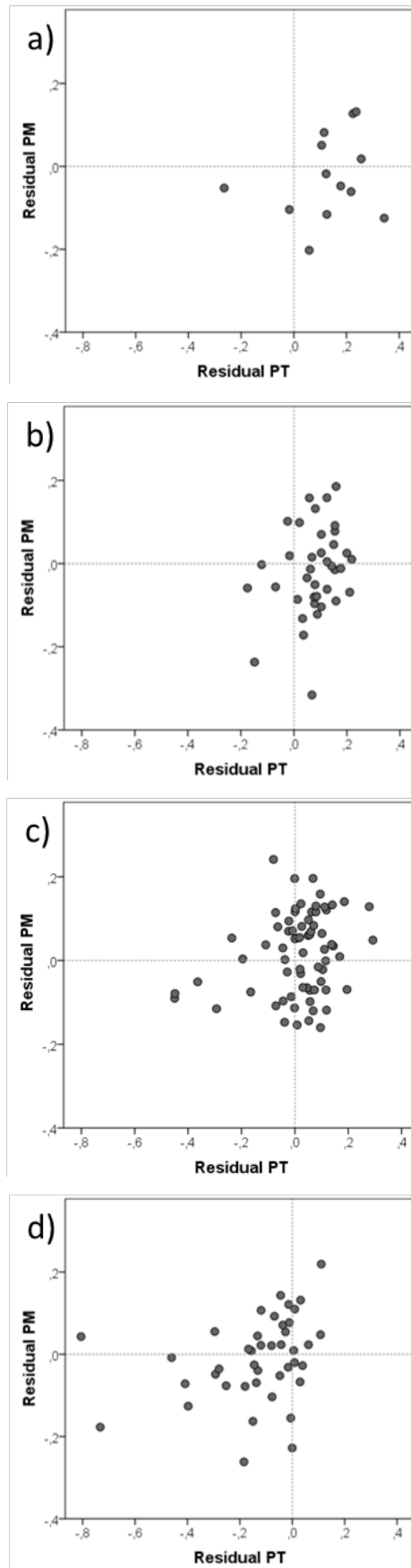


Figura 31. Variación temporal de las categorías de inversión en músculo e inversión en testículo (quincenas a): 15-31 octubre, b) 1-15 noviembre, c) 16-30 noviembre, d) 1-15 diciembre).

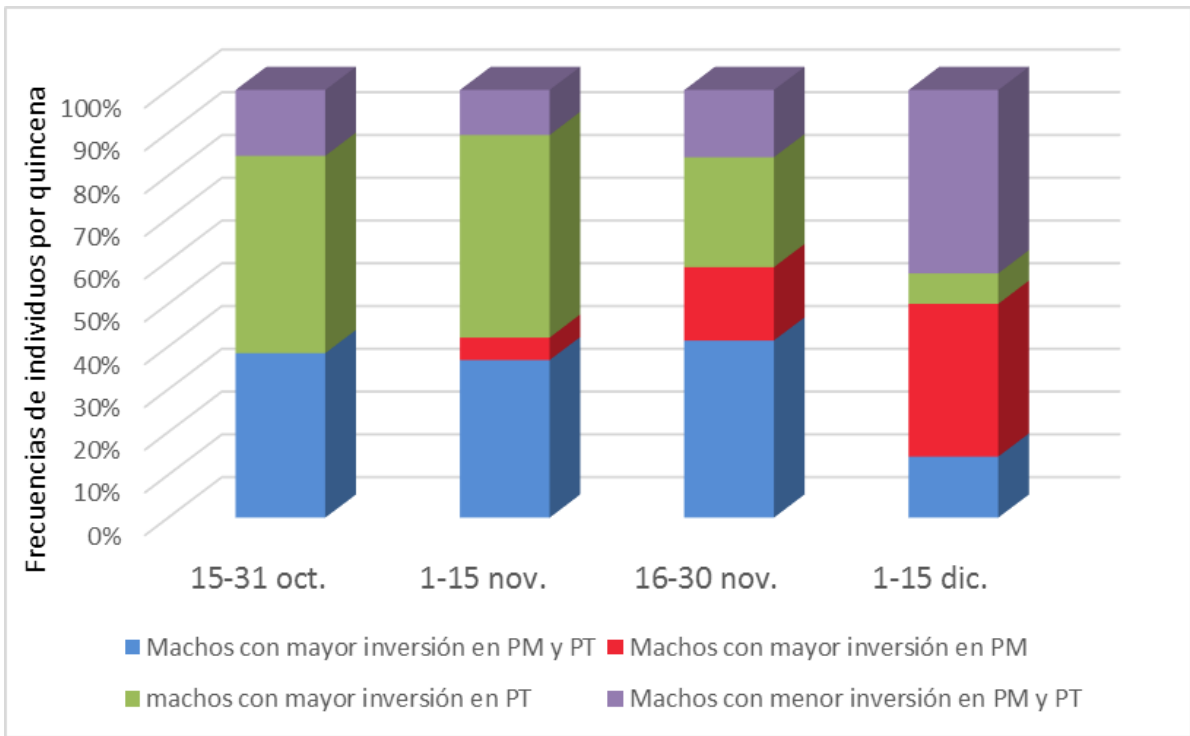


Figura 32. Frecuencia de categorías de inversión en músculo y testículo por quincena.

Discusión

La disponibilidad y calidad de los individuos reproductivos no es uniforme durante el período reproductivo. Se observan cambios tanto en la cantidad de parejas disponibles como en su calidad. Al inicio, se observan hembras de mayor LHC que representan hembras con mayor tamaño de camada potencial. Además, se observa que la cantidad de machos competidores por hembras es menor que al final del período reproductivo. Esto sugiere que los escenarios competitivos varían en el tiempo. En relación con esto, los machos expresan diferentes alternativas de inversión en caracteres para la competencia reproductiva. Pudiendo invertir diferencialmente en desarrollo testicular, desarrollo muscular y en ambas estructuras. Se podría esperar que los machos de menor tamaño adopten estrategias diferenciales a fin de evitar confrontamientos físicos con machos de mayor tamaño (Jenssen et al., 2005; Olsson et al., 2008; Whiting et al., 2009; Keogh et al., 2012). Sin embargo, el tamaño corporal de los machos no determina las estrategias de inversión en los caracteres analizados.

La inversión de los machos en los caracteres reproductivos, podría cambiar a lo largo de la temporada. No obstante, en cada momento analizado, la presencia de los diferentes fenotipos permite interpretar que los machos compiten con otros individuos que poseen distintas estrategias. Si el éxito de las decisiones de inversión es diferencial, los individuos cambiarían su potencial competitivo a través del período reproductivo. Si cada fenotipo tuviera ventajas en diferentes momentos, la variación temporal de las inversiones en diferentes caracteres podría contribuir a mantener la diversidad de fenotipos. Una explicación alternativa es que, el mayor éxito reproductivo esté determinado por los machos que son capaces de invertir en ambos caracteres. Se podría esperar que aquellos machos que poseen la potencialidad de invertir en caracteres gonadales como caracteres sexuales secundarios sean individuos de mayor calidad reproductiva (van Noordwijk y de Jong, 1986; Malo et al., 2005). Los machos de mayor calidad que pueden destinar energía al desarrollo de múltiples caracteres, y podrían experimentar efectos sinérgicos y obtener ventajas adicionales en otros parámetros reproductivos (Kvanerno y Simmons, 2013). Sin embargo, cabe destacar que la concentración espermática y perímetro de cola no difirió entre las distintas alternativas, con lo cual no se poseen evidencias para determinar diferencias en el potencial reproductivo de las categorías.

Se observaron combinaciones de inversión en testículo y músculo diferenciales, es decir machos que poseen más desarrollo de uno solo de estos caracteres. Aquellos individuos que invierten principalmente en músculo pterigoideo, están en mayor frecuencia cuando la cantidad de competidores es mayor. Aquellos machos que poseen menor tamaño de este carácter sexual secundario, pero con mayor desarrollo gonadal se encuentran asociados al momento de mayor disponibilidad y calidad de hembras reproductivas, pudiendo obtener beneficios de una mayor producción de eyaculado. Otros machos, con menor desarrollo del músculo pterigoideo y de testículo, no solo alcanzan la condición reproductiva, sino que poseen una concentración similar de espermatozoides. Estos individuos podrían ser competitivamente menos aptos para conseguir parejas, sin embargo, individuos con estas características están presentes durante todo el período. Ambas categorías de individuos que no poseen mayor desarrollo del músculo pterigoideo, tendrían desventajas en armamentos y ornamentos que les permitan competir en el campo de las estrategias pre cópula, pero plantean un desafío en el campo de la competencia espermática, ya que se podría esperar que sus parámetros espermáticos, estructurales y dinámicos posean calidades diferentes para competir (Simmons y Emlen, 2006).

Analizar los patrones reproductivos en relación con la disponibilidad temporal de parejas permite interpretar como la selección sexual influye en los fenotipos (McLean et al., 2012). La elección del escenario competitivo puede depender de la calidad de los individuos, contribuyendo a mantener la variabilidad de caracteres morfológicos involucrados en la reproducción (Gasparini et al., 2013). Se observa que las alternativas de inversión se distribuyen a lo largo de la temporada de manera diferencial, interpretándose que las estrategias reproductivas dependen de los escenarios competitivos.

CONCLUSIONES

El presente trabajo de Tesis constituye un aporte a la construcción de nuevos conocimientos sobre selección sexual, donde los caracteres sexuales están influenciados por presiones selectivas intra e interespecificas, modificando las presiones competitivas que influyen sobre las estrategias reproductivas.

Diferencias entre sexos en los costos para alcanzar la madurez sexual y de reproducirse en cada temporada, pueden imponer presiones selectivas diferenciales afectando la disponibilidad del recurso pareja. Los machos no solo alcanzan la madurez sexual a tamaños menores sino que también alcanzan mayores tamaños corporales, por lo que el rango de tamaños de los machos reproductivos es mayor que el rango de las hembras reproductivas.

En ambas especies observamos que mayores tamaños corporales de las hembras se asocian a mayor tamaño de camada, lo cual aporta a la hipótesis evolutiva de incremento del tamaño de las hembras por selección de fecundidad. Sin embargo, en estas especies el dimorfismo sexual en el corporal se encuentra desviado hacia los machos. Si el dimorfismo sexual es un balance entre presiones selectivas, los resultados obtenidos permiten interpretar que los machos están sujetos a una mayor intensidad de presión de selección sobre el tamaño corporal.

La proporción de sexo operativa desviada hacia los machos en ambas especies, refleja que las hembras serían el recurso limitante que genera competencia intensa entre los machos. El sistema de apareamiento de *Tupinambis merianae* y *T. rufescens* está condicionado por las hembras como el recurso limitante y la mayor competencia entre los machos. Por otra parte, *T. rufescens* experimenta mayor competencia entre machos con relación a *T. merianae*, manifestando que las presiones son diferenciales en estas especies.

Se determinó la función del músculo pterigoideo como carácter sexual secundario, siendo el patrón de dimorfismo similar en *T. merianae* y *T. rufescens*. Se propone al músculo pterigoideo como señal honesta de la condición reproductiva de los machos. Asimismo, se destaca la importancia de interpretar a los caracteres sexuales secundarios

como caracteres dinámicos, dado que la selección no solo actúa sobre el tamaño de la estructura sino también ajustando el período de su expresión.

La influencia del contexto social sobre las decisiones de inversión en caracteres reproductivos afectaría de manera diferente a los lagartos de distintas especies, por lo que se plantea que las estrategias reproductivas no son fijas. Es interesante destacar que el *trade off* entre testículo y músculo pterigoideo varía de manera diferente entre alopatría y simpatría en ambas especies. Además, en simpatría, los machos de ambas especies poseen el mismo desarrollo del carácter sexual secundario. La expresión similar de caracteres sexuales secundarios podría tener un rol en la ausencia de barreras de reconocimiento de especie y la presencia de híbridos.

La disponibilidad y calidad de los individuos no es uniforme durante el período reproductivo, planteándose diferentes escenarios competitivos. El tamaño corporal de los individuos no determina las estrategias de inversión en los caracteres reproductivos. La elección del escenario competitivo podría depender de la calidad de los individuos, contribuyendo a mantener la variabilidad de caracteres fenotípicos involucrados en la reproducción.

En función de los resultados derivados de esta tesis surgen nuevos desafíos y perspectivas para profundizar los procesos evolutivos de las estrategias reproductivas. Por ejemplo, vinculando los mecanismos de selección sexual pre-copulatorios con la selección sexual post-copulatoria, tales como competencia espermática y elección críptica femenina. Por otra parte, indagar sobre el desempeño y funcionalidad de caracteres sexuales secundarios en diferentes individuos (por ejemplo el performance del músculo pterigoideo en luchas, cópulas y en la elección de pareja) a fin de relacionar las estrategias reproductivas con variaciones del éxito reproductivo.

BIBLIOGRAFÍA

Abbott, R., Albach, D., Ansell, S., Arntzen, J.W., Baird, S.J.E., Bierne, N., Boughman, J., Brelsford, A., Buerkle, C.A., Buggs, R., Butlin, R.K., Dieckmann, U., Eroukhmanoff, F., Grill, A., Cahan, S.H., Hermansen, J.S., Hewitt, G., Hudson, A.G., Jiggins, C., Jones, J., Keller, B., Marczewski, T., Mallet, J., Martinez-Rodriguez, P., Möst, M., Mullen, S., Nichols, R., Nolte, A.W., Parisod, C., Pfenning, K., Rice, A.M., Ritchie, M.G., Seifert, B., Smadja, C.M., Stelkens, R., Szymura, J.M., Väinölä, S.A., Wolf, J.B.W. & Zinner, D. 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 229-246.

Adams, D.C. 2004. Character displacement via aggressive interference in Appalachian salamanders. *Ecology*, **85**, 2664-2670.

Adolph, S.C. & Porter, W.P. 1993. Temperature, activity and lizards life histories. *The American Naturalist*, **142**, 273-295.

Ahnesjö, I., Kvarnemo, C. & Merilaita, S. 2001. Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behavioral Ecology*, **12**, 397-401.

Alonzo, S.H. & Sinervo, B. 2001. Mate choice games, context-dependent good genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, **49**, 176-186.

Anderson, R.A. & Vitt, L. J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, **84**, 145-157.

Anderson, R.A., McBrayer, L.D. & Herrel, A. 2008. Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**, 709-720.

Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Angilletta, M.J., Oufiero, C.E. & Leaché, A.D. 2006. Direct and indirect effects of environmental temperature on the evolution of reproductive strategies: an information - theoretic approach. *The American Naturalist*, **168**, 123-135.

AVMA (American Veterinary Medical Association). 2007. Guidelines on euthanasia (Formerly report of the AVMA panel on euthanasia). http://www.avma.org/issues/animal_welfare/euthanasia.pdf.

Baird, T.A., Fox, S.F. & McCoy, J.K. 1997. Population differences in the roles of size and coloration in intra- and intersexual selection in the collared lizard, *Crotaphytus collaris*: influence of habitat and social organization. *Behavioral Ecology*, **8**, 506-517.

Baird, T.A. 2008. A growth cost of experimentally induced bright coloration in first-year collared lizard males. *Behavioral Ecology*, **19**, 589-593.

Badyaev, A.V. 2002. Growing apart: Ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 369-378.

Beck, D.D. & Ramirez-Bautista, A. 1991. Combat behavior of beaded lizard, *Heloderma h. horridum*, in Jalisco, Mexico. *Journal of Herpetology*, **25**, 481-484.

Berglund, A., Bisazza, A. & Pilastro, A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 385-399.

Bernardo, J. 1993. Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 166-173.

Bergmüller, R. & Taborsky, M. 2010. Animal personality due to social niche specialisation. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 504-511.

Birkhead, T.R. & Møller, A.P. 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. San Diego, USA: Academic Press.

- Boretto, J.M. & Ibarzüengoytía, N.R.** 2009. *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the Genus. *Journal of Herpetology*, **43**, 96-104.
- Bonnet, X., Naulleau, G., Shine, R. & Lourdais, O.** 2000. Reproductive versus ecological advantages to larger body size in female snakes, *Vipera aspis*. *Oikos*, **89**, 509-518.
- Braña, F.** 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: male head increase vs. female abdomen increase? *Oikos*, **75**, 511-523.
- Breed, W.G.** 1997. Interspecific variation of testis size and epididymal sperm numbers in Australasian rodents with special reference to the genus *Notomys*. *Australian Journal of Zoology*, **45**, 651-669.
- Bridle, J.R., Baird, S. & Butlin, R.K.** 2001. Spatial structure and habitat variation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **55**, 1832-1843.
- Brockmann, H.J. & Taborsky, M.** 2008. Alternative reproductive tactics and the evolution of alternative allocation phenotypes. 25-51. En: Oliveira R., Taborsky M. & Brockmann H.J. (eds.), *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach* Cambridge University Press.
- Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. & Corcuera, J.** 2006. *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Bronikowski, A. & Arnold, S.** 1999. The evolutionary ecology of life history variation in the garter snake *Thamnophis elegans*. *Ecology*, **80**, 2314-2325.
- Bull, C.M. & Pamula, Y.** 1996. Sexually dimorphic head sizes and reproductive success in the sleepy lizard *Tiliqua vugosa*. *Journal of Zoology*, **240**, 511-521.

