

**POLIMORFISMO DE COLORACIÓN, MELANISMO Y
ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN UNA POBLACIÓN
DE LAGARTIJAS PATAGÓNICAS DEL GRUPO
*LIOLAEMUS FITZINGERII***

**POLYMORPHISM COLORATION, MELANISM AND
REPRODUCTIVE STRATEGIES IN A POPULATION OF
PATAGONIAN LIZARDS OF THE *LIOLAEMUS
FITZINGERII* GROUP**

por

Lic. Paula Cecilia Escudero

Director: Dr. Luciano J. Avila

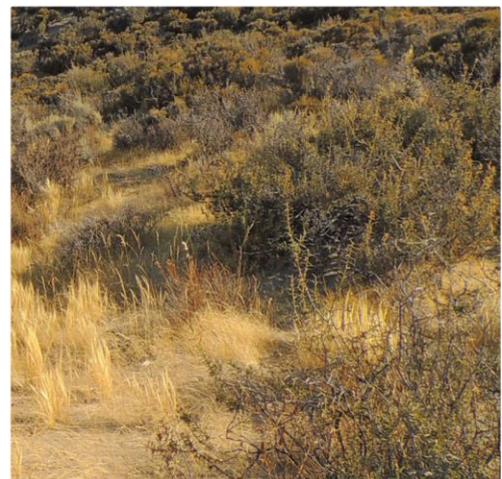
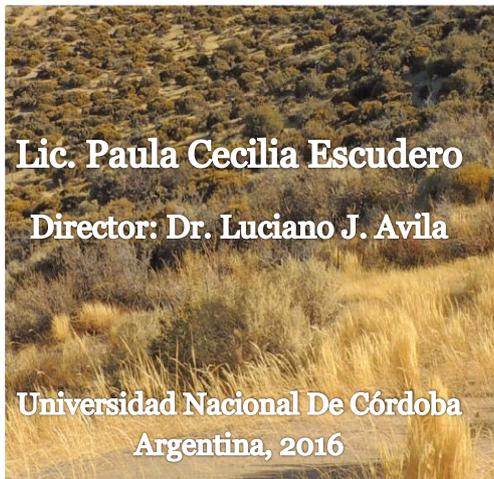
**Instituto Patagónico para el Estudio de Ecosistemas
Continetales (IPEEC-CONICET)**

**Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Universidad Nacional de Córdoba
Córdoba, Argentina**

2016

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

POLIMORFISMO DE COLORACIÓN, MELANISMO Y
ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN UNA POBLACIÓN DE
LAGARTIJAS PATAGÓNICAS DEL GRUPO *LIOLAEMUS*
FITZINGERII



COMISIÓN ASESORA

Dra. Gabriela Cardozo. Departamento de Ecología y Biodiversidad. Universidad Nacional de Córdoba.

Dr. Carlos Ignacio Piña. Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CICYTTP-CONICET).

Dr. Luciano J. Avila. Grupo de Herpetología Patagónica, Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC-CONICET).

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y fecha:

Calificación:

Tribunal

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

Firma: Aclaración:

"...Il faut faire de la vie un rêve et faire d'un rêve une réalité" ("...Haz de la vida un sueño y de un sueño una realidad")

Pierre Curie (1859-1906)

A mis padres...

Agradecimientos

A mi director Luciano Javier Avila por darme la posibilidad y confianza de desarrollar todas las ideas que me surgían así como por su flexibilidad. A Mariana Morando por sus constantes aportes y buena predisposición a la hora de leer mis manuscritos.

A la Dra. Gabriela Cardozo y al Dr. Carlos Ignacio Piña por haber aceptado ser parte de mi comisión asesora y haber participado de la elaboración de esta tesis, guiándome a lo largo de estos 5 años.

Al tribunal evaluador de esta tesis Dra. Gabriela Cardozo, Dr. Alejandro Giraud y Dr. Mariano Ordano.

A mis padres por darme las alas y confianza para emprender cada uno de mis proyectos, así como enseñarme a perseguir mis sueños.

A mis hermanos (Tati, Gaby y Eve) y cuñados (Maga, Nico y Diego) por apoyarme y darme hermosos sobrinos a un ritmo proporcional a mis años en Puerto Madryn.

A todos mis sobrinos...

A la persona que está a mi lado hace más de 6 años, por apoyarme 100% en cada decisión que tomaba, por los viajes agotadores, por las mudanzas, por ser mi primer ASISTENTE DE CAMPO y principalmente por ser parte de todos mis objetivos cumplidos, Gracias Niño...

A mis amigas y amigos de la facu y de la Vida (Jose, Agu, Jor, Sole, Alfon, Andre, Lau T, Lau S, Jime, María, Romi, Vale A, Vale C, Sole S, entre muchos más) que más allá de las distancias siempre los sentí muy cerca y siempre están para darme una bienvenida en mis regresos a Córdoba, así como también para alojarme cuando necesitaba hacer un curso.

A Ricarda Blum, Melisa Olave, Cintia Medina, Francisco Feliciani, Pier Cacciali y en especial a Andrea González Marín, por su asistencia en el campo, sin los cuales no hubiera podido recopilar todo mi material de estudio.

A Andrea González Marín, por su buena predisposición y estar siempre disponible para ayudarme en el laboratorio y en el campo.

Al personal de automotores del CENPAT por la buena predisposición y estar siempre listos cuando necesitaba ir al campo. En especial a Andrés Morales y al Bocha (Julio Cesar Rúa), por ser CONDUCTORES, ASISTENTES DE CAMPO y COCINEROS todo al mismo tiempo y hacer de las campañas una excelente experiencia, INFINITAMENTE GRACIAS.

A todas las personas que forman y formaron parte del Grupo de Herpetología Patagónico, Andrea González Marín, Florencia Breitman, Ignacio Minoli, Lorena Martínez, Melisa Olave, Natalia Feltrin, Cintia Medina, Mónica Kozykariski y Cristian Pérez.

A mi antiguo grupo de investigación, de la Universidad Nacional de Río Cuarto (Cecilia Provenzal, Jaime Polop, José Priotto, Andrea Steigman y a todo el grupo). Gracias por tenerme en cuanto en cada curso que dictaban así como también por ser mis principales consultores, por su calidad humana y el constante cariño, GRACIAS.

A Susana Ferrero, mi profesora de estadísticas de la Universidad Nacional de Río Cuarto, quien estuvo siempre a disposición para responder mis dudas en estadística y R.

A la Universidad Nacional de Córdoba.

Al CONICET por brindarme la beca doctoral y al Centro Nacional Patagónico (CENPAT), donde desarrollé mi tesis doctoral.

A todas las personas que se cruzaron en mi camino a lo largo de estos cinco en año y aquellos con los que compartí cursos de posgrado (docentes y compañeros) que de diferentes forman hicieron aportes para el desarrollo de mi tesis.

Publicaciones

Artículos derivados directamente del tema de tesis

- **Escudero PC**; Minoli I; Frutos N; Avila LJ & Morando M. 2012. Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: *Liolaemus*). *Cuadernos de Herpetología* 26 (2): 79-89. ISSN 0326-551X.
- **Escudero PC**; Minoli I; González Marín MA; Morando M & Avila L.J. 2016. Melanism and ontogeny: a study case in lizards of the *Liolaemus fitzingerii* group (Squamata: Liolaemini). *Canadian Journal of Zoology* 94 (3): 199-206. [dx.doi.org/10.1139/cjz-2015-0112](https://doi.org/10.1139/cjz-2015-0112)
- **Escudero PC**; Tucker DB; Avila LJ; Sites JW Jr & Morando M. 2016. Genetic structure of a population of *Liolaemus xanthoviridis* inferred from microsatellite markers. *En revisión*.
- **Escudero PC**; González Marín MA; Morando M & Avila LJ. Use of space and its relationship with color patterns and melanism in *Liolaemus xanthoviridis* (Iguania: Liolaemini) in Patagonia. *En preparación*.

Índice

Resumen	1
Summary	3
Introducción General	4
Hipótesis	11
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos	11
Importancia y alcance de la tesis	12
Especie bajo estudio.....	13
Métodos Generales	14
Área de estudio	14
Diseño de muestreo en campo	15
Diseño de laboratorio.....	19
Capítulo I:	20
Morfología corporal externa y Desempeño	20
Introducción	21
Materiales y Métodos.....	25
1.1-Trabajo de campo.....	25
1.2-Análisis de los datos.....	29
1.3-Análisis estadísticos	30
Resultados	34
1.1-Morfología	34
1.2- Desempeño.....	38
Discusión	41
Apéndice 1	48
Capítulo II:.....	51
Uso del Espacio	51
Introducción	52
Materiales y Métodos.....	54
2.1-Trabajo de campo.....	54
2.2-Análisis de los datos.....	55
2.3-Análisis estadísticos	56
Resultados	57

2.1-Área de acción.....	57
2.2-Solapamiento del área de acción.....	59
2.3- Número de parejas reproductivas potenciales en machos.....	67
Discusión	69
Apéndice 2	74
Capítulo III:	80
Organización Social.....	80
Introducción	81
Materiales y Métodos.....	84
3.1-Trabajo de laboratorio.....	84
3.2-Análisis de los datos.....	87
3.3-Análisis estadístico.....	87
Resultados	88
3.1-Descripción general de los enfrentamientos	88
3.2- Índice de agresividad e índice de evasión.....	89
3.3- Coloración del macho como señal de advertencia	90
Discusión	91
Apéndice 3	96
Capítulo IV:	97
Uso del Microhábitat	97
Introducción	98
Materiales y Métodos.....	100
4.1-Trabajo de campo.....	100
4.2-Análisis estadísticos	100
Resultados	102
4.1- Descripción general del microhábitat.	102
4.2- Uso del microhábitat espacial.	104
4.3- Uso del microhábitat termal.....	106
Discusión	107
Apéndice 4	111
Capítulo V:	113
Estructura Poblacional Genética Mediante Marcadores Microsatélites.....	113
Introducción	114

Materiales y Métodos.....	115
5.1- Trabajo de laboratorio.....	115
5.2- Diversidad genética poblacional.....	117
5.3- Análisis de paternidad.....	118
5.4- Estructura poblacional.....	119
Resultados.....	121
5.1- Diversidad genética poblacional.....	121
5.2-. Análisis de paternidad.....	122
5.3- Estructura poblacional.....	123
Discusión.....	125
Integración y Conclusiones Finales.....	129
Bibliografía.....	134

Abreviaturas

av	<i>Coloración dorsal “amarilla-verdosa”</i>
a	<i>Coloración dorsal “amarilla”</i>
na	<i>Coloración dorsal “naranja-amarillenta”</i>
mr	<i>Coloración dorsal “marrón con líneas rojizas”</i>
LHC	<i>Longitud hocico cloaca</i>
AC	<i>Longitud ancho cabeza</i>
LC	<i>Longitud cabeza</i>
AltC	<i>Longitud alto cabeza</i>
DAI	<i>Distancia axila ingle</i>
Lant	<i>Longitud extremidad anterior</i>
Lpost	<i>Longitud extremidad posterior</i>
VelMax	<i>Velocidad máxima de corrida</i>
FuerMax	<i>Fuerza máxima de mordida</i>
AA	<i>Área de acción</i>
AA95%	<i>Área de acción al 95%</i>
AA60%	<i>Área de acción al 60%, “área núcleo”</i>
PCM	<i>Polígono convexo mínimo</i>
IA	<i>Índice de agresividad</i>
IE	<i>Índice de evasión</i>
HR	<i>Hembra residente</i>
HI	<i>Hembra intrusa</i>
MR	<i>Macho residente</i>
MI	<i>Macho intruso</i>

RESUMEN

Machos y hembras tienen maneras diferentes de reproducirse exitosamente y esto generalmente se ve reflejado en dimorfismo sexual; lo cual a su vez está asociado a la diferente alocaación de energía que realiza cada sexo en los diferentes aspectos reproductivos. Debido a esto, es interesante reconocer las diferentes estrategias que adopta cada uno de los sexos y de esta forma asegurar su éxito reproductivo. Estas diferentes estrategias pueden inducir diferencias en morfología, comportamiento y desempeño fisiológico de acuerdo con los requerimientos específicos de cada una de ellas. Las variaciones en el éxito reproductivo entre machos implican una fuerte selección sexual en rasgos morfológicos y patrones comportamentales que están directamente relacionados al éxito en la competencia entre machos. Es por ello que se encuentra variación en la morfología y comportamiento de los machos, como una manera alternativa de conseguir cópulas. Dos o más tipos de estrategias pueden ocurrir dentro de un mismo sexo y pueden estar correlacionadas con características morfológicas como la coloración. En lagartijas patagónicas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (específicamente en *L. xanthoviridis*) se ha observado que hay una extrema variación en el patrón de coloración dorsal, en el melanismo ventral y que presentan una profunda estructura genética (basado en datos de citocromo b). Estas observaciones destacan la importancia de analizar el grado de variabilidad en estos rasgos dentro de una población y si se relacionan con la/s estrategias reproductivas que adoptan los individuos de la población. En esta tesis se propuso analizar características de morfología, desempeño, genética, ecología espacial y social de una población de lagartijas patagónicas del grupo *Liolaemus fitzingerii*, analizando su relación con patrones de coloración, a fin de inferir estrategias reproductivas. Utilizando el sistema de muestreo captura-marcado-recaptura, pude seguir durante cuatro años a una población de *L. xanthoviridis*. A partir de esto, registré un marcado dimorfismo sexual en tamaño corporal asociado a polimorfismo de coloración dorsal y melanismo ventral. Sin embargo no encontré esta asociación con las medidas de desempeño, con los patrones de uso del espacio y comportamiento social. En los machos encontré que las áreas de acción fueron más grandes que las de las hembras, que no serían territoriales pero emplearían un “comportamiento de custodia” (defensa de una hembra), mientras que las hembras serían territoriales. Además los análisis genéticos no mostraron indicios de paternidad múltiple y revelaron que en la zona de estudio hay una gran diversidad

genética. En esta especie existirían diferentes estrategias reproductivas a nivel intersexual, pero no encontré evidencias directas de estrategias a nivel intrasexual asociadas con la coloración de los individuos. Los patrones de coloración podrían ser resultado de selección para individuos de mayor tamaño corporal que tendrían ventajas frente a los más pequeños.

SUMMARY

Males and females have various ways for successful reproduction and this is usually reflected in sexual dimorphism; which in turn is associated with different energy allocation for each sex in different reproductive aspects. Thus, it is interesting to identify the different strategies adopted by each sex to ensure their reproductive success. These different strategies can induce differences in morphology, behavior and physiological performance in accordance with the specific requirements of each sex. Variation in reproductive success among males implies strong sexual selection on morphological features and behavior patterns that are directly related to male-male competition for access to females. It is therefore that is found variation in morphology and behavior of males, as an alternative way to get copulations. Two or more types of strategies can occur within the same sex and may be correlated with morphological features such as color. Patagonian lizards of the *Liolaemus fitzingerii* complex (specifically in *L. xanthoviridis*), show extreme variation in dorsal color pattern and ventral melanism; and these populations are also phylogeographically deeply structured (based on cytochrome b data). These observations highlight the importance of analyzing the level of variability of these traits within a population, and whether these might be related to alternative reproductive strategies. The main objective of this study is analyze characteristics of morphology, performance, genetic structure, spatial and social ecology of a population of a Patagonian lizards of *L. fitzingerii* group, analyzing their relationship with color patterns in order to infer reproductive strategies. Using a capture-mark-recapture sampling system, I followed a population of *L. xanthoviridis* for four years. I recorded a marked sexual dimorphism in body size, associated with polymorphism in dorsal color and ventral melanism. But, I did not find this association with measurements of performance, or the patterns of use of space or social behavior. I found that male home ranges were larger than those of females, and that males were not territorial but they would employ a “behavior of custody” (defense of a female), while females would be territorial. Genetic analysis showed no evidence of multiple paternity and revealed high genetic diversity throughout the study area. This species seems to have different intersexual reproductive strategies, but I did not find direct evidence of intrasexual strategies associated with coloration. Color patterns could be a result of selection for individuals with larger body size that could have advantages over smaller ones.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las interacciones comportamentales, los sistemas sociales y la organización espacial de los individuos de una población pueden tener impacto en los procesos ecológicos tales como la regulación poblacional, la competencia y las estrategias reproductivas (Brown & Orians, 1970; Emlen & Oring, 1977).

Machos y hembras tienen diferentes maneras de reproducirse exitosamente y esto generalmente se ve reflejado en dimorfismos entre los sexos (Sinervo, 1997- 2007a; Robles & Halloy, 2012). Generalmente, los machos invierten tiempo y energía no solo en la producción de gametas sino también en la búsqueda y competencia con otros machos por parejas reproductivas. Las hembras, en cambio, pasan más tiempo acumulando recursos necesarios para la producción de gametas y en algunas especies, para el cuidado de los huevos o crías, posterior a la fertilización (Trivers, 1972; Knowlton, 1979; Kunz & Orrell, 2004). Debido a esto, es interesante reconocer las diferentes estrategias que adopta cada uno de los sexos. La selección sexual es el mecanismo causante de este dimorfismo en las estrategias de machos y hembras (Andersson, 1994), y se la pueda analizar desde dos enfoques distintos: selección intrasexual, la cual involucra la competencia entre machos y entre hembras por parejas reproductivas y selección intersexual, la cual comprende la elección de las hembras por determinados machos y la elección crítica de las hembras que ocurre posterior a la cópula (por ejemplo, cuando la hembra selecciona espermatozoides de distintos machos con los que copuló, Thornhill, 1983; Husak & Fox, 2008). Las estrategias reproductivas pueden promover diferencias en morfología, comportamiento y desempeño fisiológico de acuerdo con los requerimientos específicos de cada una de ellas (Huyghe et al., 2007). Por estos motivos el estudio del comportamiento social y el uso del espacio entre los sexos de una población, así como su asociación con rasgos morfológicos como la coloración y desempeño, son herramientas indirectas que permiten inferir las estrategias reproductivas que utilizan los individuos de una población (Abell, 1999; Halloy & Robles, 2002).