- Butler, M.A. & Losos, J.B.** 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean Anolis lizards. *Ecological Monographs*, **72**, 541-59.
- Butler, M.A., Schoener, T.W. & Losos J.B.** 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution*, **54**, 259-272.
- Bull, J.J. & Shine, R.** 1979. Iteroparous animals that skip opportunities for reproduction. *The American Naturalist*, **114**, 296-303.
- Cabaña, I., Gardenal, C.N., Chiaraviglio, M. & Rivera, P.C.** 2013. Natural hybridization in lizards of the genus *Tupinambis* (Teiidae) in the southernmost contact zone of their distribution range. *Annales Zoologici Fennici*, **51**.
- Cabrera, M.P, Scrocchi, J.G. & Cruz, F.B.** 2012. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): Morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, **252**, 299-306.
- Calsbeek, R., Alonzo, S.H., Zamudio, K. & Sinervo, B.** 2002. Sexual selection and alternative mating behaviours generate demographic stochasticity in small populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **269**, 157-164.
- Cardozo, G. & Chiaraviglio, M.** 2011. Phenotypic plasticity of life history traits in relation to reproductive strategies in *Boa constrictor occidentalis*. *Evolutionary Ecology*, **25**, 1163-1177.
- Cardozo, G., Naretto, S., Zak, M. & Chiaraviglio, M.** 2012. The role of landscape in contact zones of sister species of lizards. 161-176. En: J. Tiefenbacher (ed.), *Perspective on nature conservation – patterns, pressures and prospects*. Croatia: Intech.
- Carothers, J. H.** 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *The American Naturalist*, **124**, 244-254.

- Carranza, J.** 2009. Defining sexual selection as sex-dependent selection. *Animal Behaviour*, **77**, 749-751.
- Carretero, M.A., Ribeiro, R., Barbosa, D., Sa-Sousa, P. & Harris, D.J.** 2006. Spermatogenesis in two Iberian *Podarcis* lizards: relationships with male traits. *Animal Biology*, **56**, 1-12.
- Cei, J.M.** 1986. *Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de zonas áridas y semiáridas*. Torino: Monografie IV, Museo Regionali di Scienze Naturali
- Cei, J.M.** 1993. *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y Pampas*. Torino: Monografie XIV, Museo Regionale di Scienze Naturali.
- Chapple, D.G. & Swain, R.** 2002. Distribution of energy reserves in a viviparous skink: Does tail autotomy involve the loss of lipid stores? *Austral Ecology*, **27**, 565-572.
- Clutton-Brock, T.H.** 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, **77**, 3-11.
- Clutton-Brock, T.H.** 2010. We do not need a Sexual Selection 2.0 nor a theory of Genial Selection. *Animal Behaviour*, **79**, 7-10.
- Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D.** 1982. *Red Deer: Behaviour and ecology of two sexes*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T.H. & Vincent, A.C.J.** 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, **351**, 58-60.
- Clutton-Brock, T.H. & Parker, G.A.** 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, **67**, 437-456.
- Colli, J., Peres, A.K. Jr. & Da Cunha, H.J.** 1998. A new species of *Tupinambis* (Sauria, Teiidae) from central Brazil. *Herpetologica*, **54**, 477-492.

Cooper, W.E. & Vitt, L.J. 1989. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist*, **133**, 729-733.

Cooper, W.E. & Vitt, L.J. 1993. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, **45**, 683-693.

Corl, A., Davis, A.R., Kuchta, S.R., Comendant, T. & Sinervo, B. 2010. Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: A population level comparative analysis. *Evolution*, **64**, 79-96.

Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, **57**, 1653-1669.

Cox, R.M. & John-Alder, H.B. 2007. Growing apart together: the development of contrasting sexual size dimorphism in sympatric *Sceloporus* lizards. *Herpetologica*, **63**, 245-257.

Cox, R.M., Butler, A.B. & John-Alder, H.B. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. 39-49. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Székely T. (eds.), Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual dimorphism. Oxford: Oxford University Press.

Cox, R.M. & Calsbeek, R. 2009. Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the resolution of intralocus sexual conflict. *The American Naturalist*, **173**, 176-187.

Cox, R.M., Stenquist, D.S. & Calsbeek, R. 2009a. Testosterone, growth and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, **22**, 1586-1598.

Cox, R.M., Stenquist, D.S., Henningsen, J.P. & Calsbeek, R. 2009b. Manipulating testosterone to assess links between behavior, morphology, and performance in the Brown Anole *Anolis sagrei*. *Physiological and Biochemical Zoology*, **82**, 686-698.

Cruz, F.B., Teisairie, E., Nieto, L. & Rolda, A. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the Semiarid Chaco of Salta, Argentina. *Journal of Herpetology*, **33**, 420-429.

Darwin, C.R. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.

Dawkins, R. & Krebs, J.R. 1978. *Animal signals: information or manipulation. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

De Jong, K., Wacker, S., Amundsen, T. & Forsgren, E. 2009. Do operational sex ratio and density affect mating behaviour? An experiment on the two-spotted goby. *Animal Behaviour*, **78**, 1229-1238.

Denardo, D.F. & Autumn, K. 2001. Effect of male presence on reproductive activity in captive female Blood Python, *Python curtus*. *Copeia*, **2001**, 1138-1141.

DeNardo, D.F. & Sinervo, B. 1994. Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards. *Hormones and Behaviour*, **28**, 273-287.

Depeiges, A. & Dacheux, J.L. 1985. Acquisition of sperm motility and its maintenance during storage in the lizard, *Lacerta vivipara*. *Journal of Reproduction and Fertility*, **74**, 23-27.

Derickson, W.K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *American Zoologist*, **16**, 711-723.

Dewsbury, D.A. 1982. Dominance rank, copulatory behaviour, and differential reproduction. *Quarterly Review of Biology*, **57**, 135-159.

Dial, K.P., Greene, E. & Irschick, D.J. 2008. Allometry of behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**, 394-401.

Díaz, J.A., Alonso-Gómez, A.L. & Delgado, M.J. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammmodromus algirus*. *Journal of Herpetology*, **28**, 199-205.

Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia Univ. Press.

Duvall, D., Arnold, S.J. & Schuett, G.W. 1992. Pitviper mating systems: Ecological potential, sexual selection and microevolution. 321-336. En: Campbell, J. A. y Brodie Jr, E. D. (eds.), *Biology of the Pitvipers*. Tyler, US: Selva Press.

Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.

Engqvist, L. 2011. Male attractiveness is negatively genetically associated with investment in copulations. *Behavioral Ecology*, **22**, 345-349.

Fairbairn, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**, 659-687.

Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Szekely T. 2007. *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual dimorphism*. Oxford: Oxford University Press.

Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History University Kansas*, **52**, 1-247.

Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History University Kansas*, **70**, 1-72.

Fitzgerald, L.A., Chani, J.M. & Donadio, O.E. 1991. *Tupinambis* lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. 303-316. En: J. Robinson & K. Redford (eds.), *Neotropical wildlife: use and conservation*. Chicago, Illinois, USA: University of Chicago.

Fitzgerald, L.A., Cruz, F.B. & Perotti, G. 1993. The reproductive cycle and the size of maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the Dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, **27**, 70-78.

Forsman, A. & Shine, R. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Functional Ecology*, **9**, 818-828.

Fox, S.F., McCoy, J.K. & Baird T.A. 2003. *Lizard Social Behaviour*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.

Frýdlová, P. & Frynta, D. 2010. A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, **100**, 293-306.

Gasparini, C., Serena, G., & Pilastro, A. 2013. Do unattractive friends make you look better? Context-dependent male mating preferences in the guppy. *Proceedings of the Royal Society B*, **280**, DOI:10.1098/rspb.2012.3072.

Getz, W.M. & Haight, R.G. 1989. *Population harvesting: demographic models of fish, forest and animal resources*. New Jersey, USA: Princeton University.

Gibbons, J.W. & Lovich, J.E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). *Herpetological Monographs*, **4**, 1-29.

Gienger, C.M. & Beck, D.D. 2007. Heads or tails? Sexual dimorphism in helodermatid lizards. *Canadian Journal of Zoology*, **85**, 92-98.

Gomendio M, Harcourt, A.H. & Roldan, E.R.S. 1998. Sperm competition in mammals. 667-756. En: Birkhead, T.R. & Møller, A.P. (eds.) *Sperm Competition and Sexual Selection*. San Diego: Academic Press.

Gomendio, M., Martin-Coello, J., Crespo, C., Magaña, C. & Roldan, E.R.S. 2006. Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 15113-15117.

Grether, G.F., Losin, N., Anderson, C.N. & Okamoto, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **84**, 617-635.

Griggio, M., Serra, L., Licheri, D., Monti, A. & Pilastro, A. 2007. Armaments and ornaments in the rock sparrow: a possible dual utility of a carotenoid-based feather signal. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 423-433.

Gross, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 92-98.

Gvozdik, L. & Van Damme, R. 2003. Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: a test of two hypotheses. *Journal of Zoology*, **259**, 7-13.

Haenel, G.J., Smith, L.C. & John-Alder, H.B. 2003. Home range analysis in *Sceloporus undulatus*. II. A test of spatial relationships and reproductive success. *Copeia*, **2003**, 113-123.

Hahn, W.E. & Tinkle, D.W. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Experimental Zoology*, **158**, 79-86.

Harcourt, A.H., Harvey, P.H., Larson, S.G. & Short, R.V. 1981. Testis weight, body weight and breeding system in primates. *Nature*, **293**, 55-57.

Hasegama, M. 2003. Intraspecific variation in sexual dimorphism and mating system in relation to interisland differences in predation pressure. 173-189. En: Fox, S.F., J.K. McCoy y T.A. Baird (eds.), *Lizard Social behavior*. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press.

Hayward, A. & Gillooly, J.F. 2011. The cost of sex: Quantifying energetic investment in reproduction in males and females. *PLoS ONE*, 6:e16557.

- Hendry, P.H. & Berg, O.K.** 1999. Secondary sexual characters, energy use, senescence, and the cost of reproduction in sockeye salmon. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 1663-1675.
- Henningsen, J.P. & Irschick, D.J.** 2012. An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Functional Ecology*, **26**, 3-10.
- Herrel, A. Van Damme, R. & De Vree, F.** 1996. Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, **46**, 253-262.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R. & De Vree F.** 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, **13**, 289-297.
- Herrel, A., De Grauw, E. & Lemos-Espinal, J. A.** 2001. Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, **290**, 101-107.
- Hess, N.E. & Losos, J.B.** 1991. Interspecific aggression between *Anolis cristatellus* and *A. gundlachi*: comparisons of sympatric and allopatric populations. *Journal of Herpetology*, **25**, 256-259.
- Hews, D.K.** 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution*, **44**, 1956-1966.
- Hews, D.K.** 1996. Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard *Uta palmeri*. *Journal of Zoology*, **238**, 743-757.
- Higashi, M., Takimoto, G. & Yamamura, N.** 1999. Sympatric speciation by sexual selection. *Nature*, **402**, 523-526.
- Higgie, M. & Blows, M.W.** 2007. Are traits that experience reinforcement also under sexual selection? *The American Naturalist*, **170**, 409-420.

- Higgie, M. & Blows, M.W.** 2008. The evolution of reproductive character displacement conflicts with how sexual selection operates within a species. *Evolution*, **62**, 1192-2203.
- Hochkirch, A., Groning, J. & Bucker, A.** 2007. Sympatry with the devil: reproductive interference could hamper species coexistence. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 633-642.
- Husak, J.F. & Fox, S.F.** 2003. Adult male collared lizards (*Crotaphytus collaris*) increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour*, **65**, 391-396.
- Husak, J.F., Lappin, A.K., Fox, S.F. & Lemos-Espinal, J.A.** 2006. Bite force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, **2006**, 301-306.
- Husak, J.F., Irschick D.J, Meyers J.J., Lailvaux S.P. & Moore, I.T.** 2007. Hormones, sexual signals, and performance of green anole lizards (*Anolis carolinensis*). *Hormones and Behavior*, **52**, 360-367.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M. & Van Damme, R.** 2005. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, **19**, 800-807.
- Huyghe, K., Husak, J.F., Moore, I.T., Vanhooydonck, B., Van Damme, R., Molina-Borja, M. & Herrel, A.** 2010. Effects of testosterone on morphology, performance and muscle mass in a lizard. *Journal of Experimental Zoology*, **313**, 9-16.
- Ibargüengoytía, N.R.** 2008. Estrategias reproductivas en reptiles. 391-426. En: Vidal, M. & Labra Lillo, A. (eds.), *Herpetología de Chile* Santiago de Chile: Science Verlag.
- Ims, R.A.** 1988. Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. *Nature*, **335**, 541-543.
- Irschick, D.J., Ramos, M., Buckley, C., Elstrott, J., Carlisle, E., Lailvaux, S.P., Bloch, N., Herrel, A. & Vanhooydonck, B.** 2006. Are morphology performance relationships

invariant across different seasons? A test with the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Oikos*, **114**, 49-59.

Irschick, D.J. & Lailvaux, S. 2006. Age-specific forced polymorphism in vertebrates: Implications for demographic studies examining ontogenetic changes in morphology and function. *Physiological and Biochemical Zoology*, **79**, 73-82.

Jehl, J.R. & Murray, B.G. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. *Current Ornithology*, **3**, 1-86.

Jennions, M.D. & Petrie, M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **75**, 21-64.

Jenssen, T.A., Lovern, M.B. & Congdon, J.D. 2001. Field-testing the protandry-based mating system for the lizard, *Anolis carolinensis*: does the model organism have the right model? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 162-172.

Jenssen, T.A., Decourcy, K.R. & Congdon J.D. 2005. Assessment in contests of male lizards (*Anolis carolinensis*): how should smaller males respond when size matters? *Animal Behaviour*, **69**, 1325-1336.

John-Alder, H.B., McMann, S., Katz, L.S., Gross, A. & Barton, D.S. 1996. Social modulation of exercise endurance in a lizard (*Sceloporus undulatus*). *Physiological Zoology*, **69**, 547-567.

Johnstone, R.A. 1997. The evolution of animal signals. 155–178. En: J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.), *Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell.

Jordan, M.A. & Snell, H.L. 2002. Life history trade-offs and phenotypic plasticity in the reproduction of Galapagos lava lizards (*Microlophus delanonis*). *Oecologia*, **130**, 44-52.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. & Llorente G.A. 2007. Multivariate and Geometric morphometrics in the analysis of sexual dimorphism variation in *Podarcis* Lizards. *Journal of Morphology*, **268**, 152-165.

Kaliontzopoulou, A., Carretero, M.A. & Llorente, G.A. 2008. Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in Podarcis lizards: joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**, 111-124.

Kaliontzopoulou, A., Dean, C.A., van der Meijden, A., Perera, A. & Carretero, M.A. 2012. Relationships between head morphology, bite performance and ecology in two species of Podarcis wall lizards. *Evolutionary Ecology*, **26**, 825-845.

Karr, J.R. 1990. The avifauna of Barro Colorado Island and the Pipeline Road, Panama. 183-198. En: Gentry, A.H. (ed.), Four neotropical rainforests: New Haven, Connecticut, USA; Yale University Press.

Keogh, J.S., Noble, D.W.A., Wilson, E.E. & Whiting, M.J. 2012. Activity predicts male reproductive success in a polygynous lizard. *PLoS ONE*, **7**, e38856.

Keogh, J.S., Umbers, K.D.L., Wilson, E.E., Stapley, J. & Whiting, M.J. 2013. Influence of alternate reproductive tactics and pre- and postcopulatory sexual selection on paternity and offspring performance in a lizard. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **67**, 629-638.

Klukowski, M., Ackerson, B. & Nelson, C.E. 2004. Testosterone and daily activity period in laboratory-housed Mountain Spiny Lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Journal of Herpetology*, **38**, 120-124.

Kodric-Brown, A., Sibly, R.M. & Brown, J.H. 2006. The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 8733-8738.

Kratochvíl, L. & Frynta, D. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid lizards (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **76**, 303-314.

- Kratochvil, L., Fokt, M., Reháč, I. & Frinta, D.** 2003. Misinterpretation of character scaling: a tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology*, **81**, 1112-1117.
- Kvarnemo, C. & Ahnesjö, I.** 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution*, **11**, 404-408.
- Kvarnemo, C. & Ahnesjö, I.** 2002. Operation sex ratios and mating competition: 366-382. En: Hardy, I.C. (ed.), *Sex Ratios: Concepts and research methods*. Cambridge University Press.
- Kvarnemo, C. & Merilaita, S.** 2006. Mating distribution and its temporal dynamics affect operational sex ratio: a simulation study. *Biological Journal of the Linnean Society*, **89**, 551-559.
- Kvarnemo, C. & Simmons, L.W.** 2013. Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 20120042.
- Kwiatkoski, M.A. & Sullivan, B.K.** 2002. Mating system structure and population density in a polygynous lizard, *Sauromalus obesus* (=alter). *Behavioral Ecology*, **13**, 201-208.
- Lailvaux, S., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyers, J. & Irschick, D.J.** 2004. Performance capacity, fighting tactics, and the evolution of life-stage morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London*, **271**, 2501-2508.
- Lailvaux, S. & Irschick, D. J.** 2006. A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, **72**, 263-273.
- Lande, R.** 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution*, **34**, 292-307.

- Lanfri, S., Di Cola, V., Naretto, S., Chiaraviglio M. & Cardozo, G.** 2013. Understanding the ecological niche to elucidate spatial strategies of the southernmost *Tupinambis* lizards. *Amphibia-Reptilia*, **34**, 551-565.
- Langkilde, T. & Shine, R.** 2007. Interspecific conflict in lizards: Social dominance depends upon an individual's species not its body size. *Austral Ecology*, **32**, 869-877.
- Lappin, A.K. & Husak, J.F.** 2005. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, **166**, 426-436.
- López, P. & Martín, J.** 2001. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 111-116.
- Lourdais, O., Shine, R., Bonnet, X. & Brichoux, F.** 2006. Sex differences in body composition, performance and behaviour in the Columbian rainbow boa (*Epicrates cenchria maurus*, Boidae). *Journal of Zoology*, **269**, 175-182.
- Malo, A.F. Roldan, E.R.S, Garde, J., Soler, A.J. & Gomendio, M.** 2005. Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proceedings of the Royal Society B*, **272**, 149-157.
- Marler, C.A. & Moore, M.C.** 1988. Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **23**, 21-26.
- McBrayer, L.D. & White, T.D.** 2002. Bite Force, behavior, and electromyography in the Teiid Lizard, *Tupinambis teguixin*. *Copeia*, **2002**, 111-119.
- Mieres, M.M. & Fitzgerald, L.A.** 2006. Monitoring and managing the harvest of Tegu Lizards in Paraguay. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 1723-1734.

- Michener, G.R. & McLean, I.G.** 1996. Reproductive behaviour and operational sex ratio in Richardson's ground squirrels. *Animal Behaviour*, **52**, 743-758.
- Molina Borja, M., Padron Fumero, M. & Alfonso Martin, T.** 1998. Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti* (Family Lacertidae). *Ethology*, **104**, 314-322.
- Møller, A.P.** 1996. The cost of secondary sexual characters and the evolution of cost-reducing traits. *Ibis*, **138**, 112-119.
- Møller, A.P.** 1988. Testes size, ejaculate quality and sperm competition in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, **33**, 273-283.
- Møller, A.P.** 1989. Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals. *Functional Ecology*, **3**, 91-96.
- Moore, M.C.** 1988. Testosterone control of territorial behavior: tonic-release implants fully restore seasonal and short-term aggressive responses in free-living castrated lizards. *General and Comparative Endocrinology*, **70**, 450-459.
- Mowles, S.L. & Ord, T.J.** 2012. Repetitive signals and mate choice: insights from contest theory. *Animal Behaviour*, **84**, 295-304.
- Naretto, S, Cardozo, G., Blengini, C.S. & Chiaraviglio, M.** 2013. Sexual selection and dynamics of jaw muscle in *Tupinambis* lizards. *Evolutionary Biology*. DOI 10.1007/s11692-013-9257-0.
- Naganuma, K.H. & Roughgarden, J.D.** 1990. Optimal Body Size in Lesser Antillean Anolis Lizards-A Mechanistic Approach. *Ecological Monographs*, **60**, 239-256.
- McLean, M.J., Bishop, P.J. & Nakagawa, S.** 2012. Male quality, signal reliability and female choice: assessing the expectations of inter-sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, **25**, 1513-1520.

Oliveira, R., Taborsky, M. & Brockmann, H.J. 2008. *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press.

Olsson, M. & Madsen, T. 1995. Female choice on male quantitative traits - why is it so rare? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **36**, 179-184.

Olsson, M.T. & Madsen, T. 1996. Costs of mating with infertile males selects for late emergence in female sand lizards. *Copeia*, **1996**, 462-464.

Olsson, M. & Madsen, T. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. 503-578. En: Birkhead, T. R. y Møller, A. P. (eds.), *Sperm Competition and Sexual Selection*. San Diego: Academic Press.

Olsson, M., Madsen, T. & Shine, R. 1997. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. *Proceedings of the Royal Society B*, **264**, 455-459.

Olsson, M., Birkhead, T. & Shine, R. 1999. Can relaxed time constraints on sperm production eliminate protandry in an ectotherm? *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**, 159-170.

Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B. & Madsen, T. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape: the role of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, **56**, 1538-1542.

Olsson, M., Madsen, T., Ujvari, B. & Wapstra, E. 2004. Fecundity and MHC affects ejaculation tactics and paternity bias in sand lizards. *Evolution*, **58**, 906-909.

Olsson, M., Wapstra, E., Healey, M., Schwartz, T. & Uller, T. 2008. Selection on space use in a polymorphic lizard. *Evolutionary Ecology Research*, **10**, 621-627.

Orians, G. & Wittenberg J. 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist*, **137**, 29-49.

Ortiz, P.R. & Jenssen T.A. 2010. Interspecific Aggression between lizard competitors, *Anolis cooki* and *Anolis cristatellus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **60**, 227-238.

Parker, G.A. 1998. Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. 3-54. En: T.R. Birkhead y A.P. Møller (eds.), *Sperm Competition and Sexual Selection* London: Academic Press.

Parker, G.A & Courtney, P. 1983. Seasonal incidence: Adaptive variation in the timing of life history stages. *Journal of Theoretical Biology*, **105**, 147-155.

Parker, G.A. & Pizzari, T. 2010. Sperm competition and ejaculate economics. *Biological Reviews*, **85**, 897-934.

Pearson, D., Shine, R. & Williams, A. 2002. Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia*, **131**, 418-426.

Peiman, K.S. & Robinson, B.W. 2007. Heterospecific aggression and adaptive divergence in brook stickleback (*Culaea inconstans*). *Evolution*, **61**, 1327-1338.

Petrie, M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? *Animal Behaviour*, **43**, 173-175.

Pfennig, K.S. & Pfennig, D.W. 2005. Character displacement as the “best of a bad situation”: fitness trade-offs resulting from selection to minimize resource and mate competition. *Evolution*, **59**, 2200-2208.

Pitcher, T.E., Doucet, S.M., Beausoleil, J.M.J. & Hanley, D. 2009. Secondary sexual characters and sperm traits in coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. *Journal of Fish Biology*, **74**, 1450-1461.

Pizzari, T. & Wedell, N. 2013. The polyandry revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **368**, 20120041.

Porini, G. M. 2006. Proyecto *Tupinambis*, una propuesta para el manejo de *Tupinambis rufescens* y *T. merianae* en la Argentina. 65-75. En: M.L. Bolkovic y D. Ramadori (eds.), Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable. Buenos Aires: Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.

Pough, F. H., Andrews, R., Cadle, J., Crump, M., Savitzky, A. & Wells, K. 2001. *Herpetology*. New Jersey: Prentice Hall.

Presch, W. 1973. A review of the Tegu, lizard genus *Tupinambis* (Sauria: Teiidae) from South America. *Copeia*, **1973**, 740-746.

Preston, B.T., Stevenson, I.R., Pemberton, J.M., Coltman, D.W. & Wilson, K. 2003. Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B*, **270**, 633-640.

Preziosi, R.F. & Fairbairn, D.J. 2000. Lifetime selection on adult body size and components of body size in a waterstrider: opposing selection and maintenance of sexual size dimorphism. *Evolution*, **54**, 558-566.

Resolución N° 11/2011. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Boletín Oficial N° 32304.

Rieppel, O. 1980. The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **69**, 1-29.

Radder, R.S., Pizzato, L. & Shine, R. 2008. Morphological correlates of life-history variation: is lizard clutch size related to the number of germinal beds in the ovary? *Biological Journal of the Linnean Society*, **94**, 81-88.

Rodda, G.H., McCoid, M.J., Thomas, T.H. & Campbell E.W. 1999. Population trends and limiting factors in *Boiga irregularis*. 236-253. En: G. H. Rodda, Y. Sawai, D. Chiszar, and H. Tanaka (eds.), Problem snake management: the habu and the brown treesnake. Comstock, Ithaca, New York, USA and London, United Kingdom.

Rodda, G.H., Campbell, E.W. & Thomas, T.H. 2001. A high validity census technique for herpetofaunal assemblages. *Herpetological Review*, **32**, 24-30.

Roughgarden, J. & Akcay, E. 2010. Do we need a Sexual Selection 2.0? *Animal Behaviour*, **79**, e1-e4.

Ruby, D.E. 1978. Seasonal changes in the territorial behavior of the iguanid lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Copeia*, **1978**, 430-438.

Schaefer, J.F., Duvernell, D.D. & Kreiser, B.R. 2011. Ecological and genetic assessment of spatial structure among replicate contact zones between two topminnow species. *Evolutionary Biology*, **25**, 1145-1161.

Schoener, T.W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, **155**, 474-477.

Searcy, W.A. & Nowicki, S. 2005. *The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems*. New Jersey: Princeton University Press.

Servedio, M.R. & Noor, M.A.F. 2003. The role of reinforcement in speciation: theory and data. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 339-364.

Servedio, M.R. 2004. The what and why of research on reinforcement. *PLoS Biol*, **2**(12), e420.

Sheldon, B. C. 1994. Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **257**, 25-30.

Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology*, **64**, 419-464.

Shine, R. 2003. Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **270**, 995-1004.

Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P.S. & Mumpuni. 1999. Reticulated pythons in Sumatra: biology, harvesting and sustainability. *Biological Conservation*, **87**, 349-357.

Shuster, S.M. & Wade, M.J. 2003. *Mating systems and strategies*. New Jersey: Princeton University Press.

Shuker, D.M. 2010. Sexual selection: endless forms or tangled bank? *Animal Behaviour*, **79**, e11-e17.

Simmons, L.W. & Emlen D.J. 2006. Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, **31**, 16346-16351.

Sinervo, B. & Lively, C.M. 1996. The rock–paper–scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, **380**, 240-243.

Slatkin M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, **38**, 22-630.

Stamps, J. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. 169-204. En: R. B. Huey, E. R. Pianka & T. W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Cambridge: Harvard University Press.

Stamps, J.A., Losos, J.B. & Andrews R.M. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. *The American Naturalist*, **149**, 64-90.

Sugg, D.W., Fitzgerald, L.A. & Snell, H.L. 1995. Growth rate, timing of reproduction, and size dimorphism in the south-western earless lizard (*Cophosaurus texanus scitulus*). *The Southwestern Naturalist*, **40**, 193-202.

Svensson, E.I. 2013. Beyond hybridization: diversity of interactions with heterospecifics, direct fitness consequences and the effects on mate preferences. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 270-273.

Székely, T., Reynolds, J.D. & Figuerola, J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*, **54**, 1404-1413.

Tokarz, R.R. 1985. Mate choice in lizards: a review. *Herpetological Monographs*, **9**, 17-40.

Tokarz R.R., McMann, S., Seitz, L. & John-Alder, H.B. 1998. Plasma corticosterone and testosterone levels during the annual reproductive cycle of male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Physiological Zoology*, **71**, 139-146.

Tokarz, R.R. 2008. Males distinguish between former female residents of their territories and unfamiliar, nonresident females as preferred mating partners in the lizard *Anolis sagrei*. *Journal of Herpetology*, **42**, 260-264.

Tood, A.C. 2008. Using testis size to predict the mating systems of New Zealand geckos. *New Zealand Journal of Zoology*, **35**, 103-114.

Tourmente, M. 2008. Los espermatozoides de ofidio y su relación con el riesgo de competencia espermática. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.

Tsitrone, A., Duperron, S. & David, P. 2003. Delayed selfing as an optimal mating strategy in preferentially outcrossing species: Theoretical analysis of the optimal age at first reproduction in relation to mate availability. *The American Naturalist*, **162**, 318-331.

Uller, T. & Olsson, M. 2008. Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology*, **17**, 2566-2580.

Van Noordwijk, A.J. & de Jong, G. 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *The American Naturalist*, **128**, 137-142.

Vanhooydonck, B., Herrel, A.Y., Van Damme, R. & Irschik, D.J. 2005 a. Does dewlap size predict male bite performance in Jamaican *Anolis* lizards? *Functional Ecology*, **19**, 38-42.

- Vanhooydonck, B. Herrel, A.Y., Van Damme, R., Meyers, J.J. & Irschik, D.J.** 2005 b. The relationship between dewlap size and performance changes with age and sex in a Green Anole (*Anolis carolinensis*) lizard population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59**, 157-165.
- Vercken, E., Massot, M., Sinervo, B. & Clobert, J.** 2007. Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Evolutionary Biology*, **20**, 221-232.
- Vincent, S.E. & Herrel, A.** 2007. Functional and ecological correlates of ecologically based dimorphisms in squamate reptiles. *Integrative and Comparative Biology*, **47**, 172-188.
- Vitousek, M.N.** 2009. Investment in mate choice depends on resource availability in female Galápagos marine iguanas (*Amblyrhynchus cristatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 105-113.
- Vitt, L.J. & Cooper, W.E.Jr.** 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 995-1002.
- Vitt, L.J. & Cooper, W.E.Jr.** 1986. Tail loss, tail color, and predator escape in *Eumeces* (Lacertilia: Scincidae): age-specific differences in costs and benefits. *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 584-592.
- Vitt, L.J. & Cadwell, J.P.** 2009. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptilians (3rd ed.)*. Massachusetts: Burlington, Academic Press.
- Wade, M. & Arnold, S.J.** 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behavior, female choice and sperm procedent. *Animal Behavior*, **28**, 446-461.

Webb, J.K., Brook, B.W. & Shine, R. 2003. Does foraging mode influence life history traits? A comparative study of growth, maturation and survival of two species of sympatric snakes from south-eastern Australia. *Austral Ecology*, **28**, 601-610.

Wikelski, M. & Trillmich, F. 1997. Body size and sexual size dimorphism in marine iguanas fluctuate as a result of opposing natural and sexual selection: an island comparison. *Evolution*, **51**, 922-936.

Whiting, M.J., Webb, J.K. & Keogh J.S. 2009. Flat lizard female mimics use sexual deception in visual but not chemical signals. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **276**, 1585-1591.

Wyman, M.T., Charlton, B.D., Locatelli, Y. & Reby, D. 2011. Variability of Female Responses to Conspecific vs. Heterospecific Male Mating Calls in Polygynous Deer: An Open Door to Hybridization? *PLoS ONE*, **6**: e23296 doi:10.1371/journal.pone.0023296.

Zamudio, K.R. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: a population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*). *Evolution*, **52**, 1821-1833.

Zamudio, K. & Sinervo, B. 2000. Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 14427-14432.

Zamudio, K.R. & Sinervo, B. 2003. Ecological y social contexts for the evolution of alternative mating strategies. 83-106. En: Fox, S.F.; J.K. McCoy y T.A. Baird (eds.), *Lizard Social behaviour*. Baltimore and London; The Johns Hopkins University Press.

Zak, M. 2008. Patrones espaciales de la vegetación de la provincial de Córdoba. Análisis complementario de información satelital y datos de campo. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.

ANEXO: PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

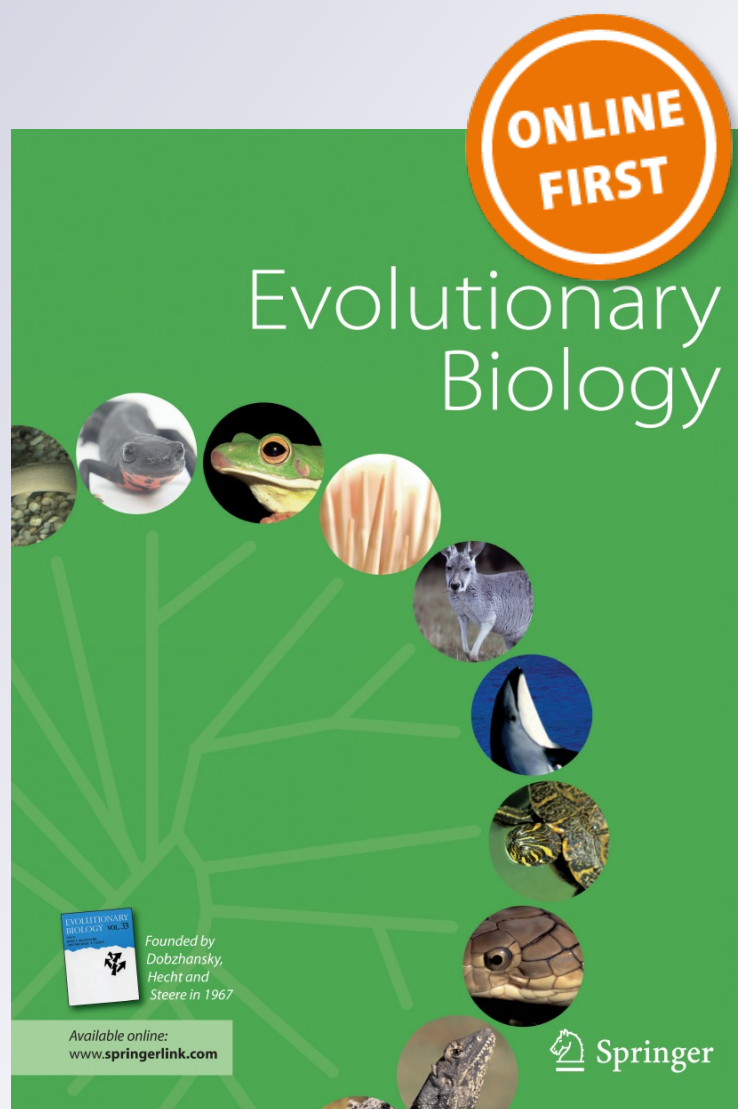
Sexual Selection and Dynamics of Jaw Muscle in Tupinambis Lizards

**Sergio Naretto, Gabriela Cardozo,
Cecilia S. Blengini & Margarita
Chiaraviglio**

Evolutionary Biology
Evolutionary Biology

ISSN 0071-3260

Evol Biol
DOI 10.1007/s11692-013-9257-0



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer Science +Business Media New York. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".