En ecología comportamental las estrategias reproductivas que adoptan los individuos definen los sistemas de apareamiento de la población, que usualmente se describen en términos del número de parejas por machos o por hembras (Shuster & Wade, 2003). Las variaciones en el éxito reproductivo entre machos implican una fuerte selección sexual en rasgos morfológicos y patrones comportamentales que están

directamente relacionados al éxito en la competencia contra otros machos; dado que usualmente son los machos los que tienen que competir por las hembras. Algunos machos han desarrollado variaciones espectaculares en morfologías y comportamientos como una manera alternativa de conseguir cópulas (Sinervo, 1997-2007a). Estas variaciones dentro de las especies son denominadas polimorfismos, definidas como la presencia de distintos fenotipos dentro de una clase particular de edad/sexo, la cual está bien documentada en una gran variedad de vertebrados, en particular en reptiles, donde pueden tomar diferentes formas (e.g., Irschick & Lailvaux, 2006). La presencia de polimorfismos en coloración es un fenómeno común entre lagartijas y ha sido interpretado como un compromiso adaptativo entre presiones de selección que surgen en el contexto social, antipredatorio y termorregulatorio. Por ejemplo, uno de los casos más interesantes de este tipo ocurre en una especie de lagartija neártica, *Uta stansburiana*, donde se encontró un mecanismo de selección dependiente de la frecuencia, similar al juego piedra-papel-tijera (Sinervo & Lively, 1996; Sinervo et al., 2007). Este mecanismo consiste en que la estrategia de apareamiento está relacionada a los colores de la garganta de los machos; los que presentan garganta naranja controlan grandes territorios, el cual se solapa con el territorio de muchas hembras, son robustos y tienen altos niveles de agresividad y testosterona; los de garganta azul son menos agresivos, controlan territorios de menor tamaño y protegen su pareja de cerca, con la cual cooperan en la defensa del territorio y por último los machos de garganta amarilla se mimetizan con las hembras y furtivamente ingresan en el territorio de otros machos para acceder a ellas (Sinervo & Lively, 1996).

El melanismo es un tipo de coloración que en los animales ha sido sugerido estar involucrado en un amplio rango de funciones adaptativas, asociadas con diferentes aspectos de la historia de vida de los organismos. Por ejemplo, dentro del contexto reproductivo, el melanismo ha sido asociado en la señalización (Jawor & Breitwisch, 2003; Griffith et al., 2006) y con estrategias reproductivas alternativas (Ducrest et al., 2008). Por otro lado, el melanismo ha sido implicado en varias funciones fisiológicas como: (1) termorregulación, dado que los animales más oscuros son capaces de calentarse más rápido y mantener altas temperaturas corporales (Kettlewell, 1973; Kingsolver & Wiernasz, 1991; Vences et al., 2002); (2) protección contra la radiación ultravioleta (Gunn, 1998; Hofer & Mokri, 2000); (3) función inmune, como consecuencia de las propiedades físicas y bioquímicas de la melanina (Mackintosh, 2001; Wilson et al., 2001) y (4) efectos pleiotrópicos sobre otras funciones de la

melanina, melanocortinas, inmunocompetencia, resistencia al stress y balance de energía (e.g., Hoekstra, 2006; Ducrest et al., 2008). También ha sido propuesto que la melanina tiene un rol en la defensa de los animales, desde que ha sido relacionado con la crisis en respuesta al riesgo de predación (Kettlewell, 1973; Endler, 1984) y aposemantismo (Turner, 1977).

Muchos autores han enfatizado la importancia de los rasgos de desempeño, ya que son manifestaciones de las variaciones morfológicas y fisiológicas de los organismos (Bartholomew, 1958; Huey & Stevenson, 1979; Arnold, 1983). Kokko (1998) y Kokko et al. (2003) sugieren que las características de desempeño representan aspectos del fenotipo que podrían ser cuantificables como indicadores de la “calidad” de los machos. En particular el desempeño locomotor de las lagartijas ha sido asociado positivamente a la habilidad de los machos de establecer dominancia social (Garland et al., 1990; Robson & Miles, 2000). Sin embargo la relación entre desempeño locomotor y dominancia social aún no está del todo clara y probablemente la forma más precisa, es utilizar rasgos de desempeño que estén más ligados funcionalmente a la dominancia, como por ejemplo la fuerza de mordida, que interviene directamente en los encuentros agonísticos (Husak et al., 2006). En varios trabajos se ha encontrado que el desempeño locomotor es muy buen predictor del tamaño del territorio de un individuo (Husak, 2006; Husak et al., 2006; Peterson & Husak, 2006; Husak & Fox, 2006).

“Territorio” y “área de acción” (“home range”) son los términos comunmente usados para describir la distribución espacial de los individuos. El “área de acción” es definida como el área en el cual un individuo realiza sus actividades diarias, que incluye los movimientos de excursión fuera de la misma y en la cual pasa la mayor parte del tiempo (Burt, 1943); mientras que “territorio”, tradicionalmente es un área defendida para uso exclusivo (Noble, 1939; Brown & Orians, 1970). La disponibilidad de recursos dentro del área de acción de un individuo promueve su supervivencia y reproducción, mejorando su adecuación (“*fitness*”) (Stradiotto et al., 2009). La distribución de estos recursos genera que, dentro del área de acción, algunas partes sean más frecuentemente usadas que otras (comúnmente denominadas áreas núcleo) y se solapen menos con el territorio de otros individuos (Kerr & Bull, 2006). Por lo cual se pueden obtener diferentes estimaciones del área de acción en función de la intensidad de uso de las áreas (Börger et al., 2006). El tamaño de área de acción puede ser afectado por diversos factores, tales como el sexo, el estado reproductivo, el comportamiento de alimentación, la densidad poblacional, los requerimientos energéticos, el comportamiento social, la

calidad del hábitat y la filogenia (Rose, 1982; Martins, 1994; Perry & Garland, 2002; Haenel et al., 2003). Y el tamaño junto con el solapamiento del área de acción entre los individuos de una población, puede ser usado para evaluar el grado de interacción entre vecinos, así como también para deducir territorialidad, cuando los comportamientos no pueden ser observados directamente (Powell, 2000) y en función de ellos inferir las estrategias reproductivas dentro de una población (Abell, 1999; Halloy & Robles, 2002).

La estructura social define el tipo de relaciones ecológicas entre conespecíficos cercanos, éstas incluyen la competencia, cooperación y dominancia en la adquisición de la pareja o recursos, así como también el cuidado competitivo o cooperativo de las crías e incluso canibalismo (Whitehead, 1997). La agresión juega un rol central en la determinación de la organización social en poblaciones de vertebrados (Collias, 1944). Entre sus funciones se puede incluir la adquisición de estatus social, la defensa de un territorio, el acceso a los recursos alimenticios y pareja y el incremento de las probabilidades de supervivencia (Enquist, 1985).

En resumen, las estrategias reproductivas no necesariamente son únicas en machos y en hembras (estrategias intersexuales) de una población, sino que dos o más tipos de estrategias pueden ocurrir dentro de un mismo sexo (estrategias intrasexuales) y pueden estar correlacionadas con características morfológicas como la coloración. Por lo que, examinar las diferencias en morfología, desempeño, comportamiento y ecología espacial de machos y hembras como también de los morfos presentes en cada sexo permite inferir las estrategias reproductivas y evaluar si la existencia de estos polimorfismo está asociada con estrategias reproductivas alternativas. Por ejemplo, estrategias intrasexuales estarían presentes si en una misma población existen machos polimórficos en coloración y aquellos con un determinado morfo, presentan grandes territorios mantenidos a través de altos niveles de agresividad, asociada con grandes tamaños corporales, con una gran velocidad de carrera y con una gran fuerza de mordida; mientras que los machos de otro color, no defienden un territorio, no son agresivos y presentan menores desempeños. En esta población entre los machos ocurrirían dos estrategias reproductivas completamente diferentes.

Grupo de estudio

El género *Liolaemus* pertenece a la familia Liolaemidae junto con los géneros *Ctenoblepharys* y *Phymaturus* (Etheridge, 1995). Las lagartijas del género *Liolaemus* se encuentran ampliamente distribuidas en el cono sur de América del Sur donde son el

clado de vertebrados más numeroso y abundante en ambientes semiáridos y áridos de las zonas andinas y patagónicas (e.g., Cei, 1986) y actualmente cuenta con 257 especies descritas (Breitman et al., 2013; Olave et al., 2014; Avila et al., en prensa). La distribución geográfica de este género comprende desde el centro de Perú hasta el norte de la isla de Tierra del Fuego en Argentina y Chile, encontrándose en variados ambientes en Argentina, Bolivia, Chile, Perú, Paraguay, las costas de Uruguay y Brasil (Cei, 1986; Abdala, 2007; Pincheira-Donoso et al., 2008). Dos grandes grupos de *Liolaemus* son reconocidos filogenéticamente, *Liolaemus* (en sentido estricto) y *Eulaemus*. El subgénero *Eulaemus* está compuesto por 144 especies (Olave et al., 2014), ampliamente distribuidas en Argentina y una distribución más limitada en Chile (Schulte et al., 2000). Dentro de este subgénero existen dos grandes clados, la sección *lineomaculatus* (Schulte et al., 2000; 21 especies) y la sección *montanus* (Schulte et al., 2000; 123 especies). A su vez, en ésta última sección se encuentra el grupo *boulengeri*, el cual comprende entre otros, al grupo *Liolaemus fitzingerii*, el objeto de estudio (Avila et al., 2006; 2008; 2010 a; b). El grupo *L. fitzingerii* tiene una amplia distribución geográfica que se extiende desde el norte-centro de Neuquén y norte de Río Negro hasta el sur de la Provincia de Santa Cruz, Argentina (Cei, 1986; Avila et al., 2006; Abdala, 2007), e incluye dos complejos de especies *L. fitzingerii* y *L. melanops* (*sensu* Avila et al., 2006; Minoli, 2015). En un estudio filogeográfico de lagartijas patagónicas del complejo *fitzingerii* (Avila et al., 2006), que incluye cinco especies descritas: *Liolaemus fitzingerii*, *L. xanthoviridis*, *L. chehuachekenk*, *L. shehuen* y *L. camarones* (Abdala et al., 2012a; b); se encontró, en el área de distribución de las dos primeras especies listadas, una región de alta estructuración genética (poblaciones genéticamente diversas y altamente estructuradas, en base a datos de citocromo b) y los individuos de estas poblaciones presentan una notable variación en los patrones de coloración de machos y hembras. En un trabajo aún más reciente (Escudero et al., 2012) se observó que el melanismo ventral que presenta este grupo de lagartijas es altamente variable y no necesariamente está asociado a diferencias interespecíficas. Si bien no se dispone de otros datos, estas tres observaciones (extrema variación en patrón de coloración dorsal + variación en el melanismo ventral + estructura genética profunda) destacan la importancia de analizar si dentro de una población existe variabilidad en estos rasgos y si pueden llegar a estar relacionados a la/s estrategias reproductivas que utilizan los individuos de la población.

En este plan de estudio se propone analizar aspectos de la morfología, comportamiento y ecología, conjuntamente con datos de frecuencias génicas basados en microsatélites, de una población de lagartijas de *Liolaemus xanthoviridis*, a fin de inferir las estrategias reproductivas intra e intersexuales. Hasta el momento no hay disponible información detallada de cada uno de estos aspectos, por lo tanto las preguntas teóricas que van a guiar este proyecto son: ¿machos y hembras presentan dimorfismo sexual a nivel morfológico?, ¿varía el desempeño locomotor entre sexos y dentro de los sexos en función del patrón de coloración y melanismo?, ¿existen diferencias entre el tamaño y solapamiento del área de acción ocupada por los diferentes sexos?, ¿existen diferencias en cuanto a la agresividad entre los sexos?, ¿hay algún tipo de asociación entre el uso del espacio y la organización social con los patrones de coloración dorsal y melanismo ventral de los individuos?, ¿la población estudiada se encuentra estructurada en sub poblaciones genéticas?, ¿la organización social observada se corresponde con el sistema de apareamiento analizado en función de marcadores moleculares?. A continuación se presenta un diagrama conceptual, donde se integran todos los aspectos que serán abordados a lo largo de esta tesis (Figura1).

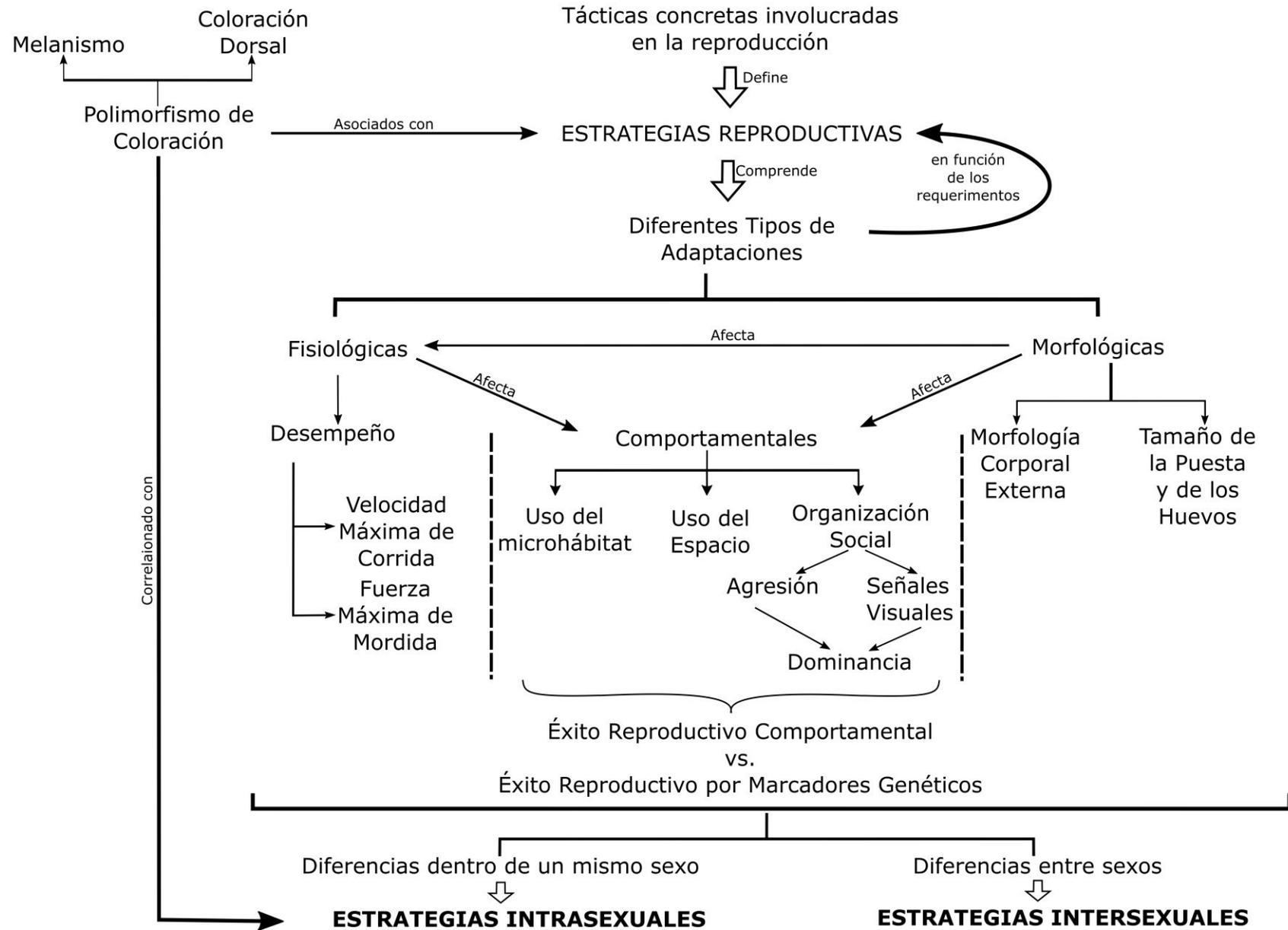


Figura 1: Diagrama conceptual de las relaciones e interacciones entre los principales aspectos de historia de vida, abordados en esta tesis.

Hipótesis

Machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* presentan diferentes estrategias reproductivas, y dentro de cada sexo la presencia de morfos de coloración se asocia con estrategias reproductivas alternativas.

Predicciones

Machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* presentaran diferencias a nivel morfológico, de desempeño, ecológico (uso de microhábitat) y comportamental (usos del espacio, organización social).

A nivel intrasexual los individuos con diferentes patrones de coloración exhibirán diferencias morfológicas, en el desempeño y el comportamiento (usos del espacio, organización social) pero no a nivel ecológico (uso de microhábitat).

Objetivo General

Caracterizar la morfología, desempeño, genética, ecología espacial y social de una población de lagartijas patagónicas del grupo *Liolaemus fitzingerii*, analizando su relación con patrones de coloración, a fin de inferir la o las estrategias reproductivas que utilizan.

Objetivos Específicos

1- Estudiar la variabilidad de la morfología corporal externa y desempeño de una población de *Liolaemus xanthoviridis* y analizar la relación de éstas características con el sexo y los patrones de coloración.

2- Determinar cómo es el uso del espacio en esta población de lagartijas y si existen diferencias en función del tamaño corporal y entre sexos, así como también si hay algún tipo de asociación con la coloración.

3- Caracterizar la organización social de la población estudiada y analizar si existe algún tipo de relación entre el estatus social de los individuos y el patrón de coloración que presentan.

4- Describir el microhábitat espacial y termal utilizado por esta población de lagartijas, explorando su relación con el sexo y los patrones de coloración.

5- Caracterizar la estructura poblacional mediante marcadores moleculares (microsatélites) en relación a las estrategias reproductivas.

Importancia y Alcance de la Tesis

La información brindada en esta tesis es una contribución al conocimiento básico de la morfología, ecología espacial, comportamental y genética de esta especie de lagartija y como tal, puede ser utilizada para un futuro plan de manejo y conservación de la especie así como también de aquellas especies cercanamente emparentadas que conservan similares aspectos de vida y hábitat. Además en Argentina son muy pocos los estudios en especies del género *Liolaemus* que analizan e integran diferentes atributos de la biología de una especie para analizar su relación con caracteres reproductivos. Esta tesis es una de las primeras en estudiar y seguir en detalle una población de lagartijas patagónicas del género *Liolaemus*, permitiendo esclarecer la dinámica de rasgos como coloración y melanismo. Caracteres, cuya presencia y variación era prácticamente desconocida y únicamente eran utilizados como caracteres diagnósticos para describir especies. Resultados que en un futuro se podrían extrapolar a otras especies del mismo grupo quienes presentan similares características en estos rasgos.