Sexual Selection and Dynamics of Jaw Muscle in *Tupinambis* Lizards

Sergio Naretto · Gabriela Cardozo ·
Cecilia S. Blengini · Margarita Chiaraviglio

Received: 15 May 2013 / Accepted: 4 September 2013
© Springer Science+Business Media New York 2013

Abstract Sexual dimorphism patterns provide an opportunity to increase our understanding of trait evolution. Because selective forces may vary throughout the reproductive period, measuring dimorphism seasonally may be an interesting approach. An increased male head size may be important in intersexual and intrasexual interactions. In *Tupinambis* lizards, a big head is attributed in part to a large adductor muscle mass. Competition for mating can differ in species with different sex ratio and different degrees of sexual size dimorphism. We examined sexual differences in mass of the pterygoideus muscle, its temporal variation throughout the reproductive period and the relationship between muscle and reproductive condition in *Tupinambis merianae* and *T. rufescens*. We characterized sexual size dimorphism and sex ratio in both species. Mature males had larger jaw muscles than mature females in both species, mainly during the reproductive season. The dimorphism in jaw muscle was due to an increase in muscle mass in sexually active males. Seasonal increases in muscle mass and variation between immature and mature individuals suggest that the jaw muscle might be a secondary sexual character. We propose that the pterygoideus muscle may act as a signal of reproductive condition of males because it is associated with testis size and sperm presence. The patterns of sexual dimorphism in jaw muscle in both species were similar; however, the comparison shows how sexual characters remain dimorphic in different

competition contexts and in species with different degrees of body size dimorphism. Our results suggest that jaw muscle as sexual character could be influenced by inter- and intrasexual selective pressures.

Keywords Secondary sexual character · Sexual dimorphism · Seasonal variation · Pterygoideus muscle · *Tupinambis merianae* · *Tupinambis rufescens*

Introduction

Differentiation between males and females in morphology, performance, behaviour and many other traits has long been a paradigm for evolutionary biologists (Darwin 1871; Andersson 1994). Patterns of sexual dimorphism provide an opportunity to increase our understanding of trait evolution because they result from selection forces that act differentially on individuals of each sex (Cox et al. 2003; Corl et al. 2009). Sexual size dimorphism is common in reptiles (Schoener 1977; Stamps 1983) and has been documented in lizards, with males typically being larger than females (Fitch 1981; Cox et al. 2007). Another important aspect to consider is sexual dimorphism of different body parts (Anderson and Vitt 1990; Herrel et al. 1996; Butler et al. 2000); indeed, the relative size of different body parts can be very informative of the selective pressures imposed on each sex (Cooper and Vitt 1989; Braña 1996; Hews 1996; Butler and Losos 2002; Kratochvil et al. 2003). Several hypotheses have been proposed to explain the evolution of morphological differences between sexes, including differential niche utilization, intersexual food competition, and sexual selection (Hendrick and Temeles 1989; Andersson 1994). In a reproductive context, sexual

S. Naretto (✉) · G. Cardozo · C. S. Blengini · M. Chiaraviglio
Laboratorio de Biología del Comportamiento, Facultad de
Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Instituto de Diversidad y
Ecología Animal IDEA (CONICET-UNC), Universidad
Nacional de Córdoba, Vélez Sársfield 299, CP X5000JJC
Córdoba, Argentina
e-mail: naretto-sergio@gmail.com

dimorphism of structures may be the result of intrasexual selection pressures when individuals compete for mates (Stamps 1983; Cox et al. 2003) and of intersexual selection pressures when signals for mate preference are identified (Cooper and Vitt 1993; Irschick et al. 2007). The traditional focus on the design of static signals such as ornaments has failed to fully explain sexual selection in a number of important systems (Mowles and Ord 2012). In addition, unravelling mechanisms underlying the evolution of sexual dimorphism can be complicated due to variation in the selective pressures acting during different periods of activity. In some species, such as *Anolis carolinensis*, the dewlap area changes seasonally, being larger in the spring reproductive season (Irschick et al. 2006). Because the strength of selective forces may vary at different moments during the reproductive period, measuring dimorphism over time and interpreting it as a dynamic trait may be an interesting approach to the understanding the evolution of sexual traits.

Secondary sexual traits evolve through the process of sexual selection, either via female choice, male–male competition or a combination of both (Berglund et al. 1996). An increased male head size may simultaneously be important in intersexual interactions (Herrel et al. 1996, 1999; Gvozdik and Van Damme 2003) and intrasexual interactions (Vitt and Cooper 1985; Bull and Pamula 1996; Gvozdik and Van Damme 2003). During copulation the male lizard typically bites the female on the back of the neck as he mounts her (Pough et al. 2001). Another important role of biting lies in determining the outcome of aggressive interactions (Lailvaux et al. 2004; Huyghe et al. 2005; Lappin and Husak 2005; Husak et al. 2006). Bite force is strongly correlated with body and head sizes in several lizard taxa (Anderson et al. 2008; Herrel et al. 2009) among which *Tupinambis* males exhibit larger body size than females (Anderson and Vitt 1990; Fitzgerald et al. 1991). A big head in *Tupinambis* lizards is attributed in part to a large adductor muscle mass (Rieppel 1980), with the pterygoideus muscle forming a large mass around the posterior portion of the lower jaw (McBrayer and White 2002). Individuals with greater heads could be more successful in male–male contest where jaws are considered as armaments (Bull and Pamula 1996). The expression of sexual characters often shows evidence of condition dependence. For example, some secondary sexual traits develop at sexual maturity, which generally enhances trait expression (Moller 1996). Traits that increase considerably in relative size with maturation are likely to be those that are necessary for successful breeding (Hendry and Berg 1999). Moreover, secondary sexual characters can indicate the reproductive condition or reproductive potential (Lailvaux and Irschick 2006). By choosing males with sexual ornaments, females would also benefit if such selection maximized the chances of females to mate with

high quality fertile males (Sheldon 1994). Another function of male sexual character could be that of signalling to other males the competitiveness of the ejaculate (Malo et al. 2005). Thus, sexual selection can operate through different processes in the same structure.

Competition for mating opportunities among males has long been recognized as a potent selective pressure shaping the evolution of secondary sexual traits (Simmons and Emlen 2006). Competition may differ in species with different sex ratio of individuals qualified to mate (Ahnesjö et al. 2001; de Jong et al. 2009) and has important consequences for sexual selection (Kvarnemo and Ahnesjö 1996). Variation in body size, sexual characters and gonadal investment among male lizards may be related to differences in reproductive strategies (Dial et al. 2008). Body size may be advantageous for reproductive behavior (Olsson 1993). Furthermore, interspecific variation in the degree of sexual body size dimorphism may provide additional information to interpret variation in sexual traits. Interpreting the relationship among sexual body size dimorphism, sex ratio, and jaw muscle traits between related species may contribute to our understanding of selective pressures acting on sexual characters.

Interpreting the proximate causes that lead to morphological differentiation between and within males and females can be crucial to elucidating the evolutionary pressures acting on each sex and species (Kaliontzopoulou et al. 2008). Accordingly, *Tupinambis merianae* and *T. rufescens* provide a good model system for studying evolution of sexual traits and seasonal changes therein because they are closely related species (Cabaña et al. 2013) and share bioecological traits (Cardozo et al. 2012). Their reproductive behaviour is limited to a period of the active season (Fitzgerald et al. 1991, 1993), and larger *Tupinambis* individuals are more aggressive and dominant than smaller ones (Herrel et al. 2009).

In the present study, we characterized the pterygoideus muscle in *T. merianae* and *T. rufescens* in a sexual selection context. First, we examined sexual differences in the jaw muscle in mature and immature individuals. Second, we examined the intrasexual variation, temporal dynamics of jaw muscle and the relationship between jaw muscle and reproductive condition. Finally, we characterized sexual size dimorphism and sex ratio in both species to interpret variations in jaw muscle size.

Methods

Species and Study Area

Tupinambis merianae and *T. rufescens* are big-sized Teiidae lizards that reach large body sizes at adulthood (Avila-Pires 1995; Andrade and Abe 1999) and that undergo a

great shift in body size during ontogeny. They are geographically close species that occur in the southernmost area of the distribution of the genus in South America (Cei 1993; Colli et al. 1998). These species overwinter in burrows and emerge during the warm season (October to March); they are seasonal breeders that reproduce from about October to January (Fitzgerald et al. 1991, 1993). Both species are included in Appendix II of the Convention on International Trade of Endangered Species of Wild Fauna and Flora (CITES); in Argentina, commercial harvest is allowed (Porini 2006; Res. 11/2011, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación). Scientific studies based on the examination of specimens collected for the international skin trade provided important knowledge of the biology of the species (Shine et al. 1999).

Data Collection

Tupinambis individuals were caught weekly from wild populations by local authorized hunters in central Argentina (*T. rufescens*: 29°35'W, 64°10'S to 31°10'W, 63°15'S and *T. merianae*: 30°55'W, 63°40'S to 31°45'W, 62°15'S) between October and March. We are authorized by the government environmental agencies for scientific capture, and we selected and accompanied authorized local people to standardize the sampling protocol with the aim of avoiding sex and size bias in capture rates. Specimens were killed for the legal skin trade, in accordance with AVMA Guidelines on Euthanasia (AVMA 2007). We recorded species, date, sex and sexual maturity (mature or immature). We measured the snout vent length (SVL) to the nearest 0.5 cm with a ruler and body mass (BM) to the nearest 50 g with a balance. In males we dissected and weighed the mass of both testes (TM) to the nearest 0.1 g using an electronic balance (Traveler TA302; OHAUS; New Jersey, USA). We determined sex and sexual maturity of lizards by inspecting the reproductive organs. Females were considered reproductive if they had oviductal eggs or enlarged vitellogenic follicles. In males, we recorded the presence or absence of sperm in epididymides; samples of seminal fluid were examined under a phase contrast microscopy (model eclipse Ti; Nikon Instruments Inc.; Tokyo, Japan). We categorized mature males as sexually active males (with presence of sperm) or males without sperm. The SVL of the smallest reproductive female and male was used to estimate minimum size at sexual maturity (Madsen et al. 2006; Cardozo and Chiaraviglio 2011). In total, we evaluated 693 *T. merianae* and 130 *T. rufescens* individuals.

Muscle Dissection

We dissected the pterygoideus muscle for all individuals. We selected the superficial pterygoideus layer because it is

active during the power phase of biting in *Tupinambis* lizards and has an important role in both force production and jaw stabilization (Rieppel 1980; McBrayer and White 2002). The superficial pterygoideus muscle mass (PMM) was determined to the nearest 0.1 g using an electronic balance (Traveler TA302; OHAUS; New Jersey, USA). To show values for relative muscle mass in the figures, we used an index of PMM, which was calculated as PMM (g) divided by BM (g), multiplied by 100.

Data Analyses

An analysis of covariance (ANCOVA) was used to assess morphological changes, independent of variation in body size. Muscle mass, BM and TM were log₁₀ transformed. We compared PMM between sexes with an ANCOVA using BM as covariate in each species. We also compared between species with an ANCOVA using BM as covariate. We compared temporal changes in muscle mass using an ANCOVA, with sampling month as class effect and BM as covariate. We assessed the difference in PMM among mature males sampled during the breeding season using an ANCOVA, with presence or absence of sperm as class effect and body mass as covariate. We tested for homogeneity of slopes among treatment groups with a treatment by covariate interaction term, which we retained in model when significant and omitted when non significant. To compare the relative amount of variation in PMM between sexes we used the coefficient of variation (CV). We used Levene's test to examine whether the variance of PMM differed among months. Pterygoideus muscle mass was regressed on BM. The slope of these regressions estimated the relative relationships: a slope of 1 indicated isometry, a slope greater than 1.0 indicated positive allometry, and a slope less than 1.0 indicated negative allometry (Bonduriansky 2007; Araujo and Tschinkel 2010). We calculated sex ratio using sexually mature lizards during the breeding season; to test for difference in the proportion of sexes we used a Chi square test. We used SVL to calculate an index of sexual size dimorphism (SSD) (Lovich and Gibbons, 1992). A negative SSD value indicated that males were the larger sex and a positive SSD value indicated the opposite. All statistical analyses were made using SPSS 16.0 (SPSS 16.0 Inc., Chicago, IL, USA).

Results

The smallest sexually active male was 29.5 cm SVL for *T. merianae* and 30.5 cm SVL for *T. rufescens*. The smallest sexually active female was 32 cm SVL in both species. Pterygoideus muscle mass was greater in mature males than in mature females in each species (Table 1). In

immature individuals, PMM was similar between sexes in each species (Table 1), whereas it differed between species in mature males (ANCOVA: species effect term $F_{1, 449} = 5.95, P = 0.015$), being higher in *T. rufescens*; by contrast, PMM did not differ between species in mature females (ANCOVA: species effect term, $F_{1, 292} = 0.12, P = 0.732$).

We observed a positive relationship between PMM and BM in mature males and females of both species (Fig. 1) (*T. merianae* males: $F_{1,363} = 1,799.12, r = 0.83, P < 0.001$; *T. merianae* females: $F_{1,274} = 676.03, r = 0.71, P < 0.001$; *T. rufescens* males: $F_{1,85} = 409.13, r = 0.83, P < 0.001$; *T. rufescens* females: $F_{1,17} = 15.73, r = 0.45, P < 0.001$), but with a different slope between sexes (Table 1). Slopes were steeper for males than for females. The slope for each sex was similar between species (ANCOVA: Males: interaction term species*covariate log10BM $F_{1,448} = 0.69, P = 0.407$; Females: interaction term species*covariate log10BM $F_{1,291} = 0.69, P = 0.406$).

We observed differences in the CV of PMM between sexes in both species, which was approximately twice as high in males as in females for both species (CV *T. merianae* mature males: 73.68; CV *T. merianae* mature females: 34.19; CV *T. rufescens* mature males: 65.06; CV *T. rufescens* mature females: 26.66). The variance of PMM varied among months in *T. merianae* males; in *T. rufescens* males, although there were no statistical differences, a trend to temporal variation in CV is observed in Fig. 2 (Levene's test: *T. merianae*: $F_{5,359} = 3.57, P = 0.004$; *T. rufescens*: $F_{5,81} = 2.21, P = 0.061$). In females, the variance was homogeneous among months (Levene's test: *T. merianae*: $F_{5,270} = 0.394, P = 0.853$; *T. rufescens*: $F_{4,14} = 2.625, P = 0.080$). Pterygoideus muscle mass varied among months in mature males (ANCOVA: *T. merianae*: month effect term, $F_{5,353} = 4.28; P < 0.001$; *T. rufescens*: month effect term, $F_{5,80} = 2.75; P = 0.024$)

(Fig. 2). The greatest PMM was observed in *T. merianae* males in the samples taken in November and December and in *T. rufescens* males in November.

During the period of sperm presence (October–December), males with sperm in epididymides showed greater PMM and TM than mature males without sperm (Table 2). The analysis of males with sperm showed that PMM and TM were similar between species (ANCOVA: PMM: $F_{1,148} = 3.35; P = 0.069$; TM: $F_{1,146} = 3.582; P = 0.06$). The difference in PMM between sexually active males and mature females during reproductive period (October–December) was similar between species (ANCOVA PMM 2 factors species and sex: interaction term species*sex $F_{5,387} = 0.05, P = 0.827$).

Pterygoideus muscle mass was significantly associated with TM in sexually active males in both species during the breeding season. In addition, PMM was positively correlated with TM (Table 3) and the slope was similar between species (ANCOVA: interaction term $F_{1,146} = 1.82, P = 0.176$).

Tupinambis rufescens presented greater sexual size dimorphism than *T. merianae*. The index of SSD for *T. merianae* was -0.04 (ANOVA SVL, $F_{1,661} = 31.93; P < 0.001$) and -0.15 for *T. rufescens* (ANOVA SVL, $F_{1,115} = 39.79; P < 0.001$). During the breeding season (October–December), mature sex ratio of *T. rufescens* was = 4.11: 1 (70 males and 17 females) (Chi Square Test: $\chi^2 = 32.29; df = 1; P = 0.001$) and mature sex ratio of *T. merianae* was = 1.41: 1 (325 males and 245 females) (Chi Square Test: $\chi^2 = 11.23; df = 1; P = 0.001$).