Especie Bajo Estudio: Liolaemus xanthoviridis

Liolaemus xanthoviridis Cei y Scolaro 1980 (Figura 2), está distribuida sobre un área de aproximadamente 50 x 200 km, localizada alrededor de la Meseta de Montemayor (Departamentos de Rawson, Gaiman y Florentino Ameghino, Figura 3) en la Provincia de Chubut, Argentina. Es una especie ovípara, arenícola con un tamaño medio de 84.2 ± 3.5 mm para los machos y 75.0 ± 5.1 mm para las hembras (Cei & Scolaro, 1980). En ambos sexos los individuos presentan polimorfismos en coloración dorsal y en melanismo ventral. El periodo de actividad de estas lagartijas comienza a finales de Septiembre, principios de Octubre y continua hasta mediados-fines de Marzo (dependiendo de las condiciones ambientales de temperatura). Aparte de su descripción original, no hay muchos estudios realizados con la especie, por lo cual es muy escasa la información biológica de la misma.



Figura 2: Ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis* de Bahía Isla Escondida. Arriba macho adulto, abajo hembra adulta. Fotos gentileza de Roberto G. Roa.

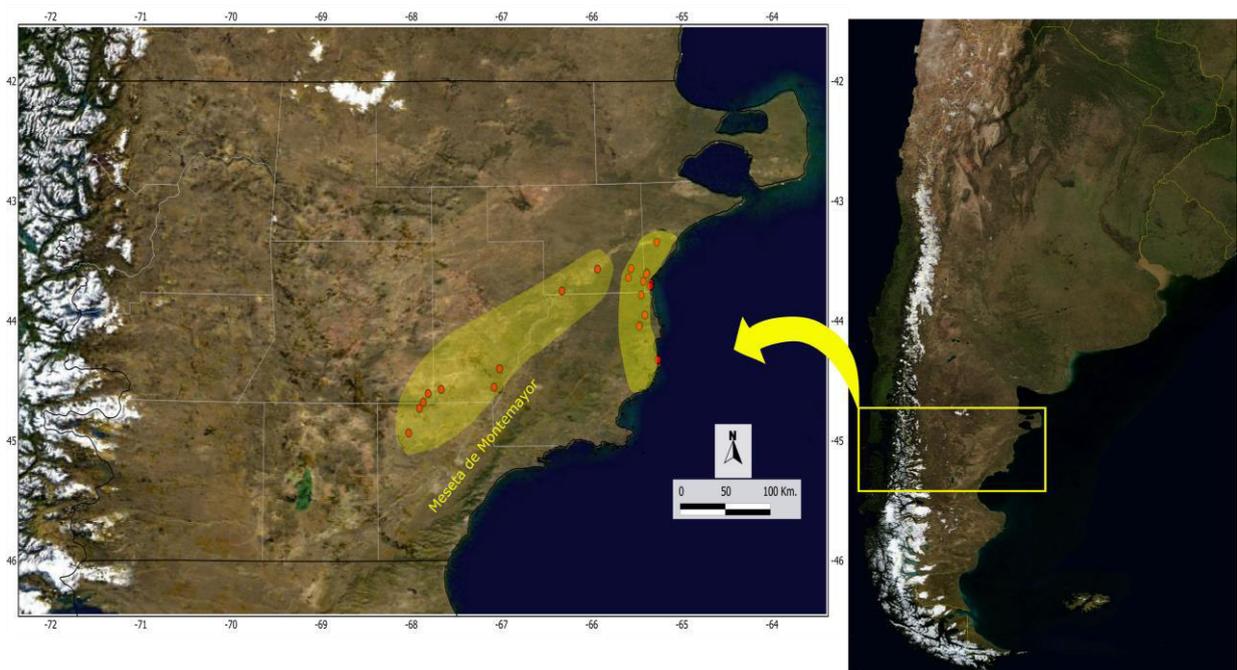


Figura 3: Área de distribución de *Liolaemus xanthoviridis* en la Provincia de Chubut, Argentina.

MÉTODOS GENERALES

Área de estudio

La población estudiada se encuentra en un ambiente de dunas costeras en el litoral atlántico de la provincia de Chubut en la Bahía Isla Escondida (Figura 4), a 50 km al sur de la localidad de Playa Unión, en el Departamento de Rawson ($43^{\circ}40'38.49''S$; $65^{\circ}20'26.54''O$, datum WGS84, 6 msnm), Provincia del Chubut, Argentina. La zona de estudio tiene una extensión de aproximadamente 3 ha y se encuentra limitada por una barrera pedregosa intermareal hacia el Este, el cauce de un arroyo temporario en el Norte, acantilados sedimentarios en el Oeste y una zona arbustiva de suelo pedregoso al Sur. El ambiente presenta una estructura heterogénea, con parches de dunas de arenas con abundante vegetación y otros parches sin vegetación.

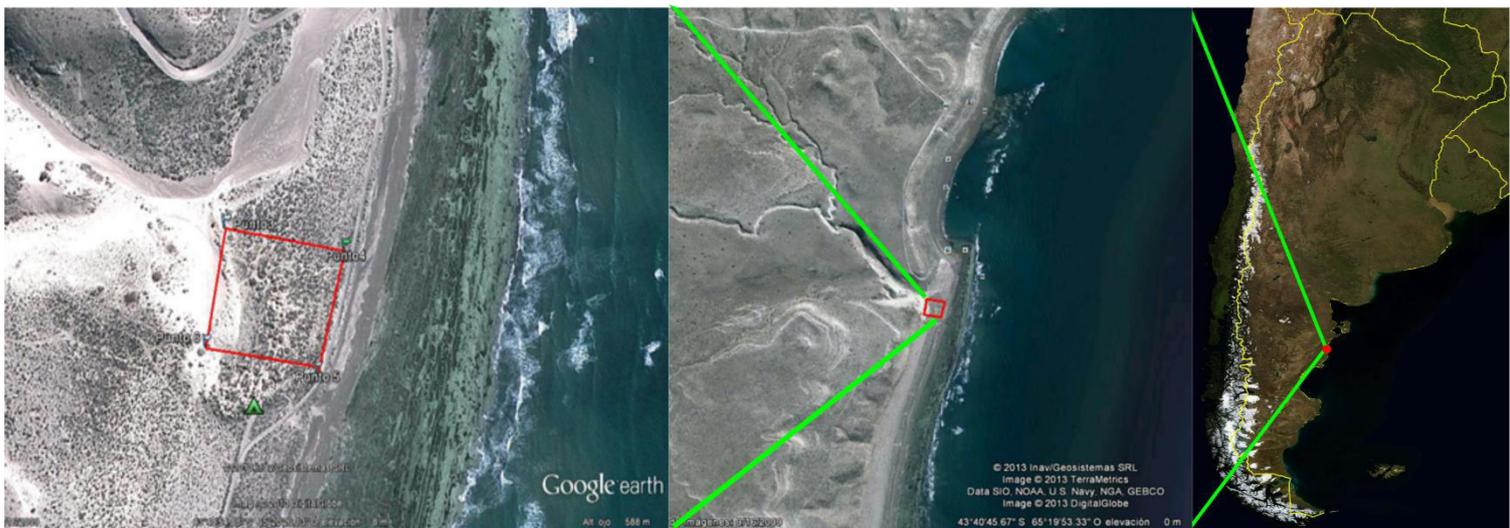


Figura 4: Área de estudio, Bahía Isla Escondida, Rawson, Chubut, Argentina.

Biogeográficamente se encuentra localizada en la ecorregión de la estepa patagónica (Burkart et al., 1999), con una comunidad homogénea de plantas, dominada por vegetación arbustiva, subarbustiva y algunas herbáceas. Entre los arbustos y subarbustos que encontramos están: *Atriplex lampa* “zampa”, *Lycium chilense* “yaoyín”, *Ephedra orchreata* “efedra”, *Grindelia chiloensis* “botón de oro”, *Junellia alatocarpa* “junellia”, *Chuquiraga erinacea* var. *hystrix* y *C. avellanadae* “chuquiraga”, *Senecio filaginoides* “senecio” y *Baccharis darwinii*, y entre las herbáceas estaban *Stipa* o *Sporobolus*

“coirón” y *Hoffmansegia trifoliata* “pata de perdiz”. Las especies más abundantes del área son *Atriplex lampa*, *Lycium chilense* y *Grindelia chiloensis*.

El clima es frío y seco con una precipitación media anual de 250 mm. Los vientos son fuertes y la temperatura media anual varía entre 10°C y 14°C. En primavera (de Octubre a Diciembre), los rangos de temperatura van entre los 10°C y los 20°C y en verano (Enero a Marzo) puede alcanzar los 41°C (temperatura máxima, Servicio Meteorológico Nacional).

Diseño de muestreo en campo

En el sitio de estudio demarqué una grilla de 100m x 100m (Figura 4), donde durante 4 temporadas, Enero-Febrero 2012, Noviembre 2012-Marzo 2013, Octubre 2013-Marzo 2014 y Octubre 2014-Marzo 2015, realicé la colección de datos. Los meses de estudio estuvieron determinados por la época de actividad de las lagartijas que se extiende entre Octubre y Marzo, con variaciones de acuerdo al clima. La grilla fue recorrida de tres a seis veces por día durante los días de muestreo, entre las 9:00 y las 18:00 hrs, con intervalos de 1 hora entre cada recorrido. Para realizar el recorrido del área, utilicé transectas regulares a intervalos de tiempo acordes a la meteorología, temperatura ambiental y actividad. Se establecieron seis transectas paralelas a la costa, las cuales fueron recorridas de la siguiente forma: las primeras tres transectas (las más cercanas a la costa) en un sentido (ejemplo sur-norte) y luego las otras tres transectas (norte-sur). En el siguiente censo, se iniciaba el recorrido de forma opuesta (norte-sur) y en las transectas más alejadas a la costa. Así como también se realizaron censos desde las primeras tres transectas en dirección norte-sur y posteriormente las otras tres en dirección sur-norte. Además se alternó la persona que recorría cada transecta.

Durante cada recorrido, los individuos observados fueron inicialmente capturados utilizando horqueta y/o caña, y luego fueron marcados mediante amputación de dígitos (Husak & Fox, 2003; Mcconnachie & Whiting, 2003; Aragón et al., 2006; Baird et al., 2007; While et al., 2009) y con mostacillas de colores donde cada color representa un número (Fisher & Muth, 1989; Husak & Fox, 2003; McConnachie & Whiting, 2003; Aragón et al., 2006; Husak & Rouse, 2006, Figura 5) ya que se conoce que ambas técnicas no interfieren en el comportamiento o supervivencia de las lagartijas (Dodd, 1993; Borges-Landáez & Shine, 2003). Los dígitos fueron conservados en alcohol

etílico al 96% para ser utilizados para estudios moleculares. Además determiné el sexo, a partir de caracteres sexuales secundarios (Figura 6), como son la forma de la cloaca (redondeada en hembras y rectangular en los machos), ensanchamiento de la base de la cola (más ancha en machos que en hembras) y presencia de poros precloacales (presente en macho y excepcionalmente en hembras) y registré horario de observación y la ubicación en la grilla mediante coordenadas geográficas (usando “sistema de posicionamiento satelital”, SPS). Medidas morfométricas básicas de cabeza (longitud, ancho y alto), cuerpo (longitud hocico cloaca y distancia axila ingle) y extremidades (longitud miembros anteriores, longitud miembros posteriores) fueron registradas de acuerdo a procedimientos estándar con escala graduada metálica de 0.1 mm y con calibre digital a 0.01 mm y el peso (mediante balanzas Pesola®). Cuando fue posible registré medidas de desempeño (velocidad máxima de carrera y fuerza máxima de mordida) de los individuos en campo (detalles de los métodos utilizados para registrar estas medidas se encuentran en el Capítulo 1, sección “Materiales y Métodos”). Tomé fotografías digitales dorsales y ventrales de cada individuo, para analizar los patrones de coloración dorsal y melanismo ventral. Además, registré las condiciones meteorológicas generales (con equipo transportable) y microhábitat ocupado (según método estándar, ver Frutos, 2009 y Kacoloris et al., 2009, los detalles del procedimiento utilizado se describen en el Capítulo 4, sección “Materiales y Métodos”). Una vez finalizada la toma de datos, los individuos fueron liberados exactamente en el lugar de su captura.

Los procedimientos de manipulación de animales no requirió el permiso de la autoridad provincial de fauna ya que el procedimiento está de acuerdo con las regulaciones detalladas en la ley Nacional N ° 14346.



Figura 5: Marcado de ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis* mediante mostacillas de colores.

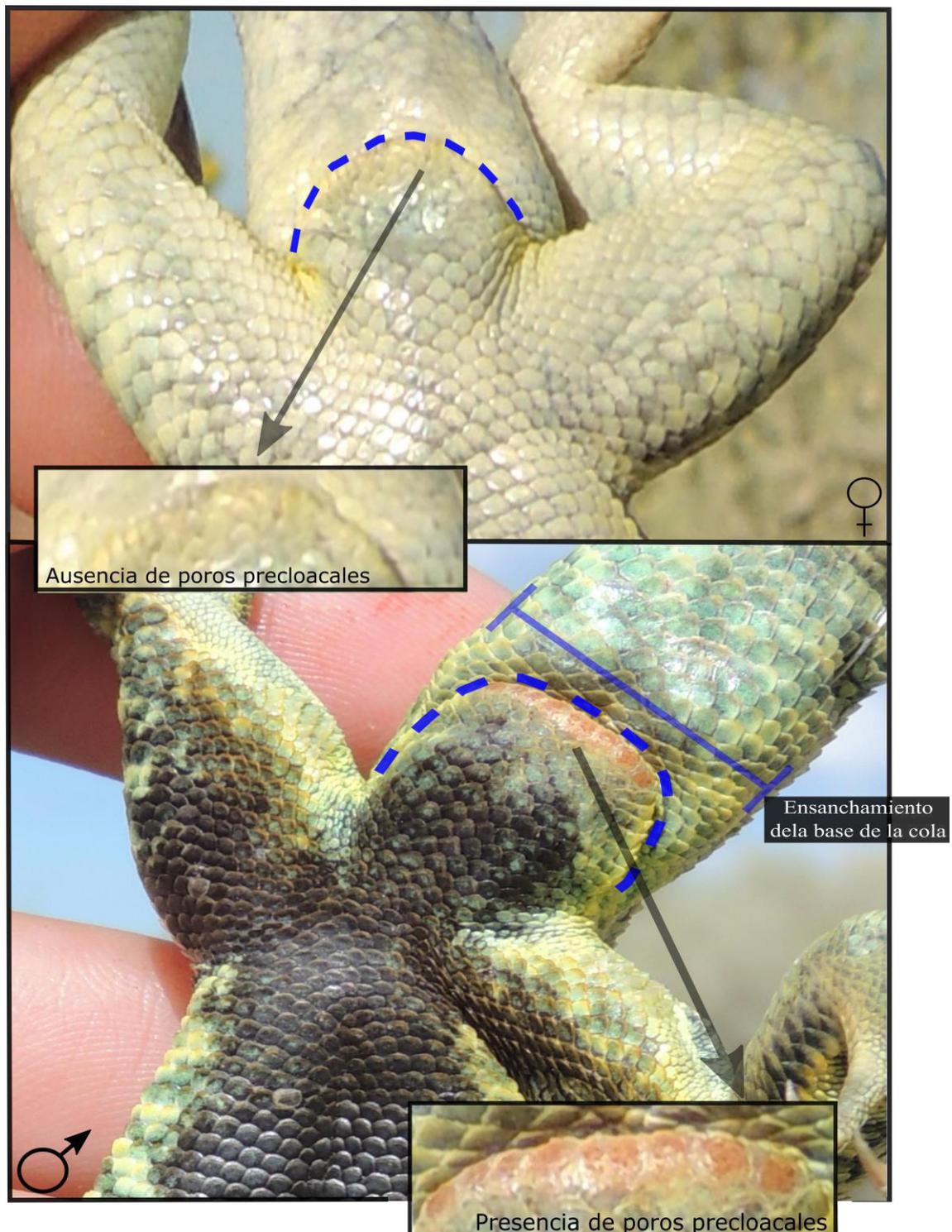


Figura 6: Caracteres secundarios que se diferencian entre los sexos. Arriba, hembra, con la cloaca redondeada (marcada con línea entrecortada en azul) y sin poros prelocaales. Abajo, macho, con la cloaca de forma más rectangular (marcada con línea entrecortada en azul) y con poros prelocaales y base de cola ensanchado por la presencia de los hemipenes.

Diseño de laboratorio

En el laboratorio registré las medias morfométricas anteriormente mencionadas y medidas de desempeño (velocidad máxima de carrera y fuerza máxima de mordida) de la misma forma que en el campo (detalles de los métodos utilizados para registrar estas medidas se encuentran en el Capítulo 1, sección “Materiales y Métodos”). Realicé enfrentamientos entre machos y entre hembras durante el período de actividad (de Noviembre a Febrero) bajo diferentes condiciones de valor de recurso. Los enfrentamientos realizados fueron del tipo residente-intruso (procedimiento detallado en el Capítulo 3, sección “Materiales y Métodos”). Una vez finalizados los ensayos todos los individuos fueron devueltos a su lugar de captura.

En áreas cercanas a la grilla de trabajo durante tres temporadas (Noviembre 2012-Marzo 2013, Octubre 2013-Marzo 2014 y Octubre 2014-Marzo 2015) colecté individuos adultos de *Liolaemus xanthoviridis* de similar tamaño corporal para los enfrentamientos residente-intrusos ($LHC \pm 5$ mm y peso ± 0.5 g). Los cuales, transporté en recipientes individuales al laboratorio, donde fueron alojados en terrarios individuales (60 x 40 x 30 cm, Figura 7), con sustrato de arena y refugio. El agua y alimento (larvas de *Tenebrio molitor* y frutos de *Lycium chilense*) fueron suministradas ad libitum (López & Martín, 2002b). Las lagartijas se mantuvieron con un fotoperíodo 10L: 14D y el calor fue suministrado con una lámpara infrarroja de 150 watts. Los terrarios no fueron limpiados o modificados hasta el fin de los ensayos, para permitir que las lagartijas mantengan una arena experimental lo más parecido posible a su “territorio” en estado natural, y de esta forma se establezcan como residentes (Trigoso-Venano et al., 2002). Además, previo al inicio de los ensayos, las lagartijas se mantuvieron en un periodo de habituación de una semana.



Figura 7: Terrarios donde fueron alojadas las lagartijas durante los ensayos de laboratorio.

CAPÍTULO I:

MORFOLOGÍA CORPORAL EXTERNA Y DESEMPEÑO



Introducción

El dimorfismo sexual en caracteres morfológicos es algo muy común en los animales. En vertebrados, usualmente son los machos el sexo de mayor tamaño (Schoener et al., 1982; Shine 1986; Fairbairn, 1990; 1997; Andersson, 1994). Si bien varios mecanismos se han propuesto para explicar este dimorfismo, por ejemplo divergencia ecológica (Schoener, 1967; Schoener & Gorman, 1968; Shine, 1991), diferencias en la mortalidad entre los sexos (Stamps, 1993), o diferencias en la tasa de crecimiento entre los sexos (Watkins, 1996), el mecanismo más aceptado como causante de este dimorfismo sigue siendo la selección sexual (Andersson, 1994; Sinervo, 1997-2007b; Robles & Halloy, 2012). La selección sexual es la variación en el número de descendientes entre los individuos de una población producido como consecuencia de la competencia por aparearse (Futuyma, 2005). La selección sexual ocurre porque las hembras producen gametas mucho más grandes y en menor número que los machos, diferencias que llevan a un conflicto en las estrategias reproductivas que utilizan ambos sexos (Darwin, 1871; Futuyma, 2005).

El dimorfismo sexual en tamaño corporal y coloración es algo relativamente común en lagartijas (Fitch, 1976; 1981; Anderson & Vitt, 1990; Vidal et al., 2002) y de acuerdo con la hipótesis de selección sexual, los machos muestran mayores tamaños corporales o crecimientos alométricos de las estructuras utilizadas en los encuentros agresivos con otros machos, donde se pone en juego el acceso a las hembras y por ende la oportunidad de aparearse (Petrie, 1992; Fairbairn, 1997). No obstante, en ocasiones las hembras utilizan, estas características para evaluar la calidad del macho independientemente de su habilidad de pelea (Carothers, 1984; Anderson & Vitt, 1990) y es por ello que han evolucionado características muy conspicuas como coloración muy brillante y ornamentas que de otro modo sería desventajosas, por incrementar los riesgos de predación y por ende serían eliminadas por selección natural. Como resultado de selección sexual, en muchas especies los machos presentan variaciones espectaculares en morfologías como una manera alternativa de conseguir cópulas (Sinervo, 1997-2007a). Uno de los ejemplos más notables, que anteriormente fue nombrado ocurre en una lagartija neártica, *Uta stansburiana*, donde claramente dentro de los machos la coloración de la garganta se asocia entre otras cosas a diferentes características morfológicas y de desempeño, lo que a su vez conlleva a diferencias en el éxito reproductivo (Sinervo & Lively, 1996). En *U. stanburiana*, los machos de garganta

naranja son los más robustos y pesados, al mismo tiempo que presentan elevada capacidad fisiológica, medida en resistencia, seguido por los machos azules y en última instancia los amarillos (Sinervo et al., 2000a). Algo similar ocurre entre las hembras de esta especie de lagartija, donde coexisten dos morfos, hembras de garganta naranja y hembras de garganta amarilla y su coloración está asociada con estrategias alternativas en el tamaño de la puesta y de los huevos. Esto revela, como dentro de una misma población coexisten estrategias alternativas de apareamiento, bien diferenciadas entre sí, que inducen diferencias en morfología y desempeño en función de los requerimientos de cada estrategia. En este caso, los patrones de coloración funcionan como señales visuales.

Muchos lagartos poseen visión en el UV cercano (e.g., Macedonia et al., 2000; Fleishman & Persons, 2001; Font & Molina-Borja, 2004; Molina-Borja et al., 2006; Whiting et al., 2006), es decir, son capaces de percibir la radiación ultravioleta (longitudes de onda por debajo de 400 nm) la cual mejora la visibilidad de sus patrones de coloración, que únicamente son visibles para receptores que posean un sistema visual con sensibilidad en esa parte del espectro (e.g., Harosi 1985; Burkhardt, 1989; Yokoyama y Shi, 2000; Hunt et al., 2001). La capacidad de visión en el UV constituye una ruta potencialmente importante para la comunicación tanto intraespecífica como interespecífica y sujetos a selección sexual. La percepción en el UV se debe a la presencia en sus retinas de una clase de conos que contienen un fotopigmento cuyo máximo de absorción se encuentra entre 359 y 385 nm). La presencia de un fotopigmento sensible al UV ha sido confirmada en 13 especies de iguánidos, cinco geconidos y cuatro camaleones (Fleishman et al., 1993, 1997; Loew, 1994; Ellingson et al., 1995; Loew et al., 1996; Bowmaker et al., 2005).

En las lagartijas del género *Liolaemus*, sólo existe un trabajo en un congreso científico que reconoce la presencia de coloración en el rango UV en escamas azules localizadas en diferentes partes del cuerpo en machos de tres especies: *L. gosseorum*, *L. darwini* y *L. ruibali* (Salica & Halloy, 2010). No obstante, no hay datos respecto de la capacidad de estas lagartijas de percibir este tipo de coloración. Ya que se desconoce la presencia en el ojo de fotorreceptores sensibles a radiaciones en el rango de luz ultravioleta.

El melanismo es otro tipo de coloración que también podría haber evolucionado bajo selección sexual, no obstante como anteriormente se nombró, existen otras hipótesis que podrían explicar este rasgo. Como la coloración, la presencia de

individuos con pigmentación oscura, puede ocurrir tanto como polimorfismo dentro de una especie, como variación consistente entre especies cercanamente relacionadas (True, 2003) o como un continuo de animales con diferente cantidad de coloración oscura dentro de una población (Riobó et al., 1999; Cheviron et al., 2006; Escudero et al., 2012). La melanina y los carotenoides son dos de los pigmentos responsables de mucha de la variación en la coloración de los animales (Fox, 1976). Los reptiles tiene tres capas de células de producción de pigmentos, la más cercana a la epidermis consiste de células xantóforos que contienen pigmentos que generan los colores amarillos y naranjas. La capa del medio consiste de iridóforos que producen colores estructurales a través de las propiedades reflectivas de las células (entre los que se incluyen los patrones de coloración producidos por la radiación ultravioleta). Finalmente la capa más profunda contiene a los melanóforos, células que producen la melanina y son los responsables de la coloración oscura en el cuerpo de los animales (Bagnara & Hadley, 1973; Morrison et al., 1995). A diferencia de los mamíferos y las aves, los cuales producen dos tipos de melanina, feomelanina (pigmento claro, amarillo/rojizo) y eumelanina (pigmento negro/marrón), los reptiles solo producen eumelanina (Bagnara & Hadley, 1973), y los cambios de color en la producción y dispersión de estos gránulos son los responsables últimos de los cambios en la coloración de los reptiles (Hadley, 1997).

La presencia de melanismo asociado a diferentes características morfológicas y de desempeño de un individuo podría ser un indicativo de su éxito reproductivo, si por ejemplo los machos más melánicos consiguen mayores apareamientos, ya sea porque ganan en la competencia con otros machos por el acceso a las hembras o porque las hembras los seleccionan. Dado que la melanina tiene un importante rol en el sistema inmune de los organismos (Mackintosh, 2001; Wilson et al., 2001), aquellos machos con mayores niveles de melanina, podrían ser machos más saludables y por ende tener una mayor sobrevivencia o al ser portadores de esos genes, ser individuos de mayor calidad para las hembras. Lo mismo podría ocurrir en el caso de las hembras, si por ejemplo el melanismo y/o la coloración se encuentran asociadas a caracteres morfológicos y reproductivos, por ejemplo con el tamaño de puesta. Sin embargo, en ectotermos, la mayoría de los estudios que analizan las posibles causas del melanismo han sido principalmente enfocados sobre la explicación más favorecida, que es la hipótesis que relaciona al melanismo con caracteres fisiológicos térmicos, referida como la "hipótesis de melanismo termal". Ésta hipótesis ha sido validada, en algunos casos (Norris, 1967;

Walton & Bennett, 1993; Luke, 1994) y no en otros (Norris, 1967; Moreno Azócar, 2013). Moreno Azócar (2013), estudió el melanismo dorsal y ventral y sus efectos sobre la tasa de calentamiento y enfriamiento en *Liolaemus xanthoviridis* y en otras especies cercanamente relacionadas (*L. canqueli*, *L. casamiquelai*, *L. dumerili*, *L. fitzingerii*, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. melanops*, *L. morenoi*). No obstante, no encontró una relación entre el melanismo y la termorregulación de estas especies. Es importante destacar que en este estudio el melanismo fue considerado como una característica invariable dentro un individuo y dentro de una especie, observaciones que aún permanecen poco claras, dado el alto grado de polimorfismo que presenta este carácter en este grupo de reptiles (Escudero et al., 2012).

Por otro lado, al igual que las características morfológicas, los rasgos de desempeño, representan aspectos del fenotipo que podrían ser cuantificables como indicadores de la "calidad" de los machos (Kokko, 1998; Kokko et al., 2003). Es por ello que diversos autores han remarcado la importancia de estudiar este tipo de rasgos (Bartholomew, 1958; Huey & Stevenson, 1979; Arnold, 1983). En consecuencia, en muchos estudios (e.g., Bennett & Ruben, 1979; Bennett, 1991; Garland, 1993; Chappell et al., 1997; Hammond et al., 2000; Robson & Miles, 2000; Sinervo et al., 2000; Miles et al., 2001; López & Martín 2002a; Brandt, 2003) se ha propuesto a la selección sexual como una importante fuerza en la evolución de la capacidad aeróbica máxima y la resistencia locomotora, dado su rol en el establecimiento y defensa del territorio así como también en el comportamiento de cortejo. El desempeño puede ser analizado bajo dos enfoques dentro de la selección sexual: selección intrasexual (competencia entre machos y entre hembras) e intersexual (elección de la hembra) (Husak & Fox, 2008). En varios trabajos se ha encontrado que el desempeño locomotor de las lagartijas es muy buena predictora del tamaño del territorio (Husak, 2006; Husak et al., 2006a; Husak & Fox, 2006; Peterson & Husak, 2006), e incluso se la ha asociado positivamente a la habilidad de los machos de establecer dominancia social. En condiciones de laboratorio, en varias especies de lagartijas, se observó que los machos con un mejor desempeño locomotor ganaron más encuentros diádicos que lo esperado (Garland Jr et al., 1990; Robson & Miles, 2000; Perry et al., 2004), aunque hay otros estudios en donde no se encontró esta asociación (López & Martín, 2002b; Huyghe et al., 2005). Por lo tanto, aún la relación entre desempeño locomotor y dominancia social no está del todo clara y probablemente la forma más precisa, es utilizar rasgos de desempeño que estén más ligados funcionalmente a la dominancia. Por ejemplo, la fuerza de mordida, que

interviene directamente en los encuentros agonísticos y se ha encontrado que es determinante en el resultado de las interacciones entre machos (Lailvaux et al., 2004; Huyghe et al., 2005; Husak et al., 2006b), en la adquisición de territorios de alta calidad (Lappin & Husak, 2005) y en el éxito reproductivo (Husak et al., 2009). Bajo el enfoque intersexual, las hembras podrían beneficiarse, al elegir aparearse con machos con los mayores desempeños en función de beneficios directos que podrían obtener, vía adquisición de recursos, o beneficios indirectos a través de la viabilidad de la descendencia, vía “buenos genes” o “descendientes atractivos” (Andersson, 1994; Kokko, 1998; Kokko et al., 2003). Para ello, sin embargo, las hembras deberían ser capaces de evaluar el desempeño de los machos, una posibilidad sería que los despliegues de los machos directamente reflejen características de desempeño (Husak & Fox, 2008). No obstante, son muy pocos los estudios que analizan las preferencias de las hembras en función de rasgos de desempeño de los machos. En el caso de las hembras además de las medidas de desempeño mencionadas, que como en machos también podrían estar involucradas en el mantenimiento de un territorio y en la exclusión de potenciales competidores, el tamaño de las puestas y el tamaño de la descendencia son una medida directa del desempeño reproductivo.

Tanto las características morfológicas, de desempeño y de coloración en los individuos de una población podrían también haber evolucionado por selección natural además de sexual. Incluso ambas fuerzas (selección sexual y natural) podría actuar simultáneamente ejerciendo presiones paralelas u opuestas (Darwin, 1871; Arnold, 1983) y de esta manera moldear las estrategias reproductivas de los organismos.

El objetivo en esta sección es: estudiar la variabilidad de la morfología corporal externa y desempeño de una población de *Liolaemus xanthoviridis* y explorar la relación de éstas características con el sexo y los patrones de coloración. Se propone la siguiente predicción: presencia de dimorfismo sexual a nivel morfológico y en medidas de desempeño, como también diferencias a nivel intrasexual asociadas a la coloración de los individuos.

Materiales y Métodos

1.1-Trabajo de campo

A cada individuo capturado en la grilla de estudio, así como aquellos individuos que llevé al laboratorio, les determiné el sexo y registré sus medidas morfométricas básicas: longitud ancho cabeza (AC), longitud cabeza (LC), longitud alto cabeza (AltC), longitud hocico cloaca (LHC), distancia axila ingle (DAI, Figura 8a), longitud de la extremidad anterior (Lant) y longitud de la extremidad posterior (Lpost) de acuerdo a procedimientos estándar con escala metálica graduada de 0.1 mm y con calibre digital a 0.01 mm y el peso (mediante balanzas Pesola®, Figura 8b).

Además tomé fotografías digitales dorsales y ventrales de cada individuo, usando una cámara digital semi-profesional Nikon COOLPIX P510, para analizar los patrones de coloración dorsal y melanismo ventral.

Hembras grávidas fueron transportadas al laboratorio, lo que permitió que realizaran las puestas de huevos en los terrarios. Se les suministró gran cantidad de arena en un sector de la pecera para que pudieran realizar la puesta en cuevas excavadas por las hembras y de esta forma simular las condiciones naturales. Una vez que las hembras realizaron la puesta de huevos, extraje cuidadosamente cada huevo, para ser colocados en un recipiente plástico, esterilizado, con sustrato de arena (de la cueva construida por la hembra) y vermiculita (esterilizada), humedecida con agua destilada para de esta forma incubar los huevos. Previamente registré el ancho y largo de cada huevo. Los huevos no fueron pesados, ya que son extremadamente delicados y frágiles por lo que no fue posible transportarlos a una balanza (Figura 9). Finalmente cada recipiente contó con la puesta completa de una hembra. Luego todos los recipientes fueron puestos a incubar a una temperatura aproximada de 25°C. El sustrato donde se encontraban los huevos fue hidratado en función del estado de los huevos.

Tanto en el campo como en el laboratorio registré medidas de desempeño de los individuos (velocidad máxima de carrera y fuerza máxima de mordida). Para estimar la velocidad máxima de carrera hice correr a las lagartijas sobre una superficie horizontal de 1.5 metros de largo con sustrato de arena (Figura 10, sustrato sobre el que se desplaza esta especie de lagartija en ambientes naturales). Filmé cada corrida con una cámara semi-profesional Nikon COOLPIX P510 de alta definición, para posteriormente calcular la velocidad de carrera en cada corrida (velocidad = distancia (metros) / tiempo (segundos)). Cada individuo realizó tres corridas (Brecko et al., 2008). Antes de cada ensayo medí la temperatura corporal de los individuos (utilizando un termómetro Miller y Weber) para asegurarme que la misma se encontrara dentro su rango de preferencia (temperatura corporal promedio registrada en campo 34.5 ± 2.4 , temperatura corporal de

preferencia registrada en laboratorio 35.3 ± 4.4 , datos propios registrados de la población en estudio y de los animales traídos al laboratorio). Finalmente la corrida con mayor velocidad fue considerada como la velocidad máxima del individuo. Para medir la fuerza máxima de mordida de *L. xanthoviridis* utilicé un sensor FlexiForce modelo A201, el cual fue conectado a un multímetro (Figura 11). Este sistema, permitió tener un equipo transportable para registrar la fuerza de mordida, cuya unidad de medida fue Resistencia en Ω . Los animales fueron inducidos a morder el extremo del sensor. La fuerza de mordida de cada lagartija fue registrada tres veces consecutivas (cuando fue posible) siguiendo a Huyghe et al. (2007), de esas tres medidas se seleccionó la mayor de cada individuo, como su capacidad de mordida máxima. Al igual que con la velocidad de carrera, antes de realizar la medida, tomé la temperatura corporal de los individuos (utilizando un termómetro Miller y Weber) para asegurarme que la misma se encontrara dentro su rango de preferencia. Finalmente calibré el sensor FlexiForce, para poder relacionar el resultado eléctrico del sensor con la unidad de medida fuerza en gramos.

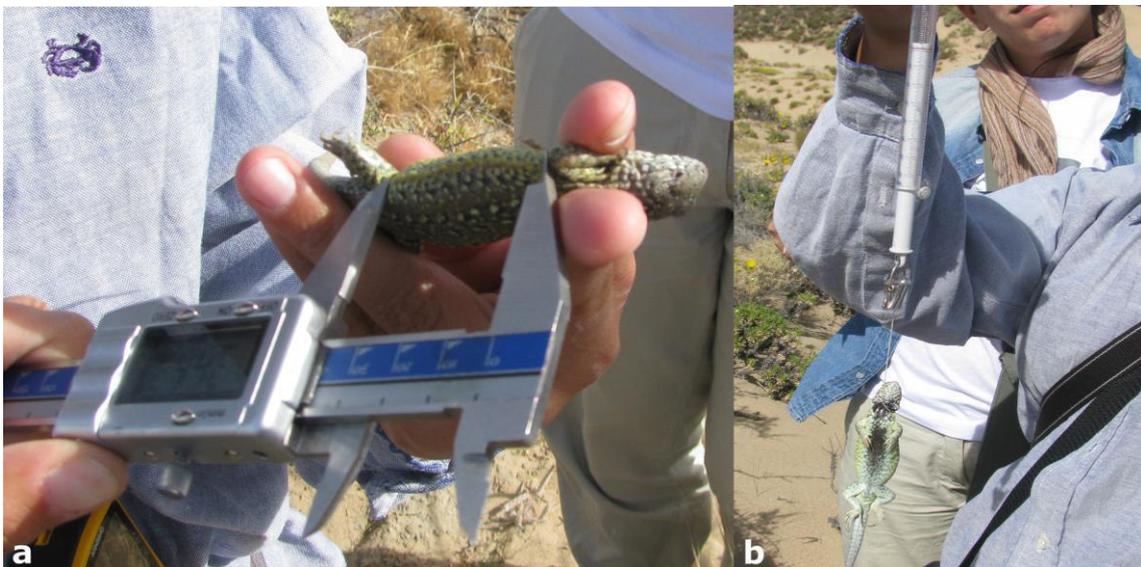


Figura 8: Registro de medidas morfométricas. a) Registro de la distancia axila ingle utilizando un calibre digital. b) Registro del peso, utilizando una balanza Pesola®



Figura 9: Puesta de huevos en el laboratorio.