Discussion

Tupinambis males and females might be subjected to different selective pressure intensity on jaw muscles because

Table 1 Mean of pterygoideus muscle mass (PMM) and ANCOVA results for log10-transformed PMM with sex as class effect and log10-transformed body mass (BM) as covariate for immature and mature individuals of both species studied

Species	Maturity class	Sex	N	Mean PMM (g) ± SE	Sex (F)	Covariate Log10 BM (F)	Interaction sex × Cov (F)	Model R ²
<i>Tupinambis merianae</i>	Immature (df = 1,18)	Males	9	6.07 ± 1.52	0.11	53.67***	–	0.722
		Females	12	5.16 ± 0.45				
<i>Tupinambis merianae</i>	Mature (df = 1,637)	Males	365	46.09 ± 1.77	100.68***	1,772.44***	132.73***	0.886
		Females	276	14.43 ± 0.30				
<i>Tupinambis rufescens</i>	Immature (df = 1,8)	Males	4	5.16 ± 1.10	2.51	46.19***	–	0.841
		Females	7	6.26 ± 0.56				
<i>Tupinambis rufescens</i>	Mature (df = 1,102)	Males	87	62.43 ± 4.26	9.04**	79.12***	10.68**	0.891
		Females	19	10.88 ± 0.65				

Pterygoideus muscle mass is expressed in grams (g)

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$

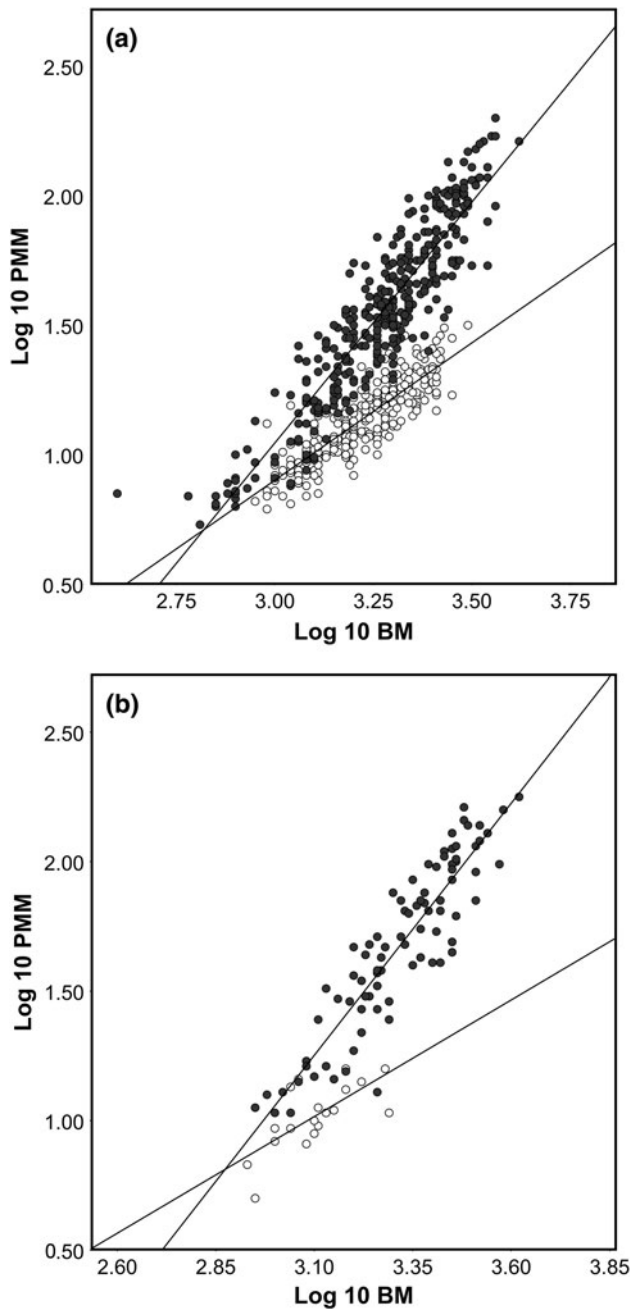


Fig. 1 Relationship between pterygoideus muscle mass (PMM) and body mass (BM) for mature males (solid symbols) and mature females (empty symbols) of *T. merianae* (a) and *T. rufescens* (b). Least-square regression lines are shown for males and females of each species (*T. merianae* males: $y = -4.53 + 1.86 x$; *T. merianae* females: $y = -2.27 + 1.06 x$; *T. rufescens* males: $y = -4.78 + 1.95 x$; *T. rufescens* females: $y = -1.75 + 0.89 x$)

the pterygoideus muscle mass was sexually monomorphic in immature individuals and dimorphic at maturity. Moreover, males of both lizard species had larger jaw muscles than females. The sexual dimorphism observed in the jaw muscle was due to an increase in muscle mass in sexually active males. The results obtained in *T. merianae*

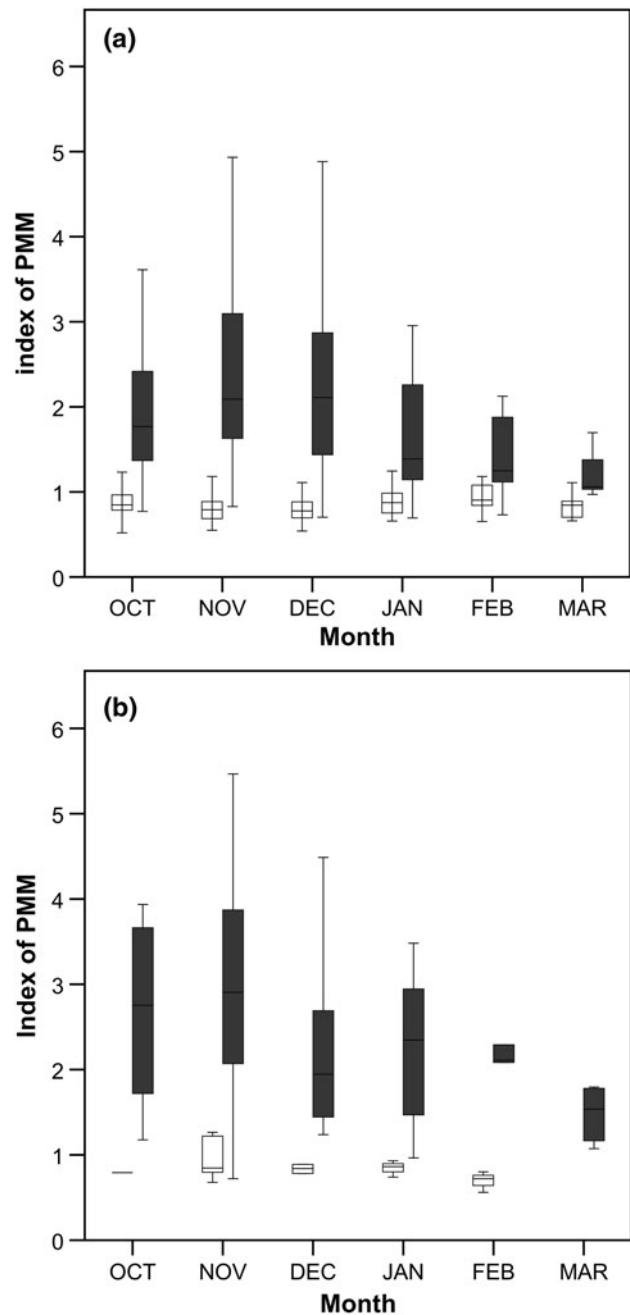


Fig. 2 Plots of mean PMM index of mature males (grey) and females (white) of *T. merianae* (a) and *T. rufescens* (b). Presence of sperm: October–December

and *T. rufescens* indicate important sexual variation in terms of temporal dynamics of the pterygoideus muscle. Seasonal increase of muscle mass during the reproductive period and variation between immature and mature individuals can provide important insights into the function of jaw muscle as a secondary sexual character. Our data on wild populations of *T. merianae* and *T. rufescens* reveal similar patterns of sexual dimorphism in jaw muscle and temporal variation.

Table 2 Means of pterygoideus muscle mass (PMM) and testis mass (TM) of mature males with and without sperm in epididymides during the breeding season (presence of sperm: October–December) and

ANCOVA results for log transformed data with presence of sperm as class effect and log10-transformed body mass (BM) as covariate

		With sperm (g) ± S.E	Without sperm (g) ± S.E	Sperm class (<i>F</i>)	Covariate Log Body mass (<i>F</i>)
<i>Tupinambis merianae</i>	PMM (df = 1,194)	55.07 ± 3.70 (<i>N</i> = 103)	35.64 ± 2.67 (<i>N</i> = 94)	76.77 ***	1,157.53 ***
	TM (df = 1,195)	5.93 ± 0.29 (<i>N</i> = 102)	4.11 ± 0.30 (<i>N</i> = 96)	23.76 ***	83.22 ***
<i>Tupinambis rufescens</i>	PMM (df = 1,56)	77.30 ± 6.35 (<i>N</i> = 45)	37.61 ± 8.53 (<i>N</i> = 14)	17.85 ***	351.56 ***
	TM (df = 1,54)	8.27 ± 0.67 (<i>N</i> = 44)	4.52 ± 0.56 (<i>N</i> = 13)	4.01 *	23.30 ***

Pterygoideus muscle mass and testis mass are expressed in grams (g)

*** *P* < 0.001; ** *P* < 0.01; * *P* < 0.05

Table 3 Regression results for the relationship of log10- transformed testis mass (TM) with total log10-transformed pterygoideus muscle mass (PMM) in sexually active males of the two species studied

	<i>N</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>	Slope	<i>a</i>
Log10 TM <i>Tupinambis merianae</i>	103	0.27	0.001	0.57	1.24
Log10 TM <i>Tupinambis rufescens</i>	45	0.46	0.001	0.79	1.12

*R*² squared correlation coefficient, *P* *P* value of *R*², *Slope*, *a* intercept

It has been hypothesized that sexual selection would lead to the evolution of positive allometry, and that positive allometry would be a characteristic attribute of sexually selected traits (signal and weapon traits) (Petrie 1992; Kodric-Brown et al. 2006). Both in *T. merianae* and *T. rufescens*, the differences in the relationships between jaw muscle mass and body mass would be most likely related to sex. In females, this relationship was isometric, whereas in males jaw muscle increased more than proportional with increasing body size. Several studies have shown a direct link between relative head size and the ability to win male–male contests (Hews 1990; Molina Borja et al. 1998; Herrel et al. 2001; Gvozdik and Van Damme 2003). Moreover, during intersexual interactions (i.e., courtship, copulation), males may benefit from increased bite performance, because males with great muscle mass will be able to grasp a female to copulate (Gvozdik and Van Damme 2003), a behaviour observed in *Tupinambis merianae* (personal observation). When the male can grasp by biting the female, it will succeed to copulate with her. In addition, if males fight between them, males with high biting force might be favored. Pterygoideus muscle can have multiple functions and individuals with greater heads could be more successful in intrasexual contest and intersexual interaction where jaws are considered as armaments. Large body size can be considered a trait that is also involved in reducing the relative cost of carrying a large sex trait (Moller 1996); hence, *Tupinambis* males may benefit by increased body size.

Few studies have examined seasonal changes in dimorphism (Vitt and Cooper 1985) or addressed sexual characters as dynamic in relation to selective pressures. *Anolis* lizards with enlarged dewlaps tend to exhibit high bite forces, and a large dewlap is an important trait for polygynous lizards that often bite one another during male encounters (Vanhooydonck et al. 2005a, b). Irschick et al. (2006) indicated that head shape in green anoles remained constant across seasons, but bite force and dewlap changed. In *Tupinambis*, we observed that the variability in jaw muscle is associated with a temporal pattern in males. In addition, we observed males with increased muscle mass in the breeding season. According to Moller (1996), males may reduce the maintenance costs of secondary sexual characters by simply moulting those traits when they are not necessary. Based on our results, we highlight the importance of considering secondary sexual characters as dynamic traits because sexual selection would act not only by changing the size of the structure but also by adjusting the period of increased expression of the jaw muscle.

Signals are behavioural or morphological traits that influence other individuals (Henningesen and Irschick 2012); however, exploring what information is conveyed within a signal is a major challenge. For instance, in male green anoles the size of the dewlap is positively correlated with bite force, suggesting that it is a reliable signal (Vanhooydonck et al. 2005b; Irschick et al. 2006). Sexually active males of *Tupinambis* showed greater pterygoideus muscle mass than mature males without sperm in epididymides, independently of body size. Moreover, we found that sexually active males that had greater jaw muscle mass also had a greater testes mass. In *Tupinambis merianae* males in captivity, testosterone levels were found to be associated with reproductive activity (Chamut et al. 2012). Huyghe et al. (2010) showed that an increase in testosterone in *Gallotia galloti* caused an increase in jaw adductor muscle mass, without affecting bite force, however this muscle is situated at the side of the head, the muscle function may have become a visual signal (Herrel et al.

1999). Another explanation for the function of male sexual characters proposes that they advertise not only competitive ability, but also ejaculate quality (Sheldon 1994; Malo et al. 2005). We suggest that in *Tupinambis*, pterygoideus muscle may act as a signal of male quality because it is associated with the presence of sperm and testis size.

A male-biased sex ratio usually leads to increased intensity of sexual selection due to a greater competition among males, and often to strong mate choice in females (Clutton-Brock and Vincent 1991; Kvarnemo and Merilaita 2006). In *T. rufescens*, with a more male-biased sex ratio than *T. merianae*, the high intrasexual competition may be expected to lead to a greater increment in muscle mass in sexually active males than in *T. merianae*. However, our results show no difference in pterygoideus muscle mass of sexually active males between species, probably because sexual characters can be influenced not only by sex ratio but also by sexual differences in body size. Species like *T. merianae*, with less sexual body size dimorphism, are more likely to have intersexual pressures than species with marked sexual body size dimorphism, because males would need more force for grasping females during copulation. *Tupinambis merianae* and *T. rufescens* are different in sex ratio and sexual size dimorphism; however, they exhibit similar sexual dimorphism patterns of the jaw muscle (a sexually dimorphic and seasonal trait). Although sexual dimorphism of the jaw muscle could be a conservative trait in these closely related species, in *T. merianae*, muscle could be influenced mainly by intersexual pressures, whereas in *T. rufescens* the same character may be influenced by intrasexual competition.

To conclude, our results show that there is a significant positive correlation between muscle and testis mass; moreover, the increase in jaw muscle mass is associated with sperm presence, suggesting that the relative size of jaw muscle acts as an honest signal of reproductive condition of males. Furthermore, examining secondary sexual trait expression considering temporal processes proves helpful for understanding the factors shaping the processes of sexual selection.

Acknowledgments We are grateful to rural people from the study area for their invaluable assistance in the field, especially Carlos Beck of Villa del Rosario, Cordoba. This study was funded by Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT), MinCyT Córdoba -Préstamo BID-PID No. 013/2009, Secretaría de Ciencia y Tecnología (SeCyT) and Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. SN and CB are students of the Biological Doctorate of the Universidad Nacional de Córdoba and fellowship holders of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). GC is a researcher of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). MCH is Professor and senior scientist of the National University of Córdoba. The authors thank anonymous reviewers for constructive comments on previous versions of the manuscript.

Ethical standards The authors declare that this paper comply with the current laws of Argentina.

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Ahnesjö, I., Kvarnemo, C., & Merilaita, S. (2001). Using potential reproductive rates to predict mating competition among individuals qualified to mate. *Behavioral Ecology*, 12(4), 397–401.
- Anderson, R. A., McBrayer, L. D., & Herrel, A. (2008). Bite force in vertebrates: Opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(4), 709–720.
- Anderson, R. A., & Vitt, L. J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84(2), 145–157.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Andrade, D. V., & Abe, A. S. (1999). Gas exchange and ventilation during dormancy in the tegu lizard *Tupinambis merianae*. *Journal of Experimental Biology*, 202, 3677–3685.
- Araujo, M. B., & Tschinkel, W. R. (2010). Worker allometry in relation to colony size and social form in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Science*, 2010, 1–10.
- Avila-Pires, T. C. (1995). Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 299, 546–564.
- AVMA (American Veterinary Medical Association) (2007). *Guidelines on euthanasia. Formely report of the AVMA panel on euthanasia*. http://www.avma.org/issues/animal_welfare/euthanasia.pdf.
- Berglund, A., Bisazza, A., & Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: An evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58(4), 385–399.
- Bonduriansky, R. (2007). Sexual selection and allometry: A critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution*, 61(4), 838–849.
- Braña, F. (1996). Sexual dimorphism in lacertid lizards: Male head increase vs. female abdomen increase? *Oikos*, 75(3), 511–523.
- Bull, C. M., & Pamula, Y. (1996). Sexually dimorphic head sizes and reproductive success in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Journal of Zoology*, 240(3), 511–521.
- Butler, M. A., & Losos, J. B. (2002). Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean Anolis lizards. *Ecological Monographs*, 72(4), 541–559.
- Butler, M. A., Schoener, T. W., & Losos, J. B. (2000). The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution*, 54(1), 259–272.
- Cabaña, I., Gardenal, C. N., Chiaraviglio, M., & Rivera, P. C. (2013). Natural hybridization in lizards of the genus *Tupinambis* (Teiidae) in the southernmost contact zone of their distribution range. *Annales Zoologici Fennici* (in press).
- Cardozo, G., & Chiaraviglio, M. (2011). Phenotypic plasticity of life history traits in relation to reproductive strategies in *Boa constrictor occidentalis*. *Evolutionary Ecology*, 25(5), 1163–1177.
- Cardozo, G., Naretto, S., Zak, M., & Chiaraviglio, M. (2012). The role of landscape in contact zones of sister species of lizards. In J. Tiefenbacher (Ed.), *Perspective on nature conservation—patterns, pressures and prospects* (pp. 161–176). Croatia: Intech.
- Cei, J. M. (1993). *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y*