Figura 10: Dispositivo utilizado para medir la velocidad de carrera.



Figura 11: Sensor FlexiForce unido a un multímetro para registrar la fuerza de mordida.

1.2-Análisis de los datos

Las variables cuantitativas que se utilizaron para los análisis fueron: Longitud ancho cabeza (AC), Longitud cabeza (LC), Longitud alto cabeza (AltC), Longitud hocico cloaca (LHC), Distancia axila ingle (DAI), Longitud extremidad anterior (Lant), Longitud extremidad posterior (Lpost), Peso, Melanismo ventral (porcentaje del área ventral melánica), Velocidad máxima de corrida (VelMax), Fuerza máxima de mordida (FuerMax), Índice de Condición Corporal (ICC, residuos de la regresión entre el peso y LHC³), esta variable solo se calculó a las hembras (siguiendo a Weiss, 2006) y tamaño total de la puesta y tamaño de los huevos (registrado solo en hembras que fueron llevadas a los terrarios en la tercera y cuarta temporada de muestreo). Mientras que las variables categóricas o factores fueron: sexo (hembra, macho) y coloración dorsal cuyas categorías fueron determinadas en función de las fotografías digitales (amarillo "a", amarillo verdoso "av", naranja amarillento "na" y marrón con líneas rojizas "mr"). Si bien como se planteó en la introducción la percepción de los colores para un observador humano pueden ser radicalmente distintas a la percepción visual de los lagartos, como no contaba con el equipo necesario (espectrofotómetro) y no hay datos sobre la capacidad de las lagartijas del género *Liolaemus* de percibir la coloración UV, la clasificación por coloración fue realizada bajo la percepción visual humana.

La variable porcentaje melanismo de ventral fue calculada a partir de fotografías digitales, tomadas con una cámara semi-profesional Nikon COOLPIX P510. En todos los casos las lagartijas estuvieron en la misma posición en cada fotografía para reducir el error en la estimación del área de melanismo. Las fotografías digitales fueron procesadas con el programa ImageJ 1.47v. Aunque no usé calibración de color, claramente se pudo distinguir el área melánica de la no melánica. Como primer paso, seleccioné el área ventral total de cada individuo, usando la herramienta de selección polígono. Esto permitió calcular el área ventral total (medida como número de píxeles). Luego usando el ajuste de umbral de color, seleccioné el área melánica. Además usé la herramienta de *mano libre* para mejorar los detalles de la selección y posteriormente calculé el área de melanismo (en número de píxeles, Figura 12). Finalmente calculé la proporción de melanismo ventral basado en la siguiente ecuación:

Ecuación 1:

$$\text{Proporción de melanismo ventral} = (\text{AVM} * 100) / \text{AVT}$$

AVM: área ventral melánica

AVT: área ventral total

Para realizar las estimaciones de velocidad de máxima de corrida, utilicé el software Avidemux 2.6 que me permitió obtener el tiempo en que se realizaron las corridas y posteriormente calcular la velocidad con la fórmula: $\text{Velocidad} = \text{Distancia} / \text{Tiempo}$.



Figura 12: Fotografía ventral de un macho adulto de *L. xanthoviridis* con sucesivas modificaciones para calcular el área de melanismo. La imagen ilustra cómo se midió el área melánica usando el software ImageJ. A) Fotografía original; B) extracción del área ventral total C) selección del área ventral melánica, en naranja, usando el ajuste de umbral de color; D) extracción del área melánica.

1.3-Análisis estadísticos

1.3-a. Datos morfológicos

En total capturé y marqué 144 individuos en la grilla y 92 ejemplares fueron los transportados al laboratorio; reuniendo 236 individuos de *Liolaemus xanthoviridis* adultos, de los cuales 117 fueron hembras y 119 machos. Un solo macho adulto fue excluido de los análisis (M121), ya que si bien presentaba todas las características de un macho reproductivamente activo su tamaño corporal era considerablemente menor que el resto y fue calificado como valor atípico (“outlier”, Anexo1.1).

Realicé Regresiones Lineales Simples de todas las variables morfológicas con la LHC, ya que en general suele haber una relación lineal entre la LHC y el resto de las variables morfológicas (Cánovas et al., 2006; Laspiur & Acosta, 2007; Medina et al.,

2013). De esta forma pude analizar si era necesario en los análisis posteriores utilizar la LHC como co-variable (García-Berthou, 2001).

Realicé análisis de la co-varianza factoriales, utilizando al sexo y la coloración dorsal como factores y al LHC como co-variable para cada una de las variables morfológicas y de esta manera analizar si había dimorfismo sexual en la morfología externa de *L. xanthoviridis* y, si al mismo tiempo, ese dimorfismo está relacionado a la coloración dorsal de los individuos. Además realicé análisis de la varianza factoriales con la LHC (variable repuesta) y los dos factores (sexo y coloración dorsal). En los análisis con diferencias significativas $p < 0.05$, usé el análisis de Diferencias Honestamente Significativas de Tukey *post-hoc* múltiples para muestras desbalanceadas (HSD Tukey, Miller, 1981; Yandell, 1997). En el caso de las hembras de laboratorio también analicé la relación entre coloración dorsal, tamaño de puesta e índice de condición corporal, utilizando análisis de la varianza y Regresiones Lineales Simples. Para analizar el melanismo ventral con el resto de las variables morfológicas realicé Regresiones Lineales Múltiples utilizando todas las variables morfológicas, las cuales se fueron descartando en función de su significancia en el modelo lineal. Utilicé una regresión múltiple porque ya había sido probado más arriba que todas las variables morfológicas estaban asociadas con la LHC. Además se usó el Análisis de la Co-varianza (usando LHC como co-variable) y análisis de la varianza factorial para evaluar si había diferencias en la proporción de melanismo ventral entre machos y hembras y en función de la coloración dorsal.

1.3-b. Datos de desempeño

Dado que se obtuvieron datos de velocidad máxima de carrera (Velmax, m/s) y fuerza máxima de mordida (FuerMax, g) tanto de los animales en los terrarios, como de aquellos presentes en la grilla de muestreo, es importante destacar las diferencias entre las dos fuentes de datos, animales de la grilla en campo, donde una vez registradas las medidas necesarias fueron nuevamente liberados (proceso que dura unos pocos minutos) vs. animales capturados en campo y transportados desde el área de estudio al laboratorio, donde permanecieron en terrarios. Dado que los animales en laboratorios, muchas veces pueden encontrarse bajo estrés y frecuentemente los comportamientos exhibidos bajo éstas situaciones no siempre ocurren en condiciones naturales (e.g., Hertz et al., 1982). Por lo tanto realicé un análisis de la co-varianza, para comparar ambos registros. En el caso de la VelMax no encontré diferencias entre los datos de la

grilla y el laboratorio ($p > 0.05$) por lo que se agruparon los datos dentro de la misma matriz, mientras que sí encontré diferencias entre la FuerMax registrada en ambos lugares ($F_{[1, 98]}: 6.395$, $p: 0.013$), siendo la fuerza de mordida de los individuos de la grilla mayor que la de los ejemplares en el laboratorio, por lo que en adelante se tomó en cuenta esta fuente de variación.

1.3-b.1. Velocidad Máxima de carrera

Registré la velocidad máxima de carrera de 38 ejemplares adultos de *L. xanthoviridis* de la grilla de muestreo y de 89 individuos en el laboratorio, totalizando una muestra de 127 registros, de los cuales 52 fueron hembras y 75 machos.

Realicé regresiones simples entre la Velmax y el longitud hocico cloaca (LHC), longitud extremidad anterior (Lant), longitud extremidad posterior (Lpost). Para analizar si el largo de las extremidades y el tamaño corporal estaban asociados a la capacidad locomotora máxima de estas lagartijas. Este análisis lo realicé para machos y hembras por separado. Dado que las variables longitud de extremidades (Lant y Lpost) están altamente correlacionadas con la LHC, antes de realizar las regresiones corregí las variables Lant y Lpost en función del efecto de la LHC). Para realizar esto utilicé la siguiente ecuación:

Ecuación 2:

$$A2 = A - (\text{coeficiente de regresión}) * B$$

A2: Variable nueva, ajustada por la co-variable (e.g., Lant2, ajustada por la LHC)

A: Variable original (e.g., Lant)

Coefficiente de regresión: entre las dos variables correlacionadas (e.g., Lant ~LHC)

B: la diferencia entre la co-variable y su media (e.g., LHC y su media)

Luego realicé un Análisis de la Co-varianza factorial para analizar si la velocidad de corrida máxima se diferenciaba entre los sexos y la coloración dorsal, utilicé la LHC como co-variable porque en los machos había encontrado una relación entre las dos variables.

Finalmente analicé la relación entre la velocidad máxima de corrida y la proporción de melanismo ventral. Previo a los análisis ajusté la variable melanismo en función de la LHC, ya que están altamente correlacionadas, la fórmula que se utilizó es la que se

muestra más arriba. De esta forma comparé la velocidad en función del melanismo sin el efecto de la LHC.

1.3-b.2. Fuerza máxima de mordida

Registré la velocidad máxima de carrera de 38 ejemplares adultos de *L. xanthoviridis* de la grilla de muestreo y de 89 individuos en el laboratorio, totalizando una muestra de 127 registros, de los cuales 52 fueron hembras y 75 machos.

Realicé regresiones simples entre la FuerMax (gr) y el longitud hocico cloaca (LHC), ancho cabeza (AC), longitud cabeza (LC), alto cabeza (AltC) y peso, para analizar si el tamaño de la cabeza y el tamaño corporal estaban asociados a la capacidad de mordida de estas lagartijas. Dado que las variables AC, LC, AltC y Peso están altamente correlacionadas con la LHC, antes de realizar las regresiones corregí las variables en función del efecto de la LHC, como mostré más arriba en la Ecuación 2. Este análisis lo realicé utilizando al sexo y Espacio (grilla-laboratorio) como co-variables, ya que como observamos en los análisis previos hay dimorfismo sexual en tamaño y las medidas registradas en la grilla y los terrarios fueron diferentes. Luego realicé un Análisis de la Varianza factorial en bloques para analizar sí la fuerza máxima de mordida de los individuos se diferenciaba entre los sexos y coloración dorsal, utilicé un diseño en bloque porque me permite utilizar al Espacio (grilla y laboratorio) como bloque y controlar esa fuente de variación. Por último analicé la relación entre la fuerza máxima de mordida y el melanismo de los individuos. Realicé una Regresión Múltiple usando a la FuerMax como variable dependiente y al melanismo y espacio como variable independientes.

Para todos los análisis se probaron los supuestos de los modelos, en el caso de la Regresión Lineal Simple, Múltiple y los análisis de la varianza se probaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas. Mientras que para los análisis de la Co-varianza el supuesto que fue probado es el de homogeneidad de pendientes, donde las pendientes de todos los grupos de tratamientos deben ser iguales o aproximadamente iguales. Cuando los supuestos no se cumplieron se transformó la variable a logaritmo o raíz cuadrada (dependiendo de la variable) y si continuaban sin cumplirse los supuestos, se usaron pruebas no paramétricas, Kruskal-Wallis y Regresión de Kernel.

Todos los análisis estadísticos los realicé en R 3.2.0 (R Core Team, 2015).

Resultados

1.1-Morfología

1.1-a. Clasificación de los individuos en función de la Coloración dorsal

A continuación se presenta la clasificación de los ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis* en función de su coloración dorsal (Figura 13, Tabla 1).

Tabla 1: Número de ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis* adultos, con cada tipo de coloración dorsal, en función del sexo.

Coloración Dorsal	Sexo		Total
	Hembras	Machos	
a	49	64	113
av	8	35	43
na	26	4	30
mr	33	13	46
Total	116	116	232**

**el total de los ejemplares corresponde a los animales que pertenecen a la grilla de estudio, así como también a aquellos animales que fueron capturados en los alrededores y fueron traídos al laboratorio (hubo 4 ejemplares a los cuales no se les pudo asignar una coloración dorsal).

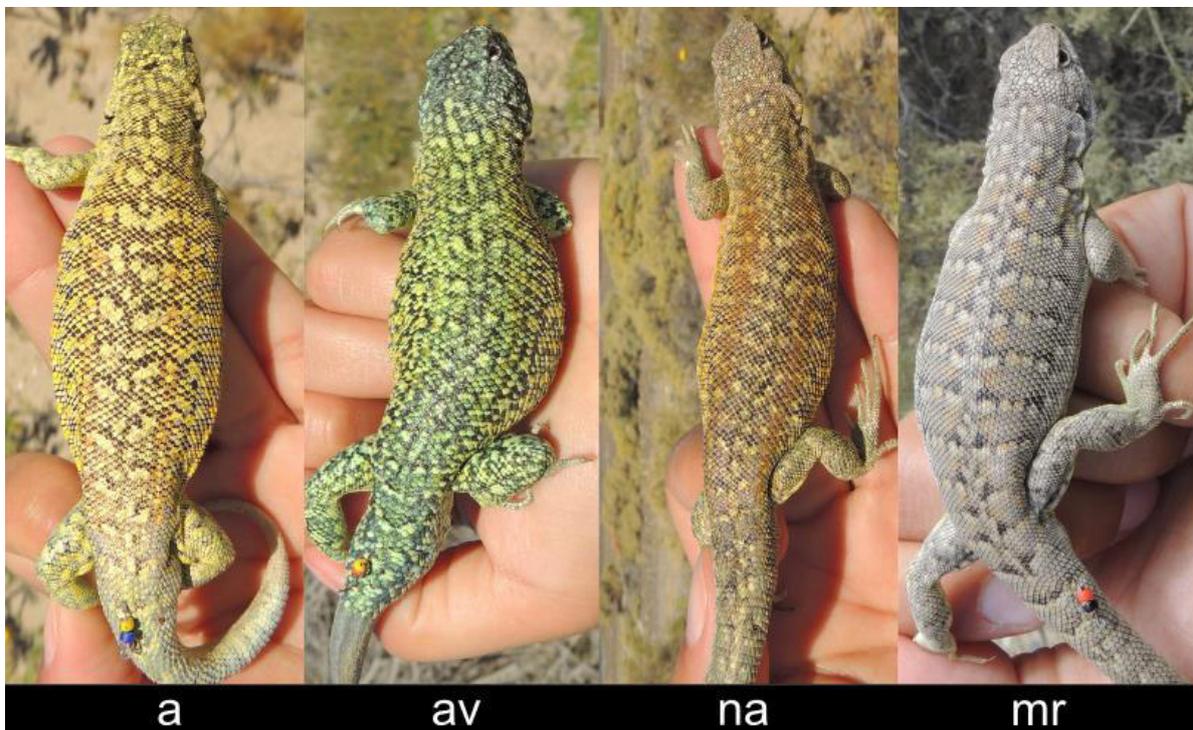


Figura 13: Clasificación de la coloración dorsal de *Liolaemus xanthoviridis*. a: amarillo, av: amarillo verdoso, na: naranja amarillento, mr: marrón con líneas rojizas.

1.1-b. Medidas morfométricas en función del sexo y la coloración dorsal

Todas las variables morfológicas se asociaron linealmente al LHC con p-test altamente significativos (Tabla 2).

Tabla2: Resultados de los modelos de Regresiones Lineales Simple de las variables morfológicas con la LHC como variable independiente (regresora).

Variable Depend.	Variable Indep.	GL	F	p	R²	r
AC (mm)	LHC	1, 232	215.9	< 0.001	0.479	0.739
LC (mm)	LHC	1, 226	538.8	< 0.001	0.703	0.681
AltC (mm)	LHC	1, 225	247.1	< 0.001	0.521	0.839
DAI (mm)	LHC	1, 226	177.4	< 0.001	0.437	0.657
Lant (mm)	LHC	1, 225	191.7	< 0.001	0.458	0.689
Lpost (mm)	LHC	1, 226	193.9	< 0.001	0.459	0.734
Peso (g)	LHC	1, 231	1043	< 0.001	0.820	0.906

La interacción entre el factor sexo y coloración dorsal fue significativa en dos de las variables morfológicas analizadas, longitud de la extremidad anterior (Lant) y Peso ($F_{[3,214]}: 2.761, p: 0.043$; $F_{[3,220]}: 4.724, p: 0.003$ respectivamente). El test a posteriori reveló que el Lant fue mayor en los machos con coloración "amarilla" que en las hembras con la misma coloración. En el caso del peso, el test a posterior indicó que entre las hembras las "amarillo verdosas" fueron más pesadas que las hembras "marrones con líneas rojizas" y dentro de los individuos de coloración "amarillo verdosa" los machos fueron más pesados que las hembras.

En el resto de las variables, analicé los factores sexo y coloración dorsal por separado, a partir de la salida emitida por el Análisis de la Co-varianza factorial. La longitud ancho cabeza, la longitud cabeza, la distancia axila ingle, la longitud hocico-cloaca, la longitud de la extremidad anterior, la longitud de la extremidad posterior de *L. xanthoviridis*, presentó diferencias entre los sexos ($p < 0.05$, Tabla 3). Siendo los machos más grandes que las hembras (Tabla 3).

En función de la coloración dorsal los ejemplares se diferenciaron en la LHC (en ambos sexos) y en las hembras también en el índice de condición corporal (ICC, Tabla 4 y 5). En el caso de la LHC, el test a posteriori mostró que las hembras con coloración "amarilla" y "amarillo verdosa" presentaron LHC mayores que las hembras "marrones con líneas rojizas" (Tabla 4) y el ICC fue mayor en las hembras con coloración "amarillo verdosa" en comparación con todo el resto (Tabla 5). Finalmente los machos "amarillo verdosos" presentaron mayores LHC que los machos con coloración "marrón con líneas rojizas".

Al analizar la relación entre las hembras que pusieron huevos en los terrarios y su ICC, no encontré una relación lineal entre el tamaño de la camada y el ICC pre postura ($F_{[1,10]}:4.073$, $p:0.071$, $R^2: 0.22$) y tampoco cuando utilicé el ICC post postura ($F_{[1,9]}:0.109$, $p:0.749$, $R^2: -0.10$). No obstante, encontré una relación lineal entre el tamaño de la puesta y la LHC ($F_{[1,10]}:6.202$, $p:0.032$, $R^2: 0.32$). No así entre el tamaño de los huevos (longitud y ancho) y el ICC ($F_{[1,10]}:3.133$, $p:0.107$; $F_{[1,10]}:3.859$, $p:0.078$, respectivamente) y la LHC ($F_{[1,10]}:0.10$, $p:0.757$ para la longitud de los huevos y $F_{[1,10]}:0.189$, $p:0.673$ para el ancho de los huevos).

Al analizar la relación de la coloración de las hembras y el tamaño de la puesta, no pude realizar análisis estadísticos ya que el tamaño de la muestra era muy pequeño (dos hembras "amarillas verdosas", cinco hembras "amarillas", dos "naranjas amarillentas" y tres "marrones con líneas rojizas") por lo que solo se realizó un estudio descriptivo. El mayor tamaño de puesta registrado fue de 11 huevos, perteneciente a una hembra de color "amarillo verdoso", mientras que el menor fue de 5 huevos correspondientes a una hembra "amarilla". Además hubo 3 hembras que no pusieron huevos, dos de coloración "marrón con líneas rojas" y una "naranja amarillento".

Tabla 3: Estadísticos descriptivos de las variables morfológicas, de *Liolaemus xanthoviridis*, en función del sexo (\bar{X} : media ajustada por la LHC, E.E: error estándar), y resultados de los modelos lineales de efectos fijos (Análisis de la Co-varianza factorial, Gl: grados de libertad del tratamiento y de los residuos).

Variables	Sexo		Gl	F	p
	Hembras	Machos			
	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$			
AC (mm)	11.56 \pm 0.10	12.67 \pm 0.12	1,221	12.537	<0.001
LC (mm)	15.00 \pm 0.12	16.64 \pm 0.13	1,215	40.826	<0.001
AltC (mm)	7.55 \pm 0.07	7.67 \pm 0.05	1,214	1.135	0.288
DAI (mm)	39.09 \pm 0.51	39.69 \pm 0.42	1,215	15.512	<0.001
LHC (mm)	79.2 \pm 0.65	85 \pm 0.75	1,222	40.699	<0.001
Lant (mm)	19.38 \pm 0.15	19.92 \pm 0.16	1,214	9.012	0.003
Lpost (mm)	26.68 \pm 0.25	29.73 \pm 0.25	1,215	34.309	<0.001
Peso (g)	17.38 \pm 0.18	17.62 \pm 0.20	1,220	0.0235	0.878

Tabla 4: Estadísticos descriptivos de las variables morfológicas, de las hembras de *Liolaemus xanthoviridis*, en función de la coloración dorsal (\bar{X} : media ajustada por la LHC, E.E: error estándar), y resultados de los modelos lineales de efectos fijos (Análisis de la Co-varianza factorial, Gl: grados de libertad del tratamiento y de los residuos, cuando el p-test<0.05, se incluye el resultado del test a posteriori, letras diferentes reflejan diferencias).

Hembras	Coloración Dorsal				Gl	F	p
	Amarillo verdoso	Amarillo	Naranja amarillento	Marrón con líneas rojizas			
Variables	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$			
AC (mm)	11.65 ± 0.39	11.61 ± 0.15	11.70 ± 0.13	11.16 ± 0.12	3,221	0.642	0.589
LC (mm)	14.39 ± 0.25	15.06 ± 0.17	15.11 ± 0.15	14.76 ± 0.14	3,215	1.069	0.363
AltC (mm)	7.16 ± 0.11	7.39 ± 0.13	7.31 ± 0.12	7.18 ± 0.14	3,214	0.634	0.594
DAI (mm)	40.72 ± 1.61	39.36 ± 0.40	39.43 ± 0.39	37.34 ± 1.50	3,215	2.239	0.085
LHC (mm)	84 ± 2.12 a	81 ± 1.00 a	78 ± 0.88 ab	76 ± 1.18 b	3,222	8.462	<0.001
Lant (mm)	20.16 ± 0.60	18.89 ± 0.27	19.90 ± 0.21	19.32 ± 0.25	3,214	1.251	0.292
Lpost (mm)	28.19 ± 0.64	25.92 ± 0.48	27.15 ± 0.33	26.68 ± 0.25	3,215	2.175	0.092
Peso (g)	17.9 ± 0.53	15.6 ± 0.29	16.0 ± 0.23	15.3 ± 0.37	3,220	0.775	0.509
ICC	2.10 ± 0.56 a	-0.42 ± 0.30 b	0.17 ± 0.22 b	-0.53 ± 0.37 b	3,111	5.204	0.002

Tabla 5: Estadísticos descriptivos de las variables morfológicas, de los machos de *Liolaemus xanthoviridis*, en función de la coloración dorsal (\bar{X} : media ajustada por la LHC, E.E: error estándar), y resultados de los modelos lineales de efectos fijos (Análisis de la Co-varianza factorial, Gl: grados de libertad del tratamiento y de los residuos, cuando el p-test<0.05, se incluye el resultado del test a posteriori, letras diferentes reflejan diferencias).

Machos	Coloración Dorsal				Gl	F	p
	Amarillo verdoso	Amarillo	Naranja amarillento	Marrón con líneas rojizas			
Variables	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$			
AC (mm)	12.64 ± 0.14	12.79 ± 0.13	12.30 ± 0.27	13.02 ± 0.37	3,221	0.642	0.589
LC (mm)	16.66 ± 0.11	16.76 ± 0.09	16.54 ± 0.11	16.15 ± 0.56	3,215	1.069	0.363
AltC (mm)	7.90 ± 0.08	7.97 ± 0.08	7.63 ± 0.15	8.27 ± 0.30	3,214	0.634	0.594
DAI (mm)	39.43 ± 0.52	40.05 ± 0.36	39.62 ± 0.89	39.66 ± 1.29	3,215	2.239	0.085
LHC (mm)	88 ± 1.20 a	84 ± 0.99 ab	85 ± 2.41 ab	73 ± 1.00 b	3,222	8.462	<0.001
Lant (mm)	19.48 ± 0.35	20.13 ± 0.19	20.05 ± 0.55	20.09 ± 0.70	3,214	1.251	0.292
Lpost (mm)	29.86 ± 0.29	29.76 ± 0.26	29.66 ± 0.33	29.99 ± 0.86	3,215	2.175	0.092
Peso (g)	18.7 ± 0.37	19.6 ± 0.24	18.7 ± 0.33	19.8 ± 0.55	3,220	0.775	0.509

1.1-c. Melanismo ventral, morfología corporal externa y coloración dorsal

1.1-c.1) Melanismo ventral, sexo y coloración dorsal

Encontré que los factores sexo y coloración dorsal, en conjunto, tuvieron efectos sobre el melanismo de los individuos (la interacción de los factores fue significativa, $F_{[3,218]}:3.094$, $p:0.028$), es decir individuos del mismo sexo pero distinta coloración e individuos de distinto sexo pero igual coloración presentaron diferente porcentaje de melanismo ventral. El test a posteriori mostró que los machos de coloración “amarilla” y “amarilla-verdosa” presentaron mayores porcentajes de melanismo ventral que las hembras con los cuatro tipos de coloración ($p < 0.001$) y entre los machos, aquellos con

coloración amarillo verdosa fueron más melánicos que los "naranja amarillentos" ($p:0.016$), cabe aclarar que solo había tres machos con coloración "marrón con líneas rojizas" (Tabla 6).

Si bien es importante tener en cuenta que el tamaño de la muestra fue muy reducido ($n=12$), no encontré una relación lineal entre la proporción de melanismo ventral de las hembras y el tamaño de la puesta ($F_{[1,10]}:2.384$, $p:0.154$) y tampoco con el tamaño de los huevos ($F_{[1,10]}:0.064$, $p:0.805$, para el ancho y $F_{[1,10]}:0.005$, $p:0.944$ para la longitud). Posteriormente analicé la relación entre el melanismo ventral de las hembras (donde se incluyó todas las hembras de la grilla y las que fueron llevadas a los terrarios) y su ICC, y no registré una relación lineal ($F_{[1,110]}:0.01$, $p:0.91$).

Tabla 6: Porcentaje de melanismo ventral de los individuos de *Liolaemus xanthoviridis* en función del sexo y coloración dorsal (\bar{X} : media ajustada por la LHC, E.E: error estándar).

Coloración dorsal	Sexo			
	Hembras		Machos	
	$\bar{X} \pm E.E$	n	$\bar{X} \pm E.E$	n
Amarilla verdosa	12.07 ± 4.27	8	35.73 ± 6.04	35
Amarilla	15.33 ± 2.26	46	32.46 ± 4.00	66
Naranja amarillento	8.68 ± 1.53	32	20.60 ± 6.21	11
Marrón con líneas rojizas	10.79 ± 2.12	26	22.52 ± 13.00	3

1.1-c.2) Melanismo ventral y tamaño corporal

Encontré una relación lineal positiva entre el porcentaje de área ventral melánica y la LHC² ($F_{[1,225]}:134.6$, $p<0.001$, $R^2:0.37$). Es decir, la LHC explicó el 37% en la variación de melanismo ventral. El modelo final de regresión múltiple, incluyó al LHC, AC y al sexo como las variables que mejor explicaban al melanismo ($F_{[3,223]}:103.5$, $p<0.001$, $R^2:0.58$). Estas tres variables explicaron el 58% en la variabilidad del melanismo ventral.

1.2- Desempeño

1.2-a. Velocidad máxima de carrera

1.2-a.1) Velocidad máxima y tamaño de las extremidades y el cuerpo.

En el caso de las hembras no encontré ninguna relación entre la Velmax y la longitud de las extremidades (Lant y Lpost) y la longitud hocico cloaca (LHC, Tabla 7). Mientras que para el caso de los machos encontré una relación lineal positiva entre la Velmax y la LHC (Tabla 7).

Tabla 7: Resultados de los modelos de regresión lineal simple de la velocidad máxima de carrera (Velmax) en relación al largo hocico cloaca (LHC), largo de la extremidad anterior (Lant) y largo de la extremidad posterior (Lpost), discriminado por sexo.

Variable dependiente	Variable independiente	Gl	F	p	R ²
Velmax					
Hembras	LHC	1,50	0.001	0.972	-0.019
Machos	LHC	1,72	12.41	<0.001	0.135
Velmax					
Hembras	Lant	1,50	0.107	0.746	-0.018
Machos	Lant	1,72	0.415	0.513	-0.008
Velmax					
Hembras	Lpost	1,50	1.699	0.198	0.014
Machos	Lpost	1,72	1.301	0.258	0.004

1.2-a.2) Velocidad máxima, sexo, coloración dorsal y melanismo ventral.

No encontré evidencias que el sexo y la coloración en conjunto tengan efectos sobre Velmax ($F_{[3,116]}:1.649$, $p:0.182$, Tabla 8). Al observar el p de cada factor por separado tampoco encontré diferencias en la velocidad de carrera entre los individuos de diferente sexo y distinta coloración dorsal ($F_{[1,116]}:1.690$, $p:0.196$, para el sexo y $F_{[3,116]}:1.011$, $p:0.391$ para la coloración dorsal, Tabla 8). Ni en machos ni en hembras encontré una relación entre la Velmax y el melanismo ventral ($F_{[1,50]}:0.318$, $p:0.576$, para las hembras y $F_{[1,73]}:0.824$, $p:0.367$, para los machos).

Tabla 8: Velocidad máxima de carrera (m/s) de *Liolaemus xanthoviridis* en función del sexo y la coloración dorsal.

Coloración dorsal	Sexo			
	Hembras		Machos	
	$\bar{X} \pm E.E$	n	$\bar{X} \pm E.E$	n
Amarilla verdosa	1.10 ± 0.17	6	1.15 ± 0.05	23
Amarilla	0.97 ± 0.06	20	1.18 ± 0.05	42
Naranja amarillento	1.16 ± 0.08	16	1.06 ± 0.14	7
Marrón con líneas rojizas	0.92 ± 0.05	9	0.95 ± 0.17	3

1.2-b. Fuerza Máxima de mordida

1.2-b.1) Fuerza de Mordida en relación a variables morfológicas

No encontré ninguna relación entre la FuerMax y AC, LC, AltC, LHC y peso (Tabla 9).

Tabla 9: Resultados de los modelos de regresión lineal simple de la fuerza máxima de mordida (FuerMax, g) en relación al largo hocico cloaca (LHC), ancho cabeza (AC), largo cabeza (LC), altura cabeza (AltC) y Peso.

Variable dependiente	Variable independiente	Gl	F	p
FuerMax	LHC	3,96	1.644	0104
	AC	3,96	-0.225	0.822
	LC	3,96	0.357	0.722
	AltC	3,96	0.684	0.500
	Peso	3,96	1.576	0.118

1.2-b.2) Fuerza máxima de mordida, sexo, coloración dorsal y melanismo ventral.

No encontré efecto conjunto del sexo y coloración sobre la fuerza máxima de mordida ($F_{[3,91]}:1.656$, $p:0.182$), así como tampoco un efecto de los factores por separado ($F_{[1,91]}:3.855$, $p:0.053$ para el sexo y $F_{[3,91]}:2.343$, $p:0.078$ para coloración dorsal), es decir que no hay diferencias en la fuerza de mordida máxima entre machos y hembras y entre individuos con distinta coloración dorsal (Tabla 10). Tampoco encontré una asociación entre el melanismo y la fuerza máxima de mordida ($F_{[2,97]}:1.174$, $p:0.243$).

Tabla 10: Fuerza máxima de mordida (g) de *Liolaemus xanthoviridis* en función del sexo y la coloración dorsal.

		Sexo	
		Hembras	Machos
Coloración dorsal		$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$
Grilla	Amarillo-verdosa	115.96 \pm 9.05	131.37 \pm 9.50
	Amarilla	----	123.27 \pm 13.71
	Naranja-amarillenta	137.75 \pm 17.96	125.75 \pm 14.85
Laboratorio	Amarillo-verdosa	99.53 \pm 6.63	117.50 \pm 6.00
	Amarilla	109.20 \pm 24.70	127.74 \pm 9.57
	Naranja-amarillenta	83.48 \pm 3.43	118.50 \pm NA
	Marrón con líneas rojizas	92.22 \pm 6.83	115.20 \pm 13.52

Discusión

A partir del estudio morfológico, registré la presencia de dimorfismo sexual en la morfología corporal de *Liolaemus xanthoviridis*. Los machos fueron más grandes que las hembras en casi todas las medidas analizadas, es decir, tuvieron cabezas más grandes, extremidades más largas y presentaron mayores tamaños corporales (longitud hocico cloaca). Este marcado dimorfismo sexual en tamaño ya ha sido encontrado en otras especies del género *Liolaemus*, *L. magellanicus* (Jaksić & Schwenk, 2008), *L. lutzae* (Maia-Carneiro & Rocha, 2013), *L. poecilochromus* (Valdecantos, et al., 2012), *L. gracilis* (Olave et al., 2011), *L. multicolor* (Valdecantos y Lobo, 2007), *L. pseudoanomalus* (Villavicencio et al., 2003) y *L. cuyanus* (Laspiur & Acosta, 2007), donde a excepción de *L. magellanicus*, los machos son de mayor tamaño que las hembras.

En cuanto a la coloración dorsal, pude establecer 4 patrones: "amarilla", "amarilla-verdosa", "naranja-amarillenta" y "marrón con líneas rojizas". Todos los patrones fueron encontrados tanto en machos como en hembras, aunque en ambos sexos hubo mayor número de individuos con coloración "amarilla". No obstante, en el caso de los machos el segundo color predominante fue el "amarillo-verdoso", con muy pocos machos con el resto de las coloraciones, mientras que, en el caso de las hembras ocurrió lo opuesto, muy pocas hembras presentaron coloración "amarilla-verdosa", mientras que en similar número hubo hembras "naranjas-amarillentas" y "marrones con líneas rojizas". Es importante destacar que los patrones de coloración detectados en esta tesis se llevaron a cabo bajo la percepción humana, que puede diferir de los percibidos por los reptiles. Ya que en muchos lagartos se ha registrado la capacidad de visión en el UV, lo que genera patrones de coloración que únicamente son visibles para receptores que posean un sistema visual con sensibilidad en esa parte del espectro (e. g., Yokoyama y Shi, 2000; Hunt et al., 2001). En aves y reptiles se ha registrado que algunas especies son dicromáticas en el espectro visible y en el ultravioleta (e.g., Mays et al., 2004), mientras que en otras el dicromatismo solo se encuentra en la región ultravioleta (e.g., Hunt et al., 1998; Thorpe & Richard, 2001; Molina-Borja et al., 2006; Pérez i de Lanuza & Font, 2006). En *L. xanthoviridis* machos y hembras con similar coloración (por ejemplo "amarilla") podría ser dimórficos en el espectro UV. Diversos estudios han demostrado que las coloraciones UV son importantes en la competencia intrasexual y en la elección de pareja en aves, peces e invertebrados (e. g., Siitari et al. 2002; Losey,

2003), pero su posible función comunicativa en reptiles permanece relativamente inexplorada.