- Pampas*. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie XIV.
- Chamut, S., Jahn, G. A., Arce, O. E. A., & Manes, M. E. (2012). Testosterone and reproductive activity in the male Tegu lizard, *Tupinambis merianae*. *Herpetological and Conservation Biology*, 7(3), 299–305.
- Clutton-Brock, T. H., & Vincent, A. C. J. (1991). Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351, 58–60.
- Colli, J., Peres, A. K., Jr, & Da Cunha, H. J. (1998). A new species of *Tupinambis* (Sauria, Teiidae) from central Brazil. *Herpetologica*, 54(4), 477–492.
- Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (1989). Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: Paradoxical results. *The American Naturalist*, 133(5), 729–733.
- Cooper, W. E., & Vitt, L. J. (1993). Female mate choice of male large broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 45(4), 683–693.
- Corl, A., Davis, A. R., Kuchta, S. R., Comendant, T., & Sinervo, B. (2009). Alternative mating strategies and the evolution of sexual size dimorphism in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*: A population level comparative analysis. *Evolution*, 64(1), 79–96.
- Cox, R. M., Butler, M. A., & John-Alder, H. B. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, & T. Székely (Eds.), *Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism* (pp. 38–49). Oxford: Oxford University Press.
- Cox, R. M., Skelly, S. L., & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57(7), 1653–1669.
- Darwin, C. R. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- De Jong, K., Wacker, S., Amundsen, T., & Forsgren, E. (2009). Do operational sex ratio and density affect mating behaviour? An experiment on the two-spotted goby. *Animal Behaviour*, 78(5), 1229–1238.
- Dial, K. P., Greene, E., & Irschick, D. J. (2008). Allometry of behavior. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 394–401.
- Fitch, H. S. (1981). Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History University Kansas*, 70, 1–72.
- Fitzgerald, L. A., Chani, J. M., & Donadio, O. E. (1991). *Tupinambis* lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. In J. Robinson & K. Redford (Eds.), *Neotropical wildlife: Use and conservation* (pp. 303–316). Chicago, IL: University of Chicago.
- Fitzgerald, L. A., Cruz, F. B., & Perotti, G. (1993). The reproductive cycle and the size of maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the Dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 27(1), 70–78.
- Gvozdzik, L., & Van Damme, R. (2003). Evolutionary maintenance of sexual dimorphism in head size in the lizard *Zootoca vivipara*: A test of two hypotheses. *Journal of Zoology*, 259(1), 7–13.
- Hendrick, A. V., & Temeles, E. J. (1989). The evolution of sexual dimorphism in animal: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(5), 136–138.
- Hendry, P. H., & Berg, O. K. (1999). Secondary sexual characters, energy use, senescence, and the cost of reproduction in sockeye salmon. *Canadian Journal of Zoology*, 77(11), 1663–1675.
- Henningsen, J. P., & Irschick, D. J. (2012). An experimental test of the effect of signal size and performance capacity on dominance in the green anole lizard. *Functional Ecology*, 26(1), 3–10.
- Herrel, A., Andrade, D. V., de Carvalho, J. E., Brito, A., Abe, A., & Navas, C. (2009). Aggressive behavior and performance in the Tegu Lizard *Tupinambis merianae*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 82(6), 680–685.
- Herrel, A. Van., Damme, R., & De Vree, F. (1996). Sexual dimorphism of head size in *Podarcis hispanica atrata*: testing the dietary divergence hypothesis by bite force analysis. *Netherlands Journal of Zoology*, 46(3), 253–262.
- Herrel, A., De Grauw, E., & Lemos-Espinal, J. A. (2001). Head shape and bite performance in xenosaurid lizards. *Journal of Experimental Zoology*, 290(2), 101–107.
- Herrel, A., Spithoven, L., Van Damme, R., & De Vree, F. (1999). Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: Testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13(3), 289–297.
- Hews, D. (1990). Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection on male lizards. *Uta palmeri*. *Evolution*, 44(8), 1956–1966.
- Hews, D. K. (1996). Size and scaling of sexually-selected traits in the lizard *Uta palmeri*. *Journal of Zoology*, 238(4), 743–757.
- Husak, J. F., Lappin, A. K., Fox, S. F., & Lemos-Espinal, J. A. (2006). Bite force performance predicts dominance in male venerable collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006(2), 301–306.
- Huyghe, K., Husak, J. F., Moore, I. T., Vanhooydonck, B., Van Damme, R., Molina-Borja, M., et al. (2010). Effects of testosterone on morphology, performance and muscle mass in a lizard. *Journal of Experimental Zoology*, 313, 9–16.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina-Borja, M., & Van Damme, R. (2005). Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 19(5), 800–807.
- Irschick, D. J., Herrel, A., Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2007). A functional approach to sexual selection. *Functional Ecology*, 21, 621–626.
- Irschick, D. J., Ramos, M., Buckley, C., Elstrott, J., Carlisle, E., Lailvaux, S. P., et al. (2006). Are morphology performance relationships invariant across different seasons? A test with the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Oikos*, 114(1), 49–59.
- Kalioztopoulou, A., Carretero, M. A., & Llorente, G. A. (2008). Head shape allometry and proximate causes of head sexual dimorphism in Podarcis lizards: Joining linear and geometric morphometrics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), 111–124.
- Kodric-Brown, A., Sibly, M. R., & Brown, J. H. (2006). The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 103(23), 8733–8738.
- Kratochvil, L., Fokt, M., Reháč, I., & Frinta, D. (2003). Misinterpretation of character scaling: A tale of sexual dimorphism in body shape of common lizards. *Canadian Journal of Zoology*, 81(6), 1112–1117.
- Kvarnemo, C., & Ahnesjö, I. (1996). The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(10), 404–408.
- Kvarnemo, C., & Merilaita, S. (2006). Mating distribution and its temporal dynamics affect operational sex ratio: A simulation study. *Biological Journal of the Linnean Society*, 89(3), 551–559.
- Lailvaux, S., Herrel, A., Vanhooydonck, B., Meyers, J., & Irschick, D. J. (2004). Performance capacity, fighting tactics, and the evolution of life-stage morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings of the Royal Society of London*, 271(1556), 2501–2508.
- Lailvaux, S., & Irschick, D. J. (2006). A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, 72(2), 263–273.
- Lappin, A. K., & Husak, J. F. (2005). Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in

- the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *The American Naturalist*, 166(3), 426–436.
- Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development, and Aging*, 56(4), 269–281.
- Madsen, T., Ujvari, B., Shine, R., & Olsson, M. (2006). Rain, rats and phytons: Climate driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia. *Austral Ecology*, 31(1), 30–37.
- Malo, A. F., Roldan, E. R. S., Garde, J., Soler, J., & Gomendio, M. (2005). Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 149–157.
- McBrayer, L. D., & White, T. D. (2002). Bite force, behavior, and electromyography in the teiid lizard, *Tupinambis Teguxin*. *Copeia*, 2002(1), 111–119.
- Molina Borja, M., Padron Fumero, M., & Alfonso Martin, T. (1998). Morphological and behavioural traits affecting the intensity and outcome of male contests in *Gallotia galloti galloti* (Family Lacertidae). *Ethology*, 104(4), 314–322.
- Moller, A. P. (1996). The cost of secondary sexual characters and the evolution of cost-reducing traits. *Ibis*, 138(1), 112–119.
- Mowles, S. L., & Ord, T. J. (2012). Repetitive signals and mate choice: Insights from contest theory. *Animal Behaviour*, 84(2), 295–304.
- Olsson, M. (1993). Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32, 337–341.
- Petrie, M. (1992). Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? *Animal Behaviour*, 43(1), 173–175.
- Porini, G. M. (2006). Proyecto *Tupinambis*, una propuesta para el manejo de *Tupinambis rufescens* y *T. merianae* en la Argentina. In M.L. Bolkovic & D. Ramadori (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable* (pp. 65–75). Buenos Aires: Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable.
- Pough, F. H., Andrews, R., Cadle, J., Crump, M., Savitzky, A., & Wells, K. (2001). *Herpetology*. New Jersey: Prentice Hall.
- Resolución No 11/2011. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Boletín Oficial No 32304.
- Rieppel, O. (1980). The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 69(1), 1–29.
- Schoener, T. W. (1977). Competition and the niche. In C. Gans & D. Tinkle (Eds.), *Biology of the reptilia* (pp. 35–136). London: Academic Press.
- Sheldon, B. C. (1994). Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 257(1348), 25–30.
- Shine, R., Ambariyanto, Harlow, P. S., & Mumpuni, (1999). Reticulated pythons in Sumatra: Biology, harvesting and sustainability. *Biological Conservation*, 87(3), 349–357.
- Simmons, L. W., & Emlen, D. J. (2006). Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, 103(44), 16346–16351.
- Stamps, J. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In R. B. Huey, E. R. Pianka, & T. W. Schoener (Eds.), *Lizard ecology: Studies of a model organism* (pp. 169–204). Cambridge: Harvard University Press.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. Y., Van Damme, R., & Irschik, D. J. (2005a). Does dewlap size predict male bite performance in Jamaican *Anolis* lizards? *Functional Ecology*, 19(1), 38–42.
- Vanhooydonck, B., Herrel, A. Y., Van Damme, R., Meyers, J. J., & Irschik, D. J. (2005b). The relationship between dewlap size and performance changes with age and sex in a Green Anole (*Anolis carolinensis*) lizard population. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(1), 157–165.
- Vitt, L. J., & Cooper, W. E., Jr. (1985). The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology*, 63(5), 995–1002.

The Role of Landscape in Contact Zones of Sister Species of Lizards

Gabriela Cardozo¹, Sergio Naretto¹,
Marcelo Zak² and Margarita Chiaraviglio¹

¹Laboratorio de Biología del Comportamiento, Universidad Nacional de Córdoba

²Departamento de Geografía, Universidad Nacional de Córdoba
Argentina

1. Introduction

Elucidating the factors regulating the spatial distribution of ecologically similar species is a key pursuit (Dammhahn and Kappeler, 2008; Peres-Neto, 2006). Many biotic and abiotic variables might influence species distribution and determine allopatry or sympatry (Di Cola & Chiaraviglio, 2010). Moreover, species patterns are strongly associated with habitat variables at different spatial scales (Hatten & Paradzick, 2003). However, the role of landscapes in contact zones is not completely understood.

Contact zones have long been recognized as natural laboratories of evolution (Bridle et al., 2001). The geographic structure of contact zones determines dynamic evolutionary processes; however, since landscape structure influences population processes (Cardozo et al., 2007; Cardozo & Chiaraviglio, 2008) the maintenance of contact zones is likely to depend on landscape patterns.

Morphologically similar species are more likely to interact than morphologically dissimilar ones simply because a major portion of the behavioral and ecological activities of animals is associated with morphology (Losos, 1990; Pianka, 1986). Morphological similarity among coexisting animal species induces potential interactions that may lead to niche segregation (Huey, 1974; Huey & Pianka 1977). It is widely accepted that niche differentiation is often the basis for the coexistence of competitors (MacArthur & Levins, 1967; Roughgarden, 1979); however, how the coexisting species use landscape-scale resources is not clear. Interspecific competition might favour niche differentiation between competitors because it may optimise their behaviour in different ways (Law et al., 1997; Maynard Smith & Parker, 1976). Thus, niche differentiation in ecologically similar species might induce divergence of landscape-scale habitat use.

In this work, we focused on two closely related lizard species: *Tupinambis merianae* and *Tupinambis rufescens*; they are particularly interesting because they occupy the southernmost area of *Tupinambis* group distribution in South America (Peters & Donoso-Barros, 1986). *T. rufescens* would be restricted to the dry Chaco whereas *T. merianae* would occur in diverse regions (Cei, 1993; Colli et al., 1998; Lopes & Abe, 1999) from southern Amazonia to

northern Patagonia (Carvalho et al., 2006). The contact zone of the two lizards coincides principally with the arid South American Gran Chaco.

The species have similar body size and external morphological traits, as well as overlapping macro-habitat use and general foraging mode (Castro & Galetti, 2004; Williams et al., 1993). Therefore, a potentially extensive interspecific interaction would represent a significant pressure in sympatric areas. The combination of morphological similarity, typically terrestrial habits and territoriality renders *Tupinambis* lizards ideal models for examining differential use of resources in sympatric areas based on landscape structure.

Considering that habitat loss is a serious environmental problem in many ecosystems (Ishwar et al., 2003; Luiselli & Capizzi, 1997; Mac Nally & Brown, 2001), the conservation status of landscapes in key wildlife habitats, such as contact zones, becomes strikingly relevant for species conservation. Numerous research works indicate that several species are globally threatened by habitat loss, and how changes in spatial patterns influence ecological processes has received great attention. For instance, Cardozo & Chiaraviglio (2008) found that landscape influences life history parameters and spatial distribution of reproductive individuals in snakes, leading to geographical variations in mating systems and therefore variations in reproductive potential. Furthermore, Cardozo et al. (2007) showed that landscape fragmentation affects dispersal patterns, reducing gene flow.

Investigations on landscape-scale Squamata habitats may provide essential knowledge to understand interspecific interactions and to implement measures for the conservation of herpetological communities (Filippi & Luiselli, 2006). Nevertheless, not only does habitat loss pose a threat to individual species but also landscape modifications could affect species interactions. Thus, the understanding of the associations between landscape conservation status and the distribution of sister species in contact zones could be useful to design conservation plans not only for individual species but also for ecological systems.

We examined landscape-scale habitat use in contact and allopatric zones between the two teiid lizards (*T. merianae* and *T. rufescens*) that occur in the Chaco region of central Argentina. Habitat heterogeneity is expected to increase the probability of coexistence among sister species (Tews et al., 2004). Therefore, we hypothesized divergence in landscape use in contact zones by both species, which would exploit high quality resources and take advantage of habitat heterogeneity. Within a regional context, animals that need either to maximize the availability of resources or to minimize interspecific interactions may select areas dominated by patches of a particular vegetation type (Jonshon et al., 2004).

We generated useful knowledge to guide conservation efforts including landscape-level process-oriented considerations, to contribute to avoid disruption of the evolutionary process and to ensure healthy biodiversity at all levels.

2. Methods

2.1 Study area

The study area was located in the province of Córdoba, central Argentina, which is an ideal natural scenario for the study of landscape-scale niche differentiation of *T. merianae* and *T. rufescens* because this area includes the southernmost contact zone between the species

distributions. The province of Córdoba has a central-western mountain area with a maximum elevation of 2790 m a.s.l. surrounded by vast plains of 600-900 m a.s.l. The study area lies largely within the Gran Chaco, which is the largest dry forest in South America; vegetation in the region comprises a mosaic of xerophytic forests and scrubs (Zak & Cabido, 2002). The Gran Chaco is a highly threatened wooded region, strongly affected by extensive livestock raising, extractive forestry and poorly planned agricultural expansion (Zak et al., 2004, 2008). To the east, the study area also includes the Pampas region, which was originally composed of natural grasslands but which is currently severely degraded mainly due to the advance of crop farming (Cozzani et al., 2004).

2.2 Species data

We used a database that includes approximately 700 records of the presence of *T. rufescens* and *T. merianae* in central Argentina, which were gathered during field work conducted in the framework of a major project on lizard ecology developed by our research group at the Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. Presence records were classified according to their locality of origin (69 localities of presence of *T. merianae* and 32 localities of presence of *T. rufescens*) (Fig. 1).

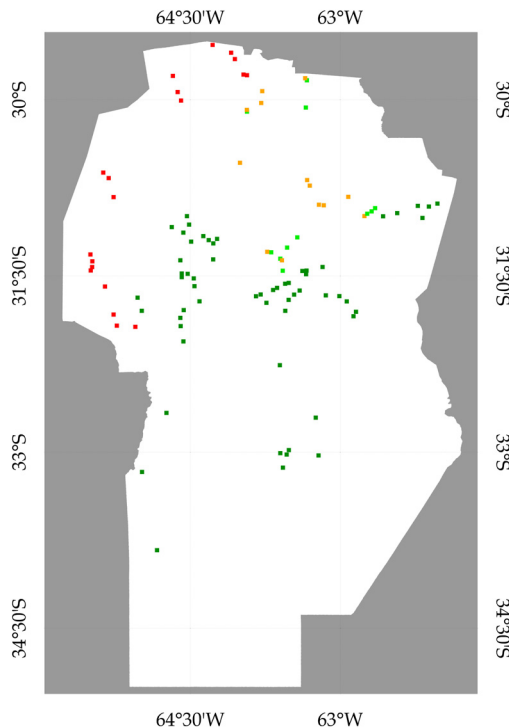


Fig. 1. Localities of presence of *T. merianae* (dark green: allopatry, light green: sympatry) and *T. rufescens* (dark red: allopatry, light red: sympatry) in the province of Córdoba, central Argentina.

External polygons, considering presence of each species and the geographical characteristics of the study area were drawn. Localities were categorized as sympatric or allopatric depending on whether or not they were included within the intersection of the polygons or next to any heterospecific record of presence within a radius of 10 km (58 allopatric and 11 sympatric localities of presence of *T. merianae*, and 19 allopatric and 13 sympatric localities of presence of *T. rufescens*).

We defined the sample unit as a buffer area around the exact geographical coordinates of the locality of presence (Westphal et al., 2003). Sample units were circular plots of 2-km radius, which is equivalent to twice the area that contains the ecological range reported for other *Tupinambis* spp. (Mendoza & Noss, 2003; Winck, 2007). We intersected those areas with landscape cover features, i.e., we selected "mini-landscapes", for further characterization with landscape metrics (Westphal et al., 2003). To determine landscape availability we selected mini-landscapes at random within the distribution area delimited by the external polygon of the localities of presence for each species. We also quantified landscape availability in the contact zone considering the external polygon of the localities classified as sympatric.

2.3 Landscape analysis

The vegetation land-cover map of the province of Córdoba was created by the Multidisciplinary Institute of Plant Biology (IMBIV) of the National University of Córdoba and CONICET, Argentina (Zak, 2008). This map was obtained from the classification of Landsat 5 TM images together with phytosociological data. The researchers originally identified, described and mapped 19 land-cover types (Zak & Cabido, 2002). The classification of the Landsat imagery was based on the application of a maximum likelihood classifier using the sixth bands of the TM images and their Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). Training sites were determined after analysis and field recognition of clusters defined by previous unsupervised classifications and the multivariate analysis of Braun-Blanquet (1950) phytosociological relevés.

We grouped the original vegetation land-cover map according to the ecological function of the land-cover types for the bioecology of the study species. Among the environmental factors that might influence behaviors in Squamata, vegetation structure would be of great importance (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001; Chiaraviglio & Bertona, 2007; Row & Blouin-Demers, 2006) because it provides alternative thermal environments for thermoregulation (Chiaraviglio, 2006) and might affect reproductive processes and life history traits (Cardozo & Chiaraviglio, 2008; Cardozo & Chiaraviglio, 2011). Therefore, according to the complexity of the vertical structure of the land covers, we determined three major vegetation classes: forest, shrublands and low vertical structures (LVS). Forest includes lowland forests and highland forests; shrublands includes lowland scrubs and highland scrubs; and LVS vegetation includes natural grasslands, halophytes, cordgrass, palustrine vegetation, cultural vegetation, saline zones, waterlogged soils, highland grasslands and bare soils.

To obtain consistent fragmentation metrics, we refined image classification by applying a moving window using the majority analysis (Baldi et al., 2006; Cardozo et al., 2007). We assessed the configuration of the three major vegetation classes in each mini-landscape by

calculating the following fragmentation metrics: a. Class Metrics: proportional abundance in the landscape (PLAND) ; mean patch area (hectare) (AREA_MN); number of patches (NP); landscape shape index (LSI), which is a measure of the total edge of each class and increases as the patch type becomes more disaggregated; shape complexity (PARA_MN), which is calculated as mean perimeter area ratio; heterogeneity (IJI), which increases when the corresponding patch type becomes equally adjacent to all other patch types (i.e., maximally interspersed and juxtaposed to other patch types); proximity (PROX_MN), which increases as the neighborhood (defined as 2830 m to include the entire the area of the mini-landscape) is increasingly occupied by patches of the same type and as those patches become closer and more contiguous (or less fragmented) in distribution. b. Land Metrics: the total edge length in the landscape (LSI); contagion (CONTAG), which increases when all patch types are maximally aggregated and minimally interspersed (equal proportions of all pair-wise adjacencies); diversity (SHDI), which increases as the number of different patch types (i.e., patch richness, PR) increases and/or the proportional distribution of area among patch types becomes more equitable; contrast-weighted edge density (CWED) (metres per hectare), which increases as the amount of edge in the landscape increases and/or as the contrast in edges increases. We introduced the following edge contrast weights: forest-shrubs=0.25, forest-LVS=0.99, shrubs-LVS=0.75. All metrics were calculated using FragStats 3.3 (Cardozo & Chiaraviglio, 2008; McGarigal & Marks, 1995; Rutledge, 2003).

2.4 Analyses

We compared the landscape-scale habitat availability in the allopatric and sympatric localities areas of *T. merianae* and *T. rufescens* with Kruskal-Wallis test of landscape features of the random mini-landscapes. Then we compared the landscape-scale habitat use and selection between species by applying Wilcoxon test. Niche differentiation analysis was based on the comparison of landscape features of the sympatric localities between the two species. Intraspecific variations in habitat use were determined by comparing landscape features between allopatric and sympatric localities for each species by applying Wilcoxon test. We also analyzed the results in an information theoretical framework, which allowed us to examine various models including interactions among variables. We fit the generalized linear models (GLM) and employed the Akaike Information Criterion (AIC) to select the models (Westphal et al., 2003) that best identify the landscape features determining species distribution. The model with the lowest AIC was selected as the 'best' model (Mazerolle, 2006). These analyses were performed with R: A Language and Environment for Statistical Computing (2011).

3. Results

3.1 Landscape-scale habitat availability

The configuration of the available landscape presented a gradient from the distribution area of *T. merianae* to that of *T. rufescens* (SE-NW) (Table 1) of decreasing proportion (PLAND) and mean area (AREA_MN) of LVS patches, and increasing values of these metrics for the forest and shrubland areas. Along this gradient, toward the NW, LVS vegetation exhibited greater edge length because of increasing disaggregation (LSI), and increased patch shape complexity (PARA_MN). Shrublands became more interspersed (IJI), with more irregular edges (PARA_MN), than to the SE.

		Landscape availability <i>T. merianae</i>	Landscape availability contact zone	Landscape availability <i>T. rufescens</i>	P value
		N=87	N=21	N=32	
<i>Class Metrics</i>					
PLAND	LVS	93.23	74.33	64.11	<0.0001
	Forest	4.26	25.64	26.09	0.0002
	Shrublands	2.51	0.03	9.80	>0.9999
AREA_MN	LVS	1347.24	849.46	684.06	<0.0001
	Forest	27.01	127.40	147.10	0.0002
	Shrublands	5.01	0.20	38.67	>0.9999
NP	LVS	1.47	3.19	4.28	>0.9999
	Forest	1.23	4.00	3.69	0.0042
	Shrublands	1.34	0.86	3.00	>0.9999
LSI	LVS	1.27	1.96	2.21	0.0004
	Forest	2.48	2.49	2.84	>0.9999
	Shrublands	3.02	1.30	2.58	>0.9999
PARA_MN	LVS	40.35	107.40	145.21	0.0005
	Forest	236.77	186.41	181.42	>0.9999
	Shrublands	262.30	635.03	382.32	0.0013
PROX_MN	LVS	21.99	28.67	54.19	>0.9999
	Forest	9.63	26.59	26.84	>0.9999
	Shrublands	16.64	0.01	21.28	>0.9999
IJI	LVS	77.77	10.71	48.06	>0.9999
	Forest	72.86	11.33	45.34	>0.9999
	Shrublands	69.73	97.25	86.62	0.0040
<i>Land Metrics</i>					
LSI		1.29	1.80	2.18	<0.0001
CWED		2.19	7.99	9.20	<0.0001
CONTAG		92.73	74.81	69.63	<0.0001
IJI		74.77	13.58	49.86	0.0005
SHDI		0.11	0.35	0.46	<0.0001

Table 1. Landscape availability in the distribution areas of *T. merianae* and *T. rufescens* in central Argentina.

The proximity (PROX_MN) among patches of the landscape cover types did not vary. Regarding mean landscape metrics, diversity (SHDI), landscape shape index (LSI) and contrast-weighted edge density (CWED) increased in the contact zone and in the distribution area of *T. rufescens*. By contrast, connectivity (CONTAG) decreased, showing more heterogeneous landscapes.

3.2 Landscape-scale habitat use and selection

Although occurring in landscapes with prevailing LVS vegetation distributed in few large patches, *T. meriana* selected landscapes with a greater proportion of forest and shrublands – about 20%– than the available average –7%– (forest : $W=6542.00$, $P<0.0001$; shrubland: $W=6166.00$, $P=0.0008$). *Tupinambis meriana* required forest patches of an average of 50 ha and shrub patches of 30 ha (Fig. 2 a).

Tupinambis rufescens also selected landscapes that are different from those available, with low proportion of LVS vegetation disaggregated in patches, and a high proportion of forest and shrubs, reaching 56%, which is slightly higher than landscape availability – 36%– (LVS: $W=1210.00$, $P<0.0223$; forest: $W=931.00$, $P=0.1240$; shrublands: $W=951.00$, $P=0.2235$). Landscapes selected by *T. rufescens* presented more forest patches than landscapes selected by *T. meriana*. *Tupinambis rufescens* required forest patches of approximately 224 ha and shrub patches of 188 ha (Fig. 2 b).

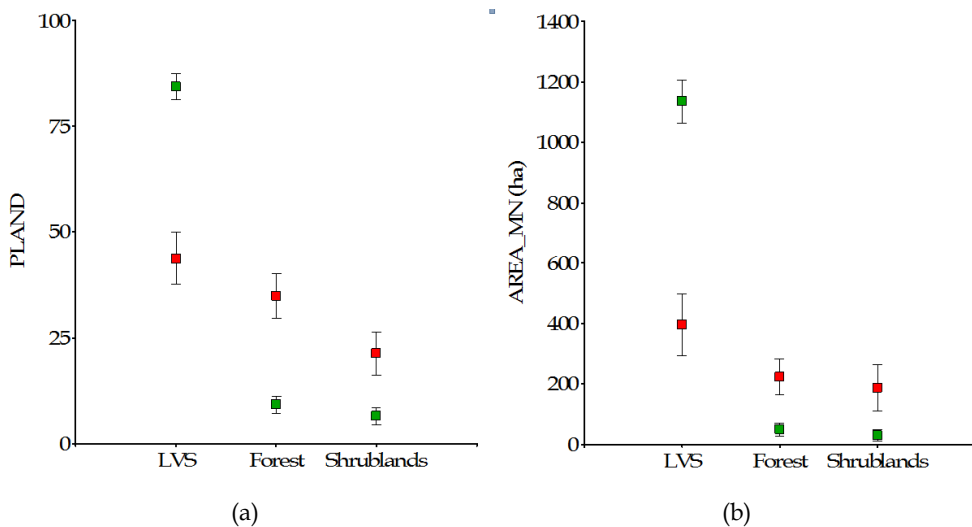


Fig. 2. Landscape use of *T. meriana* (green) and *T. rufescens* (red): (a) Percentage of landscape (PLAND); (b) Mean patch area (AREA_MN).

Species differed in the landscape-scale habitat use in terms of proportion of land cover types and mean area of the patches (LVS: PLAND, $W=946.00$, $P<0.0001$, AREA_MN, $W=955.00$, $P<0.0001$; forest, PLAND, $W=2238.5$, $P<0.0001$, AREA_MN, $W=2212.5$, $P<0.0001$; shrublands, PLAND, $W=1995.00$, $p=0.0047$, AREA_MN, $W=2010.00$, $P=0.0032$). Moreover, landscapes used by *T. rufescens* presented patches of LVS vegetation with more complex shape (PARA_MN) and more compact forest patches than landscapes used by *T. meriana*. *Tupinambis rufescens* used landscapes where LVS patches and forest patches exhibit greater proximity than landscapes used by *T. meriana*. The amount and contrast of edges (LSI and CWED) and diversity (SHDI) differed between landscapes used by both species (Table 2).

		<i>T. merianae</i> N=69	<i>T. rufescens</i> N=32	P value
<i>Class Metrics</i>				
NP	LVS	2.52	5.16	0.0001
	Forest	3.45	4.31	0.0389
	Shrublands	3.09	3.56	0.1161
LSI	LVS	1.72	2.50	0.0001
	Forest	2.68	2.68	0.6500
	Shrublands	2.96	2.73	0.6385
PARA_MN	LVS	76.87	201.44	<0.0001
	Forest	244.85	183.95	0.0132
	Shrublands	369.32	289.04	0.1980
PROX_MN	LVS	21.24	38.74	0.0003
	Forest	8.35	30.09	0.0021
	Shrublands	22.75	14.55	0.6023
IJI	LVS	58.22	56.44	0.6224
	Forest	53.35	47.75	0.6815
	Shrublands	72.92	73.85	>0.9999
<i>Land Metrics</i>				
LSI		1.77	2.31	0.0013
CWED		5.75	9.57	0.0033
CONTAG		82.60	62.56	0.0001
IJI		58.02	57.42	0.8055
SHDI		0.27	0.57	0.0002

Table 2. Landscape use of *T. merianae* and *T. rufescens* in central Argentina.

3.3 Landscape-scale habitat use and selection: Sympatry and allopatry

Tupinambis merianae both in allopatry and sympatry used similar landscapes in terms of proportions of land-cover types (LVS: $W=307.50$, $P=0.1943$; forest: $W=451.00$, $P=0.2690$; shrubs: $W=360$, $P=0.6507$). By contrast, *T. rufescens* in allopatry and sympatry used the landscape differentially. In sympatry, this species used landscapes with lower proportion of forest and shrubs, and higher proportion of LVS vegetation than in allopatry (LVS: $W=289.00$, $P=0.0042$; forest: $W=161.00$, $P=0.0399$; shrubs: $W=151.50$, $P=0.0136$). Landscape use did not differ between *T. rufescens* and *T. merianae* in sympatry, according to proportion of land cover types (LVS: $W=145.50$, $P=0.6423$; forest: $W=134.00$, $P=0.8386$; shrubs: $W=136.50$, $P=0.9483$) (Fig. 3a). Landscape-scale habitat use did not differ from landscape availability in either species (PLAND: LSV: $H=55$, $P=0.7601$; forest: $H=1.67$, $P=0.4315$; shrubs: $H=0.10$, $P=0.9401$).

Landscape-scale habitat use did not differ between *T. rufescens* and *T. merianae* in sympatry in terms of mean patch area (LVS: $W=149.50$, $P=0.4859$; forest: $W=134.00$, $P=0.8386$; shrubs: $W=136.50$, $P=0.9483$) or number of patches. *Tupinambis rufescens* in sympatry used landscapes with fewer patches of forest and shrubs than those used in allopatry (Table 3). In addition, shrubland patches were smaller and LVS vegetation patches were larger than in allopatry (LVS: $W=284.00$, $P=0.0076$; forest: $W=177.00$, $P=0.1498$; shrubs: $W=155.00$, $P=0.0197$) (Fig. 3b).

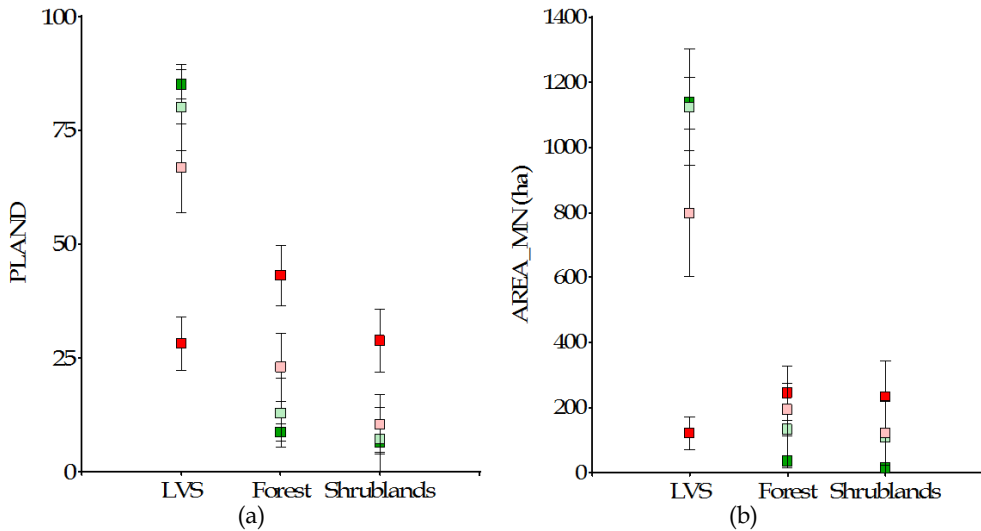


Fig. 3. Landscape use of *T. merianae* (green) and *T. rufescens* (red) in allopatry (dark) and sympatry (light). (a) Percentage of landscape (PLAND); (b) Mean patch area (AREA_MN).

Shape complexity (PARA_MN) of land cover types did not vary within or between species in sympatry (Table 3). *Tupinambis rufescens* in sympatry used landscapes with more dispersed forest patches (PROX_MN) than those used in allopatry. Landscapes used by *T. rufescens* in sympatry presented lower amount of edge (LSI) than those used in allopatry. *Tupinambis merianae* in sympatry used landscapes with shrubland patches more dispersed and with lower amount of edge than those used in allopatry.

		<i>T.</i> <i>merianae</i> allopatry N=58	<i>T.</i> <i>merianae</i> sympatry N=11	P value	<i>T.</i> <i>rufescens</i> allopatry N=19	<i>T.</i> <i>rufescens</i> sympatry N=13	P value	P value Interspecific sympatry
<i>Class</i>								
<i>Metrics</i>								
NP	LVS	2.59	2.18	0.8619	5.32	4.92	0.2704	0.1541
	Forest	3.40	3.73	0.2711	5.68	2.31	0.0020	0.3034
	Shrublands	3.55	0.64	0.4358	5.00	1.46	0.0084	0.9739
LSI	LVS	1.70	1.85	0.2344	2.76	2.14	0.0654	0.6843
	Forest	2.78	2.32	0.4050	2.78	2.45	0.3893	0.7440
	Shrublands	3.24	1.52	0.0190	2.93	2.09	0.1265	0.2809
PARA_MN	LVS	80.35	58.51	0.4166	229.22	162.98	0.0926	0.3529
	Forest	248.15	233.32	0.2870	202.17	145.50	0.1761	0.1777
	Shrublands	335.32	539.34	0.0613	287.42	294.24	0.8359	0.1473
PROX_MN	LVS	20.67	24.24	0.8061	48.75	24.87	0.0988	0.2314
	Forest	10.28	1.57	0.1304	40.33	8.49	0.0581	0.0972
	Shrublands	27.30	0.0016	0.0033	17.88	3.90	0.4035	0.1258

		<i>T. merianae</i> allopatry N=58	<i>T. merianae</i> sympatry N=11	P value	<i>T. rufescens</i> allopatry N=19	<i>T. rufescens</i> sympatry N=13	P value	P value Interspecific sympatry
IJI	LVS	66.51	16.77	0.0105	55.44	60.19	0.8415	0.2207
	Forest	57.40	33.08	0.3301	45.35	56.77	0.6892	0.8065
	Shrublands	71.81	78.52	0.1722	74.83	70.19	0.6886	0.5221
<i>Land Metrics</i>								
	LSI	1.79	1.66	0.4460	2.64	1.83	0.0015	0.8845
	CWED	5.65	6.27	0.3355	11.07	7.39	0.1028	0.9537
	CONTAG	82.59	82.70	0.3614	57.21	70.39	0.1112	0.3236
	IJI	65.71	19.58	0.0059	56.06	62.53	0.4839	0.2207
	SHDI	0.28	0.23	0.4612	0.68	0.40	0.0148	0.2958

Table 3. Comparison of landscape use in allopatry and sympatry of *T. merianae* and *T. rufescens* in central Argentina.

The amount of edge of the land-cover types in the landscapes did not vary between species in sympatry. *Tupinambis rufescens* in sympatry used less diverse landscapes (SHDI) than in allopatry. *Tupinambis merianae* in sympatry used less interspersed landscapes (IJI) than in allopatry because the LVS vegetation was less juxtaposed than in allopatry. Land metrics and proximity of land-cover types did not differ between species in sympatry.

3.4 Model selection

According to the lowest AIC, the presence of *T. merianae* at landscape scale is determined by the proportion and the area of the patches of the shrublands, and the number of patches of forest (residual deviance: 80.55, AIC: 86.55), and the presence of *T. rufescens* by the mean area of the patches of shrublands and the proportion of forest in the landscape (residual deviance: 81.63, AIC: 87.63).

4. Discussion

The role of the landscape for reptiles has been largely discussed (Blouin-Demers & Weatherhead, 2001; Cardozo et al., 2007; Driscoll, 2004; Luiselli & Capizzi, 1997; Mac Nally & Brown, 2001; Marchand & Litvaitis, 2004; Stow & Sunnucks, 2004). However, the novelty of our approach lies in the importance of landscape conservation to the maintenance of ecological interactions between lizard sister species. Since landscape ecology analysis is useful to gain a better understanding of environmental suitability (Fouquet et al., 2010), the present work provides useful knowledge for the conservation of these species.