En *Liolaemus*, este es el primer trabajo donde se detectan y analizan polimorfismo de coloración dorsal intrasexuales (en el espectro visible) asociado a la morfología corporal, no obstante en otras especies del género se ha observado dicromatismo sexual, con machos que presentan parches de colores brillantes, como es el caso de *L. multicolor*, *L. irregularis* (Valdecantos & Lobo, 2007; Slodki & Valdecantos, 2011) y *L. poecilochromus* (Valdecantos et al., 2012). En *L. xanthoviridis*, en general, hubo una asociación entre la morfología corporal externa y los patrones de coloración. Al analizar las variables independientemente de la significancia estadística, se pudo observar, que los machos de coloración "amarilla-verdosa", son los más grandes y robustos, seguidos por los "amarillos", luego los "naranja-amarillentos" y finalmente los "marrones con líneas rojizas" que son los más pequeños. En el caso de las hembras ocurre algo similar, aunque entre las "amarillas" y las "naranjas-amarillentas" no hay diferencias prácticamente, siendo las hembras amarillas-verdosas las más grandes, que se asociarían a un mayor tamaño de puesta, esta última asociación entre tamaño corporal y tamaño de puesta ya ha sido documentado en otras especies de lagartijas (e.g., Benabib, 1994, Ramírez-Bautista et al., 2006; Ramírez-Bautista & Pavón, 2009). Este tipo de asociación es como el que se ha observado en otras especies de reptiles que presentan polimorfismo de coloración intrasexual (Sinervo & Lively, 1996; Arago et al., 2004; Huyghe et al., 2007). En todos los casos el mecanismo más aceptado como causante, tanto del dimorfismo sexual como de los polimorfismos de coloración es la selección sexual (Andersson 1994; Sinervo 1997-2007; Robles & Halloy, 2012), aunque es importante destacar que hay otros procesos que podrían estar involucrados, como por ejemplo la partición del nicho ecológico (Schoener, 1967; 1977; 1987; Preest, 1994), o la cripsis. La coloración críptica interfiere con la habilidad de los predadores para reconocer presas (Endler, 1986). Si bien *L. xanthoviridis* presenta una coloración dorsal muy llamativa, que parecería no poder cumplir una función críptica, cuando estas lagartijas se encuentra dentro de un arbusto dejan de ser visibles ya que su coloración imita la coloración de la vegetación circundante. Diversos autores (Cott, 1940; Lythgoe, 1979; Merilaita, 1998; Merilaita et al., 1999) sugieren que patrones de coloración altamente visibles pueden ser crípticos a través del camuflaje disruptivo o debido a que la coloración críptica se optimiza en entornos heterogéneos. Cuando *L. xanthoviridis* se encuentra en microhábitats con cobertura vegetal la coloración podría ser críptica,

mientras que en las áreas abiertas de arena sin vegetación la coloración podría atraer predadores.

Como mencioné anteriormente, la selección sexual surge por variaciones en el éxito reproductivo de los organismos y puede actuar vía intrasexual (e.g., competencia entre machos) o intersexual (preferencia de las hembras, Darwin, 1871 y elección críptica de las hembras, Thornhill, 1983). Dado que en lagartijas, ha sido muy poco documentada la preferencia de las hembras por machos de mayor tamaño (Tokarz, 1995; Olsson & Madsen, 1995; Cooper & Vitt, 1993; Censky, 1997); la selección intrasexual sería la fuerza primaria que modela el dimorfismo sexual. Si la selección intrasexual para machos de mayor tamaño corporal esta mediada por encuentro agonísticos entre machos, donde el mayor tamaño les debería conferir una ventaja, trasladable a un incremento del éxito reproductivo (Cox et al., 2003).

Los individuos de *L. xanthoviridis* también mostraron diferente grado de melanismo ventral, el cual fue principalmente explicado por la LHC y el sexo. Específicamente, el área ventral melánica se incrementó con la LHC, y los machos presentaron mayores proporciones de melanismo que las hembras. Las evidencias obtenidas en este trabajo sugieren que el melanismo es un carácter que varía con el tamaño corporal, lo que ya ha sido observado en algunos anfibios (Riobo et al., 1999; Garcia & Sih, 2003; Rosenblum, 2005). Además, dado que los machos presentaron mayores proporciones de melanismo que las hembras, este carácter podría encontrarse bajo selección sexual, si por ejemplo los machos con mayores proporciones de melanismo tuvieran un éxito reproductivo mayor que aquellos machos con menores porcentajes de melanismo. De hecho, en varios taxa, se ha documentado una correlación entre los polimorfismos de color y diferentes estrategias de apareamiento y los individuos que adoptan cada una de las estrategias presentan diferencias en el éxito reproductivo (Shuster & Wade, 1991; Sinervo & Lively, 1996; Healey et al., 2007; Healey et al., 2008; Vercken & Clobert, 2008; Hurtado-Gonzales & Uy, 2009). Ducrest et al. (2008), analizaron los efectos pleiotrópicos del sistema de melanocortinas, sistema que controla la síntesis de eumelanina y feomelanina y encontraron que las melanocortinas mejoran la fertilidad, la receptividad en hembras y el desempeño y motivación sexual en machos. Ellos analizaron estudios de nueve especies de vertebrados y en todas las especies, los machos más melánicos fueron sexualmente más activos que los machos con-específicos con menor melanismo. Esto podría explicar, además, la presencia del melanismo en las hembras de *L. xanthoviridis*, dado que este tipo de coloración les podría representar un

incremento en la fertilidad. No obstante, no encontré una relación entre el porcentaje de melanismo ventral y el tamaño de la puesta y tamaño de los huevos, aunque hay que tener en cuenta que solo analicé 12 hembras, de las cuales 9 presentaron niveles de melanismo de entre 0% y un 2% (con tamaños de puesta que variaron entre 5 y 11 huevos) y solo 3 hembras presentaron niveles superiores a estos con puestas de 9 huevos.

En diferentes especies, también se ha sugerido que la coloración podría estar involucrada en un contexto sexual, a nivel del reconocimiento entre individuos (Cooper & Burns, 1987; Kwiatkowski & Sullivan, 2002; Robertson & Rosenblum, 2010). Por ejemplo, en la lagartija *Sceloporus undulatus*, los machos generalmente tienen prominentes parches ventrales azules, mientras las hembras tienen coloración ventral ausente o reducida y el reconocimiento sexual está basado en la extensión del parche ventral (Cooper & Burns, 1987). En *Zootoca vivípara* (otra especie de lagartija), se encontró que los machos usan la coloración para identificar a las hembras, aunque no exclusivamente (Bauwens et al., 1987). Más recientemente, Vroonen et al. (2013) concluyeron que en los machos de *Z. vivípara*, la coloración ventral basada en melanina podría señalar aspectos de la capacidad inmune para rivales sexuales o potenciales parejas. También se ha registrado que en especies sociales-territoriales, la coloración de los machos podría servir como señal hacia machos conespecíficos, para evitar encuentros agonísticos (Hover, 1985; Thompson & Moore, 1991a, b). En *L. xanthoviridis* los machos amarillos verdosos fueron los más grandes y los que presentaron mayores niveles de melanismo ventral, características que en conjunto podrían indicar dominancia social frente a otros machos.

Considerando las propiedades físicas y químicas de la melanina, en muchos estudios ha sido registrado que estaría involucrada en la función inmune de los organismos (Mackintosh, 2001; Wilson et al., 2001; Ducrest et al., 2008). El sistema de melanocortinas, reduce inflamaciones sistémicas y alérgicas agudas, shock sépticos y también mejora la recuperación después de isquemias (Getting, 2006). Además las melanocortinas reducen la apoptosis (Chai et al., 2006), el estrés oxidativo y daños en el ADN inducidos por la radiación ultravioleta en la piel (Böhm et al., 2005). Jawor y Breitwisch (2003) revelaron cuán complejo y costoso es el proceso de producción de melanina para un individuo, por consiguiente, la cantidad de pigmento podría proveer información relacionada a la salud, calidad genética y condición corporal de un

individuo. Todas estas características están relacionadas a la adecuación de los individuos y sujetos a selección sexual y/o natural.

Entre las diversas hipótesis propuestas para explicar melanismo adaptativo, he descartado algunas, debido a que en otros estudios no se han podido probar o el patrón melanismo de *L. xanthoviridis* no se ajusta a lo esperado por esas hipótesis. Por ejemplo, la hipótesis de melanismo termal ha sido la más ampliamente estudiada y favorecida para explicar el melanismo en ectotermos (e.g., Kettlewell, 1973; Kingsolver & Wiernasz, 1991; Vences et al., 2002; Clusella Trullas et al., 2007), sin embargo en *L. xanthoviridis* no ha podido probarse (Moreno-Azócar, 2013). Otra explicación propuesta, para la presencia de individuos melánicos en una población es la crípsis (Kettlewell, 1973; Endler, 1984), donde el melanismo es asociado con la evasión de predadores. No obstante, es poco probable que esto ocurre en *L. xanthoviridis*, porque en esta especie el melanismo es ventral, por lo que es invisible a los predadores. Por otro lado el melanismo podría no ser adaptativas si es por ejemplo el resultado de plasticidad ambiental, efecto materno o si está correlacionado con un rasgo adaptativo.

Como la coloración (dorsal y melanismo) y el tamaño corporal, los rasgos de desempeño, podrían ser indicadores de la "calidad" de los individuos (Kokko, 1998; Kokko et al., 2003). En *L. xanthoviridis* encontré en los machos una relación entre la velocidad máxima de corrida (VelMax) y la longitud hocico cloaca, no así en las hembras y en ninguno de los sexos registré una relación entre la VelMax y la longitud de las extremidades, como se ha documentado en otras especies de lagartijas (Losos, 1990; Mile, 1994; Bawens et al., 1995; Bonine & Garland, Jr, 1999). Además no hallé diferencias entre machos y hembras, así como tampoco encontré que la velocidad estuviera asociada a la coloración dorsal y el melanismo de los individuos. Similares resultados han sido encontrados en *Podarcis melisellensis*, donde la velocidad de carrera no estuvo asociada a los morfos de color en machos (Huyghe et al., 2007). En general se espera encontrar diferencias en el desempeño entre los morfos y sexos, cuando existen diferencias en las estrategias reproductivas que utilizan (Sinervo et al., 2000a). En muchos trabajos se ha encontrado una correlación entre dominancia del individuo y su capacidad locomotora (Garland Jr et al., 1990; Robson & Miles, 2000; Perry et al., 2004), presumiendo que una mayor capacidad locomotora puede ser ventajosa durante el patrullaje de un territorio, ahuyentando intrusos y en los encuentros agonísticos (Husak et al., 2006), no obstante no está claro cómo funcionaría este mecanismo y no es necesariamente universal. Ya que el desempeño locomotor, podría ser una consecuencia

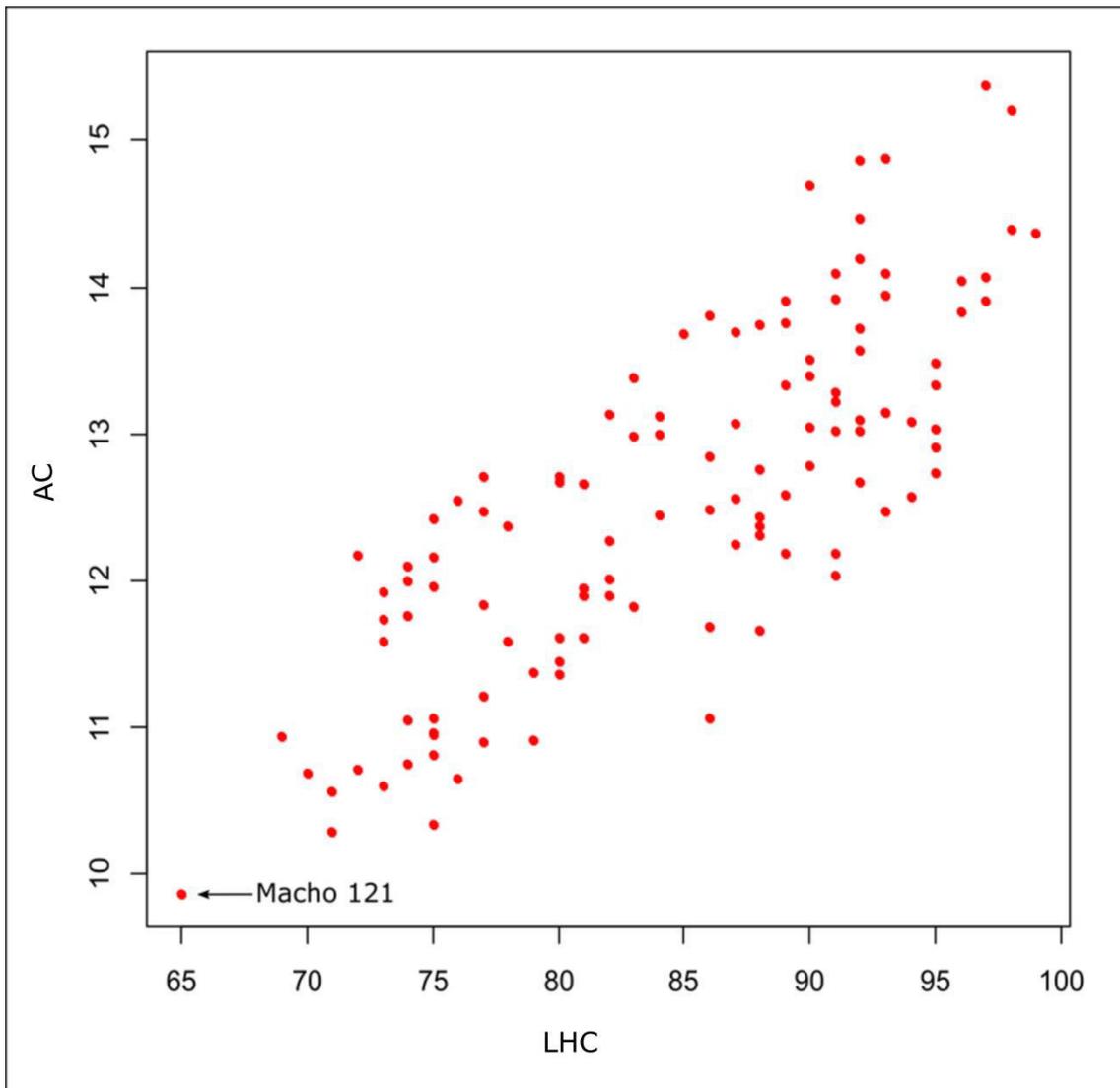
fisiológica de por ejemplo los niveles de testosterona en machos, lo cual podría ser seleccionado por otra razón (Husak et al., 2006a). Si altos niveles de testosterona proveen una mayor adecuación al individuo (e.g., Sinervo et al., 2000a; Reed et al., 2006), porque por ejemplo, intervienen en la agresión durante la competencia entre machos por el acceso a las hembras y al mismo tiempo esos niveles de testosterona por una conexión fisiológica mejoran el desempeño locomotor, la velocidad máxima de carrera no estaría directamente involucrada en el establecimiento de la dominancia social sino que sería el resultado de la correlación con los niveles de testosterona. Sin embargo, el desempeño locomotor ha sido directamente vinculada a la defensa del territorio, y en diferentes trabajos se ha documentado que la velocidad máxima de carrera es una buena predictora del tamaño del territorio en lagartijas (Husak, 2006; Husak et al., 2006; Peterson & Husak, 2006; Husak & Fox, 2006) (este tema se detalla en el Capítulo 2). Huyghe et al. (2007), sugirieron que un mayor desempeño locomotor podría ser más importante en especies territoriales de hábitat abiertos que para aquellas especies que viven en hábitat densamente vegetados como ocurre en *Podarcis melisellensis* y podría ser el caso de *L. xanthoviridis*, ya que si bien el área que habita son dunas de arena, las lagartijas casi exclusivamente se restringen a los arbustos dentro de las dunas (más detalles en el Capítulo 4).

A diferencia del desempeño locomotor, la fuerza máxima de mordida, es una medida de desempeño que interviene directamente en las interacciones agonísticas y es más probable que sea un buen predictor de la dominancia social en lagartijas (Lailvaux et al., 2004; Huyghe et al., 2005; Husak et al., 2006). Dado que las lagartijas se muerden unas con otras durante los encuentros agonísticos, es de esperar que la habilidad de mordida juegue un rol importante en la mediación en los encuentros entre machos (Herrel et al., 1999; Hews, 1990). En *L. xanthoviridis*, no encontré una relación entre la fuerza máxima de mordida y el tamaño de la cabeza y el cuerpo de los individuos, así como tampoco hallé diferencias entre machos y hembras, entre individuos con distinta coloración, ni en función de su melanismo ventral, contrariamente a lo registrado en otras especies donde fenotipos alternativos han sido asociados con diferentes capacidades de desempeño (Sinervo et al., 2000a; Lailvaux et al., 2004). Los resultados en esta especie pueden deberse a diferentes factores: 1) podría ocurrir que las habilidades de desempeño, no jueguen un rol fundamental mejorando el éxito reproductivo de los individuos, porque las estrategias que utilizan no incluyen territorialidad y agresividad y por lo tanto no necesiten defender un espacio de

potenciales intrusos, evitando los encuentros agonísticos, o 2) las medidas de desempeño registradas o la técnica utilizada en esta especie podrían no ser las adecuadas; por ejemplo la resistencia (o estamina), es otro parámetro de desempeño que ha sido vinculado a dominancia social en lagartijas (Sinervo et al., 2000a). Por lo cual, nuevos estudios que analicen otras medidas de desempeño serían de gran utilidad para clarificar esto, así como también trabajos que caractericen la organización social y su relación con las características de desempeño de esta especie. Por otro lado, la falta de asociación entre diferentes características (por ejemplo de desempeño) y los patrones de coloración puede deberse al mecanismo que utilicé para medirla. Ya que incluso aunque machos y hembras presenten coloración similar, pueden diferir en las características espectrales UV y por ende ser percibidos de manera diferente por los reptiles. Por lo cual, primero son necesarios estudios que evalúen si las especies del género *Liolaemus*, tiene la capacidad de percibir la coloración UV y si es así, realizar nuevas estudios donde se analice la coloración desde esta perspectiva y se revalúe la relación entre los atributos considerados en este capítulo.

Apéndice 1

Apéndice 1.1: Gráfico de dispersión, de la longitud hocico-cloaca vs. longitud ancho cabeza de los machos de la población. En el gráfico se puede observar como el macho 121 presenta un valor extremo de LHC y AC.



Apéndice 1.2: Validación de los supuestos de las pruebas estadísticas realizadas.