Identifying the habitat characteristics that regulate the ecological processes of reptiles is imperative to determine threats to the species (Urbina-Cardona et al., 2006). Our results showed that the configuration of the available landscape presented a gradient from the distribution area of *T. merianae* to that of *T. rufescens* (SE-NW) of decreasing proportion of mean area of LVS patches and increasing proportion of forest and shrublands area. Along

this gradient, the landscape became more heterogeneous. These results show that landscape configuration is a main factor regulating the spatial distribution of ecologically similar species and has a central role in contact zones. Therefore, changes in distribution-related factors at landscape scale, such as habitat loss, might pose a threat for herpetofauna (Filippi & Luiselli, 2000).

Moreover, besides understanding how landscape patterns provide resource heterogeneity in the species distribution areas, it is vitally important to elucidate how these species use that heterogeneity i.e., species might reveal diverse responses to the spatial variations in habitat resources (Cagle, 2008; Urbina-Cardona et al., 2006). We observed that species are selective on landscape patterns; for example, although occurring in landscapes with prevailing LVS vegetation distributed in few large patches, *T. merianae* selected landscapes with a greater proportion of forest and shrubs. *Tupinambis rufescens* also selected landscapes that are different from those available, with low proportion of LVS vegetation disaggregated in patches, and a high proportion of forest and shrubs. Considering the relevance of forest and shrublands to both species, the present results might guide conservation efforts including landscape-level process-oriented considerations.

Although morphological similarity among species induces niche similarity because behavioral and ecological activities of animals are associated with morphology (Losos, 1990; Pianka, 1986) we observed that these sister species differ in several features of the landscape-scale habitat use (e.g., shape complexity, patch proximity, length of edges and diversity). Taking into account the diversity of responses of the species, conservation strategies should be species-specific (Keogh et al., 2001). Our results indicate that *T. rufescens* and *T. merianae* have complex habitat requirements. Specialized habitat requirements make species more vulnerable to extinction (CITES, 2010; Santos et al., 2009; Webb et al., 2002). Since *T. rufescens* and *T. merianae* showed differences in landscape-scale habitat requirements, planning of conservation strategies should consider such interspecific heterogeneity.

Although the results obtained showed that species differed in the landscape-scale habitat use in their distribution areas, in the contact zone where species are in sympatry, and therefore have the same landscape-scale habitat availability, interspecific interactions would represent a significant pressure on the use of the resources. When we analyzed niche differentiation in terms of landscape-scale resources, we observed that species did not differ in the use of landscape resources in contact zones. Both species used landscapes with similar proportions of land-cover types, mean patch area and number of patches; further research is needed to elucidate if the coexistence of these species could be explained by niche divergence at local scale. Furthermore, the results obtained enable us to get a better understanding of the strategies of the species in sympatric zones in terms of landscape-scale habitat use and selection. *Tupinambis merianae* both in allopatry and sympatry used similar landscapes. By contrast, *T. rufescens* in allopatry and sympatry used the landscape differentially, showing niche modification. In sympatry this species used landscapes with lower proportion of forest and shrubs, and higher proportion of LVS vegetation than in allopatry. Therefore, despite their ecological and morphological similarity, the species respond differently to spatial changes in landscape structure. Moreover, we remark the importance of landscape heterogeneity for the maintenance of species interactions in the contact zone.

5. Conclusion

Understanding the associations between landscape conservation status and distribution of sister species in contact zones might be useful to design conservation plans not only for individual species but also for ecological systems. Among the weaknesses of the regional conservation plans, poor information regarding behavioural ecology is one of the fundamental issues (The Nature Conservancy et al., 2005). To know whether species might be threatened by habitat change it is necessary to determine the relation between ecological processes and environmental patterns (Cardozo & Chiaraviglio, 2008). Our study provides useful knowledge about the important role of native forest and shrublands in allopatric and sympatric distribution areas of the lizard species. Furthermore, similar allopatry-sympatry systems might be occurring in this contact zone, which –as we mentioned above– coincides principally with the arid South American Gran Chaco. Considering that only 9% of the South American Gran Chaco is protected (The Nature Conservancy et al., 2005), we underline the need for efficient control of deforestation, protection of forest remnants and establishment of corridors. According to Beaudry et al. (2010) regional-scale conservation planning has to answer specific questions, such as the type of habitat that is needed and where it should be protected. The present work provides information that may be useful to guide conservation plans. Efforts to prevent habitat loss should involve preserving not only allopatric areas but also these critical heterogeneous sympatric areas where biological interactions might modify ecological processes of species (Brito et al., 2009; Santos et al., 2009).

6. Acknowledgments

We are grateful to the institutions that funded this study: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Fondo para la Investigación Científica y Tecnológica (FONCYT), MinCyT Córdoba -Préstamo BID-PID No. 013/2009-, Secretaría de Ciencia y Tecnología (SeCyT) and Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. GC is scientist of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). SN is student of the Biological Sciences Doctorate of the Universidad Nacional de Córdoba and fellowship holder of the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). MZ is Professor of the National University of Córdoba and senior scientist at the IMBIV. MCH is Professor and senior scientist of the National University of Córdoba.

7. References

- Baldi, G., Guerschman, J.P. & Paruelo, J.M. (2006). Characterizing fragmentation in temperate South America grasslands. *Agr. Ecosyst. Environ.*, Vol.116, pp. 197-208
- Beaudry, F., Pidgeon, A.M., Radeloff, V.C., Howe, R.W., Mladenoff, D.J. & Bartelt, G.A. (2010). Modeling regional-scale habitat of forest birds when land management guidelines are needed but information is limited. *Biological Conservation*, Vol.143, pp. 1759-1769
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P.J. (2001). Habitat use by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*) in fragmented forests. *Ecology*, vol.82, pp. 2882-2896
- Braun-Blanquet, J. (1950). *Sociologia Vegetal*. ACME, Buenos Aires
- Bridle J.R., Baird S. & Butlin, R.K. (2001). Spatial structure and habitat variation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, Vol.55, pp. 1832-1843

- Brito, J.C., Acosta, A.L., Álvares, F. & Cuzin, F. (2009). Biogeography and conservation of taxa from remote regions: An application of ecological-niche based models and GIS to North-African Canids. *Biological Conservation*, Vol.142, pp. 3020-3029
- Cagle, N. (2008). Snake species distributions and temperate grasslands: a case study from the American tallgrass prairie. *Biological Conservation*, Vol.141, pp. 744-755
- Cardozo, G., Rivera, P.C., Lamfri, M., Scavuzzo, M., Gardenal, C. & Chiaraviglio, M. (2007). Effects of habitat loss on the genetic structure of the Argentine Boa Constrictor (*Boa constrictor occidentalis*) populations, In: *Biology of the Boa and Pythons*, Henderson, R., Powell, R. (Eds.), pp. (329-338), Eagle Mountain Publishing, Utah
- Cardozo, G. & Chiaraviglio, M. (2008). Landscape changes influence the reproductive behavior of a key capital breeder snake (*Boa constrictor occidentalis*) in the Gran Chaco region. *Biological Conservation*, Vol.141, (2008), pp. 3050-3058.
- Cardozo, G. & Chiaraviglio, M. (2011). Phenotypic plasticity of life history traits in relation to reproductive strategies in *Boa constrictor occidentalis*. *Evolutionary ecology*, (February 2011)
- Carvalho, R.L., Antoniazzi, M.M., Jared, C., Silva, A.M.J., Santos, A.A. & Egami, M.I. (2006). Morphological, cytochemical, and ultrastructural observations on the blood cells of the reptile *Tupinambis merianae* (Squamata). *Comp Clin Pathol*, Vol.15, pp. 169-174
- Castro, E.R. & Galetti, M. (2004). Frugivoria e dispersao de sementes pelo lagarto Teiu *Tupinambis merianae* (Reptilia: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, Vol.44, No.6, pp. 91-97
- Cei, J.M. (1993). *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina*. Mus. Reg. Sci. Nat. Monografía XIV, Torino.
- Chiaraviglio, M. & Bertona, M. (2007). Reproduction and termoregulation as main factors influencing habitat choice in the Argentine Boa constrictor. In: *Biology of the boa and pythons*, Henderson R, Powell R (Eds), pp. (478-488), Eagle Mountain Publishing, Utah
- Chuvieco, E. (2002). *Teledetección Ambiental: la observación de la Tierra desde el Espacio* (first ed.) Ariel, Barcelona
- CITES- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). 2010. Criterios biológicos para la inclusión de especies. <http://www.cites.org/esp/res/09/09-24R14.shtml#FN0>
- Colli, G.R., Peres, A.K. & Cunha, H.J. (1998). A new species of *Tupinambis* (Squamata: Teiidae) from central Brazil, with an analysis of morphological and genetic variation in the genus. *Herpetologica*, Vol.54, pp. 477-492
- Cozzani, N.C., Sanchez, R. & Salba S. (2004). Nidificación de la loica pampena (*Sturnella defilippii*) en la provincia de Buenos Aires. Argentina. *Hornero*, Vol.19, No.2, pp. 47-52
- Dammhahn, M. & Kappeler, P. (2008). Small-scale coexistence of two mouse lemur species (*Microcebus berthae* and *M. murinus*) within a homogeneous competitive environment. *Oecologia*, Vol.157, pp.473-483
- Di Cola, V. & Chiaraviglio, M. (2010). Establishing species' environmental requirements to understand how the southernmost species of south american pitvipers (*Bothrops*, Viperidae) are distributed: a niche based modelling approach. *Austral Ecology*, Vol. 36, pp. 90-98
- Driscoll, D.A. (2004). Extinction and outbreaks accompany fragmentation of a reptile community. *Ecol. Appl*, Vol.14, pp. 220-240

- Filippi, E. & Luiselli, L. (2000). Status of the Italian snake fauna and assessment of conservation threats. *Biological Conservation*, Vol.93, pp. 219–225
- Filippi, E. & Luiselli, L. (2006). Changes in community composition, habitats and abundance of snakes over 10 + years in a protected area in Italy: conservation implications. *Herpetol. J.*, Vol.16, pp.29–36
- Fouquet, A., Ficetola, G.F., Haigh, A. & Gemmell, N. (2010). Using ecological niche modelling to infer past, present and future environmental suitability for *Leiopelma hochstetteri*, an endangered New Zealand native frog. *Biological Conservation*, Vol.143, pp. 1375–1384
- Goodman, R.M., Burton, F.J. & Echternacht, A.C. (2005). Habitat use of the endangered iguana *Cyclura lewisi* in a human-modified landscape on Grand Cayman. *Animal Conservation* (2005) Vol.8, pp. 397–405
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.*, Vol.135, pp. 147–186
- Hatten, J. R. & Paradzick, C.E. (2003). A multiscaled model of southwestern willow flycatcher breeding habitat. *Journal of Wildlife Management*, Vol. 67, No. 4, (October 2003), pp. 774–815
- Huey, R.B. (1974). Ecological Character Displacement in a Lizard. *Amer. Zool.*, Vol.14, No.4, pp. 1127–1136
- Huey, R.B. & Pianka, E.R. (1977). Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). *Ecology*, Vol.58, pp. 119–128
- Ishwar, N.M., Chellam, R., Kumar, A. & Noo, B.R. (2003). The response of agamid lizards to rainforest fragmentation in the Southern Western Ghats, India. *Conserv. Soc.* Vol.1, pp. 79–86
- Johnson, C.J., Boyce, M.S., Mulders, R., Gunn, A., Gau, R.J., Cluff, H.D. & Case, R.L. (2004). Quantifying patch distribution at multiple spatial scales: applications to wildlife-habitat models. *Landscape Ecology*, (2004), pp. 869–882
- Keogh, J.S., Barker, D.G. & Shine, R. (2001). Heavily exploited but poorly known: systematics and biogeography of commercially harvested pythons (*Phyton curtus* group) in Southeast Asia. *Biological Journal of Linnean Society*, Vol.79, pp. 113–129
- Law, R., Marrow, P. & Dieckman, U. (1997). On evolution under asymmetric competition. *Evol Ecol* Vol.11, pp. 485–501
- Lopes, H.R. & Abe, A.S. (1999). Biología reproductiva e comportamiento do teiú, *Tupinambis merianae*, em cativero (Reptilia, Teiidae). In: *Manejo y Conservación de Fauna Silvestre en América Latina*. Fang, T.G., Montenegro, O.L., Bodmer, R.E. (Eds.), Editorial Instituto e Ecología, pp. (259–272) La Paz, Bolivia
- Losos J.B. (1990). The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution*, Vol. 44, pp. 1189–1203
- Luiselli, L. & Capizzi, D. (1997). Influences of area, isolation and habitat features on distribution of snakes in Mediterranean fragmented woodlands. *Biodivers. Conserv.* Vol.6, pp. 1339–1351
- Mac Nally, R. & Brown, G.W. (2001). Reptiles and habitat fragmentation in the box-ironbark forests of central Victoria, Australia: predictions, compositional change and faunal nestedness. *Oecologia*, Vol.128, pp. 116–125.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, Vol.101, No.921, pp. 377–385

- Mc Garigal, K. & Marks, B. (1995). FRAGSTATS: spatial analysis program for quantifying landscape structure. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-351.
- Marchand, M.N. & Litvaitis, J.A. (2004). Effects of habitat features and landscape composition on the population structure of a common aquatic turtle in a region undergoing rapid development. *Conserv. Biol.*, Vol.18, pp. 758-767
- Maynard Smith, J. & Parker, G.A. (1976) The logic of asymmetric contests. *Anim Behav.*, Vol.24, pp. 159-75
- Mazerolle, M. (2006) Improving data analysis in herpetology: using Akaike's information criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphib Reptil.*, Vol.27, pp. 169-180
- Mendoza, F. & Noss, A. (2003). Radioteleetría del peni (*Tupinambis rufescens*) en una zona del Chaco boliviano. In: *Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica*. Selección de trabajos V Congreso Internacional. Rocío Polanco-Ochoa, ed. pp. (178-180), CITES, Fundación Natura, Bogotá
- Pearce, J. & Ferrier, S. (2000). Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecol. Modell.*, Vol.133, pp. 225-245
- Peres-Neto P.R. (2006). Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, Vol.140, pp. 352-360
- Peters, J.A. & Donoso-Barros, R. (1986). *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and Amphisbaenians*. Rev. ed. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Pianka E.R. (1986). *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- R: A Language and Environment for Statistical Computing. (2011). R Development Core Team. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>
- Roughgarden J. 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan, New York.
- Row, J.R. & Blouin-Demers, G. (2006). Thermal quality influences effectiveness of thermoregulation, habitat use, and behaviour in milk snakes. *Oecologia*, Vol.148, pp. 1-11
- Rutledge, D. (2003). *Landscape Indices as Measures of the Effects of Fragmentation: can Pattern Reflect Process?* DOC Science International Series 98. Department of Conservation, Wellington
- Santos, X., Brito, J.C., Caro, J., Abril, A.J., Lorenzo, M., Sillero, N. & Pleguezuelos, J. M. (2009). Habitat suitability, threats and conservation of isolated populations of the smooth snake (*Coronella austriaca*) in the southern Iberian Peninsula. *Biological Conservation*, Vol.142, pp. 344-352
- Schaefer, J.F., Duvernell, D.D. & Kreiser, B.R. (2011). Ecological and genetic assessment of spatial structure among replicate contact zones between two topminnow species. *Evol Ecol* DOI 10.1007/s10682-011-9461-2
- Stow, A.J. & Sunnucks, P. (2004). Inbreeding avoidance in Cunningham's skinks (*Egernia cunninghami*) in natural and fragmented habitat. *Mol. Ecol.*, Vol.13, pp. 443-447
- Templeton, A.R., Robertson, R.J., Brisson, J., & Strasburg, J. (2001). Disrupting evolutionary processes: The effect of habitat fragmentation on collared lizards in the Missouri Ozarks. *PNAS*, Vol.98, No.10, (May 2001), pp. 5426-5432

- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr*, Vol.31, pp. 79–92
- The Nature Conservancy (2005), *Evaluación Ecorregional del Gran Chaco Americano/Gran Chaco Americano*. Fundación para el Desarrollo Sustentable del Chaco (De.S.del Chaco) y Wildlife Conservation Society Bolivia (WCS). Fundación Vida Silvestre. Buenos Aires. Argentina
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Perez, M. & Reynoso, V.H. (2006). Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, Vol.132, pp. 61–75
- Webb, J., Brook, B.W. & Shine, R. (2002). What makes a species vulnerable to extinction? Comparative life-history traits of two sympatric snakes. *Ecol. Res*, Vol.17, pp. 59–67
- Westphal, M.I., Field, S.A., Tyre, A.J., Paton, D. & Possingham, H.P. (2003). Effects of Landscape Pattern on Bird Species Distribution in the Mt. Lofty Ranges, South Australia. *Landscape Ecology* Vol.18, (2003), pp. 413–426
- Williams, J.D., Donadio, O.E. & Ré, I. (1993). Notas relativas a la dieta de *Tupinambis rufescens* (Reptilia: Sauria) del noroeste argentino. *Neotropica*, Vol.39, pp. 45–51
- Winck, G.R. (2007). *Historia natural de Tupinambis merianae (Squamata, Teiidae) na estacao ecologica do Taim. Extremo sul do Brasil*. Santa Maria. RC., Brasil
- Zak, M.R. & Cabido, M. (2002). Spatial patterns of the Chaco vegetation of central Argentina: integration of remote sensing and phytosociology. *Applied Vegetation Science*, Vol.5, pp. 213–226
- Zak, M.R., Cabido, M. & Hodgson, J. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation*, Vol.120, pp. 589–598.
- Zak, M. & Cabido, M. (2008). What Drives Accelerated Land Cover Change in Central Argentina? Synergistic Consequences of Climatic, Socioeconomic, and Technological Factors. *Environmental Management*, Vol.42, pp. 181–189