RLS: Regresión Lineal Simple

RLM: Regresión Lineal Múltiple

ACV: Análisis Co-Varianza

AV: Análisis de la Varianza

Col.D: Coloración dorsal

Mel: Melanismo ventral

Análisis	Normalidad		Homogeneidad de varianzas	
	Estadístico	p	Estadístico	p
RLS: LHC-AC	W: 0.890	4.718 ^{e-12}	F:0.335	0.563
RLS: LHC-LC	W: 0.963	1.251 ^{e-05}	F:0.002	0.963
RLS: LHC-AltC	W: 0.920	9.933 ^{e-10}	F:0.000	0.993
RLS: LHC-DAI	W: 0.817	1.122 ^{e-15}	F:0.978	0.324
RLS: LHC-Lant	W: 0.946	1.754 ^{e-07}	F: 0.582	0.446
RLS: LHC-Lpost	W: 0.848	3.465 ^{e-14}	F: 0.953	0.33
RLS: LHC-Peso	W: 0.991	0.134	F:1.195	0.275
ACV-Factorial: AC-Sexo-Col.D			F: 1.290	0.256
ACV-Factorial: LC-Sexo-Col.D			F: 1.217	0.295
ACV-Factorial: AltC-Sexo-Col.D			F: 0.005	0.943
ACV-Factorial: DAI-Sexo-Col.D			F:1.403	0.206
ACV-Factorial: Lant-Sexo-Col.D			F: 0.667	0.699
ACV-Factorial: Lpost-Sexo-Col.D			F: 0.348	0.931
ACV-Factorial: Peso-Sexo-Col.D			F: 1.606	0.135
AV-Factorial: LHC-Sexo-Col.D	W: 0.983	0.009	F: 2.606	0.108
AV: ICC-Hembras-Col.D	W: 0.972	0.020	F: 2.405	0.071
ACV-Factorial: Mel-Sexo-Col.D			F: 1.202	0.303
RLS: Mel-Tamaño de la puesta (Hembras)	W: 0.946	0.586	F: 2.216	0.167
RLS: Mel-Ancho de los huevos (Hembras)	W: 0.909	0.208	F: 4.542	0.059
RLS: Mel-Longitud de los huevo (Hembras)	W: 0.949	0.620	F: 3.336	0.098
RLS: Mel-ICC (Hembras)	W: 0.733	5.693 ^{e-13}	F: 0.664	0.417
RLS: Mel-LHC	W: 0.972	0.0002	F: 3.081	0.081
RLM: Mel-LHC-AC-Sexo	W: 0.995	0.728	χ^2 : 0.013	0.908
RLS: VelMax-LHC (Hembras)	W: 0.983	0.673	F: 0.469	0.497
RLS: VelMax-Lant (Hembras)	W: 0.983	0.655	F: 0.042	0.838
RLS: VelMax-Lpost (Hembras)	W: 0.984	0.698	F: 2.149	0.149
RLS: VelMax-LHC (Machos)	W: 0.981	0.328	F: 4.074	0.050
RLS: VelMax-Lant (Machos)	W: 0.977	0.192	F: 0.216	0.643
RLS: VelMax-Lpost (Machos)	W: 0.978	0.235	F: 0.002	0.964
ACV-Factorial: VelMax-Sexo-Col.D			F: 3.901	0.051

RLS: Mel-VelMax (Hembras)	W: 0.985	0.7269	F: 0.065	0.801
RLS: Mel-VelMax (Machos)	W: 0.976	0.1584	F: 0.297	0.587
RLS: FuerMax-LHC	W: 0.933	6.89 ^{e-05}	F: 2.903	0.092
RLS: FuerMax-AC	W: 0.934	8.978 ^{e-05}	F: 0.102	0.750
RLS: FuerMax-LC	W: 0.932	6.687 ^{e-05}	F: 0.045	0.833
RLS: FuerMax-AltC	W: 0.938	0.0001	F: 0.575	0.450
RLS: FuerMax-Peso	W: 0.949	0.001	F: 2.851	0.095
AV-Factorial en bloques: FuerMax-Sexo-Col.D	W: 0.919	1.276 ^{e-05}	F: 0.007	0.936
RLS: Mel-FuerMax	W: 0.930	4.808 ^{e-05}	F: 0.019	0.891

CAPÍTULO II:

USO DEL ESPACIO



Introducción

La distribución espacial local de los individuos es frecuentemente descrita en términos de *área de acción*, definido como el área en el cual un individuo realiza sus actividades diarias, que incluye los movimientos de excursión fuera de la misma y en la cual pasa la mayor parte del tiempo y que no es necesariamente exclusiva ni defendida (Burt, 1943); mientras que "*territorio*", tradicionalmente es un área defendida para uso exclusivo (Noble, 1939; Brown & Orians, 1970). Según Batzli y Henttonen (1993) si las áreas de acción de diferentes animales son mutuamente exclusivas, o presentan un porcentaje de solapamiento igual o menor al 10 %, pueden ser consideradas como territorios. Comúnmente, el movimiento de los animales se caracteriza por una marcada fidelidad de sitio y el uso regular de ciertas áreas (Darwin, 1871; Crook, 2004; Gautestad & Mysterud, 2005). Dentro del área de acción, el área más frecuentemente utilizada, se denomina área núcleo, y normalmente es la zona que menos se superpone con el territorio de otro individuo (Auffenberg, 1978; Kerr & Bull, 2006; Manteuffel & Eiblmaier, 2008). En lagartijas el área núcleo, podría contener recursos limitantes, como refugio (Osterwalder et al., 2004; Kerr & Bull, 2006), fuentes de alimentos (Samuel et al., 1985) o parejas de apareamiento (Haenel et al., 2003).

Frecuentemente, el tamaño del área de acción es considerado un indicador de las características del comportamiento de un animal, de modo que existe un interés constante en ecología por comprender los factores que predicen y determinan el tamaño del área de acción (Perry & Garland, 2002). El cual, puede ser influenciado por factores tales como el sexo, el tamaño corporal, la estrategia de alimentación, la densidad de la población, los requerimientos energéticos, el comportamiento social, el hábitat y por la filogenia (Rose, 1982; Martins, 1994; Perry & Garland, 2002; Haenel et al., 2003).

En general en vertebrados terrestres, la organización espacial de las hembras está relacionada a la abundancia, distribución y renovación de los recursos (dado el alto costo reproductivo), mientras que en los machos la organización espacial está influenciada por la distribución espacial y temporal de las hembras más que por la adquisición de energía (e.g., Bartholomew, 1970; Emlen & Oring, 1977). Según Gaulin y Hoffman (1988), Schwagmeyer (1994) y Jones et al. (2003) la habilidad espacial es una de las principales características seleccionadas para evitar la competencia directa por pareja entre machos. La habilidad espacial de un animal es una característica compleja que generalmente incluye el aprendizaje y la memorización de la ubicación

espacial de un determinado recurso y la asociación entre el individuo y un determinado estímulo ambiental (Gaulin & Hoffman, 1988; Spritzer et al., 2005 *a, b*). La habilidad espacial de un individuo consiste en una mayor sensibilidad perceptual de su entorno, capacidad de utilizar y memorizar múltiples marcos de referencias y habilidad para estimar dirección, sentido y distancias respecto a un lugar "blanco" (Allen, 1999).

En lagartijas, el tamaño del área de acción ha sido fuertemente asociada al tamaño corporal (Turner et al., 1969; Christian & Waldschmidt, 1984), dado los requerimientos alimenticios, costo de forrajeo y densidad de alimento (MacNab, 1963; Schoener, 1968). Y de hecho, en varios estudios han relacionado el dimorfismo sexual al tamaño del área de acción, y registraron que las especies más dimórficas en tamaño corporal exhiben grandes diferencias en el tamaño del área de acción (Stamps, 1983; Rocha, 1999). Factores sociales, como la agresividad, puede influenciar el tamaño del área de acción y el uso del espacio en lagartijas (Stamps, 1977; Rose, 1982; Schoener & Schoener, 1982) ya que altos niveles de agresividad, influyen las relaciones de dominancia y confiere una ventaja en el acceso a los recursos (Archer, 1988), por ejemplo, espacio. El solapamiento del área de acción y el área núcleo entre los individuos de una población, puede ser usado para evaluar el grado de interacción entre vecinos, así como también para inferir territorialidad, cuando los comportamientos no pueden ser observados directamente (Powell, 2000) y con ellos inferir las estrategias reproductivas dentro de una población (Abell, 1999; Halloy & Robles, 2002). Por ejemplo, la estrategia monógama, implica que individuos adultos seleccionen una única pareja reproductiva (Bull, 2000), ambos sexos presentan similares tamaños de áreas de acción y se solapan casi completamente y generalmente tanto machos como hembras presentan comportamiento territorial. En poliginia (un macho se aparea con muchas hembras exclusivamente), los machos presentan áreas de acción más grande que las hembras y es mutuamente exclusivas entre machos y extensivamente se solapa con el áreas de acción de más de una hembra. La poliandria es lo opuesto a la poliginia (una hembra se aparea con varios machos). Y finalmente la estrategia promiscua es aquella en donde varios machos se aparean con varias hembras y viceversa sin formar lazos por un período largo, los machos presentan áreas de acción más grandes que las hembras y se solapan tanto con hembras como con otros machos.

En especies polimórficas, es decir especies que presentan variantes fenotípicas dentro de la población y los sexos (e.g., morfos de color) los morfos podrían diferir en el uso del espacio, por ejemplo en el tamaño del área de acción y en el comportamiento

territorial, si los diferentes morfos responden a diferentes estrategias reproductivas. Lo cual ya ha sido observado en la lagartija neártica *Uta stansburiana* (Sinervo & Lively, 1996; Zamudio & Sinervo, 2000), donde los machos de garganta naranja presentan grandes áreas de acción que se solapan con muchas hembras y que es ampliamente defendida de otros machos, los machos de garganta azul presentan áreas más pequeñas que se solapan con un número reducido de hembras y también es defendida y finalmente los machos de garganta amarilla no defienden ningún área y se solapan ampliamente con los otros dos morfos (Sinervo & Lively, 1996).

En el género *Liolaemus*, son muy pocos los estudios que analizan el uso del espacio. De las 257 especies actualmente descritas (Breitman et al., 2013; Olave et al., 2014; Avila et al., en prensa), existen sólo ocho trabajos que documentan el área de acción de ocho especies del género (Simonetti & Ortiz, 1980; Rocha, 1999; Halloy & Robles, 2002; Frutos & Belver, 2007; Frutos et al., 2007; Kacoliris et al., 2009b; Cabrera & Scrocchi, 2012; Stellatelli et al., 2016), de las cuales seis (*Liolaemus espinozai*, *L. koslowskyi*, *L. melanops*, *L. multimaculatus*, *L. quilmes* y *L. wiegmannii*) se encuentran en Argentina. Dada esta falta de información y que *L. xanthoviridis* presenta polimorfismo en coloración dorsal y melanismo ventral es interesante caracterizar cómo es el uso de espacio en esta población y si está asociado a los patrones de coloración y a las estrategias reproductivas. Por lo cual los objetivos de este capítulo son: 1) Caracteriza cómo es el uso del espacio de esta especie, explorando si existen diferencias en el área de acción de los individuos en función del tamaño corporal, sexo y coloración. 2) Evaluar si la velocidad máxima de carrera es buena predictora del tamaño del área de acción. 3) Determinar los patrones de solapamiento inter e intrasexuales y su asociación con los patrones de coloración y estimar el número de parejas reproductivas potenciales en machos y su asociación con las características morfológicas de los machos. Se plantea la siguiente predicción: presencia de dimorfismo sexual en el tamaño del área de acción y en los patrones de solapamiento, así como también machos y hembras con distinta coloración exhibirán distintos patrones de uso del espacio.

Materiales y Métodos

2.1-Trabajo de campo

Los ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis* fueron seguidos a lo largo de todas las temporadas de actividad a través de la observación directa, determinándose su identidad

por las marcas correspondientes (mostacillas y/o dígitos); a fin de realizar una estimación del área de acción (AA) y porcentaje de solapamiento. Por lo que cada vez que un individuo era identificado se registraba su ubicación en la grilla mediante coordenadas geográficas (usando un "sistema de posicionamiento satelital", SPS).

2.2-Análisis de los datos

2.2-a. Área de Acción

Para realizar las estimaciones del área de acción utilicé el método del Polígono Convexo Mínimo (PCM), con el software BIOTAS 2.0 Alpha (Ecological Software Solution LLC, quien cedió gratuitamente la licencia).

Realicé el cálculo de AA, considerando el 95% de los avistamientos y definí como área núcleo (AA60%), a aquellas generada con el 60% de las observaciones, representando dos tercios de los avistamientos. Los cálculos de área de acción se separaron en 3 temporadas; temporada 1+2 (fueron agrupadas, dado el corto muestreo realizado en la primera temporada, que duró dos meses), temporada 3 y temporada 4. Además realicé un análisis de fidelidad de sitio, para evaluar si aquellos individuos a los cuales se les pudieron estimar el AA en dos temporadas distintas mantenían a nivel espacial el sitio del AA, para ello estime las AA en las dos temporadas distintas y estime en que porcentaje se solapaban estas áreas.

2.2-b.Solapamiento de las áreas de acción

Para realizar los análisis de solapamiento incluí los individuos a los cuales pude estimar el tamaño del área de acción (6 o más recapturas) y también aquellos que presentaron 4 o 5 recapturas en cada temporada de muestreo, ya que estos individuos son residentes de la grilla (muchos han sido observados en los cuatro años de estudio) y considero que deben ser tenidos en cuenta. Cabe señalar que en los individuos, con 4 recapturas, el área de acción al 60%, no pudo estimarse por lo cual, a nivel analítico fueron excluidos del análisis de solapamiento.

Nuevamente los análisis se separaron por temporadas. En la temporada 1+2 se incluyeron 24 ejemplares (12 hembras y 12 machos), en la temporada 3 fueron 29 animales (16 hembras y 13 machos) y en la temporada 4 fueron 31 ejemplares (13 hembras y 18 machos). Estimé: 1) solapamiento intrasexual, para analizar si los machos y las hembras mantienen áreas exclusivas o solapadas con individuos del mismo sexo, 2) solapamiento intersexual para estudiar si los machos monopolizan hembras, así como

también para evaluar si las hembras solapan sus áreas con más de un machos y 3) solapamiento tanto intrasexual, como intersexual en función de la coloración dorsal de los individuos.

2.2-c. Número de parejas reproductivas potenciales en machos

Definí el número de potenciales parejas reproductivas de los machos en función del número de hembras que fueron exclusivas en el área de acción de los machos (hembras monopolizadas), además de aquellas hembras que solaparon el área de acción con otros machos (hembras compartidas) (Sinervo & Lively, 1996).

2.3-Análisis estadísticos

Realicé análisis de la varianza para analizar si había diferencias en los tamaños de AA estimados, en función de la temporada de estudio, para evaluar si la temporada tenía efectos sobre el tamaño del AA, si la relación no es significativa, en adelante se agruparan en un solo conjunto de datos todas las AA y la temporada no será considerada un factor. Realicé regresiones lineales simples del tamaño de AA (95% y 60%) y la LHC, para analizar la influencia del tamaño corporal sobre el área de acción. Realicé análisis de la varianza de medidas repetidas con aquellos individuos a los cuales pude calcular el AA en dos temporadas distintas, para analizar si mantienen el mismo tamaño del AA entre temporadas. Posteriormente, realicé Análisis de la Varianza factorial para analizar si había diferencias en el tamaño de área de acción (AA 95% y 60%) entre los individuos de distinto sexo y coloración dorsal. Además analicé la relación entre el tamaño del AA al 95 y 60% y la proporción de melanismo ventral de cada individuo y la velocidad máxima de carrera, mediante Regresiones Lineales Simples. En este último análisis (tamaño del AA vs. velocidad máxima de carrera), es importante aclarar el tamaño de la muestra, ya que solo de 22 ejemplares (10 hembras y 12 machos), entre la temporada 3 y 4, pude calcular tanto el AA como la velocidad máxima de corrida.

Además realicé análisis Kruskal-Wallis, para evaluar si los machos solaparon más el AA de las hembras o si fueron las hembras las que solaparon más el AA de los machos. Realicé análisis de la varianza para evaluar los solapamientos a nivel intrasexual, es decir si las hembras se solapaban más entre ellas que los machos entre sí, dado que el tamaño del área de acción de las hembras es tres veces menor que el de los machos, esperaríamos que las hembras se solaparan 3 veces menos. Además realicé pruebas de Chi-cuadrado de Pearson con permutaciones, para evaluar los solapamientos en función de

la coloración dorsal de los individuos. Estimé los solapamientos esperados por combinación de coloración dorsal (av-av, av-a, av-na, av-mr, a-a, a-na, a-mr, na-na, na-mr, mr-mr), en función del número de solapamientos totales y de la cantidad de individuos de cada coloración. Finalmente probé observados vs. esperados con Chi-cuadrado.

Realicé Análisis de Componentes Principales (ACP), para evaluar el número de potenciales pareja reproductivas de los machos en función de sus características morfológicas y tamaños de AA, y de esta forma analizar si el grado de poliginia estaba asociado a la morfología, desempeño y uso del espacio de los machos, por ejemplo ¿los machos con 3 o más hembras tienen igual coloración dorsal, porcentaje de melanismo ventral, desempeño y área de acción? Las variables ingresadas en el ACP fueron: variable clasificatoria, número de hembras solapadas (transformé esta variable en categórica: 1) Ninguna hembra solapada, 2) Entre 1 y 2 hembras solapadas y 3) 3 o más hembras solapadas). El resto de las variables fueron, tamaño del AA, LHC, coloración dorsal, porcentaje de melanismo ventral y medidas de desempeño. Realicé ACP, para cada una de las temporadas analizadas.

Resultados

2.1-Área de acción

En general durante las temporadas de muestreos los animales capturados mantuvieron una alta fidelidad de sitio, es decir, tanto dentro de una misma temporada, como en temporadas consecutivas permanecieron en las mismas áreas. Al estimar el área de acción de los individuos que fueron capturados en distintas temporadas y evaluar el solapamiento entre temporadas, observé que las áreas ocupadas estuvieron solapadas en promedio en un $35,5\% \pm 6$ ($\bar{X} \pm E.E$, Apéndice 2.2). Además, el tamaño del AA de un mismo individuo no se diferenció entre temporadas ($F_{[1,7]}:0.516$, $p:0.496$).

2.1-a. Tamaño y relación con el tamaño corporal de los individuos

Para estimar el área de acción, establecí seis recapturas, como número mínimo ya que entre seis y siete observaciones el tamaño de AA se estabilizaba (Apéndice 2.3), siguiendo el método de Rose (1982). Por lo tanto, en la temporada 1+2, realicé el cálculo del AA de 11 individuos, 6 hembras y 5 machos, en la temporada 3 estimé el

área de acción de 17 individuos; 11 hembras y 7 machos y en la temporada 4 de 15 individuos, 7 hembras y 8 machos (Tabla 11).

No encontré diferencias en los tamaños de AA estimados, en función de la temporada de estudio ($F_{[2,41]}:1.659$, $p:0.203$, para el AA 95% y $F_{[2,41]}:0.764$, $p:0.472$ para el AA 60%), por lo que posteriormente agrupé los datos de las tres temporadas en los análisis.

El AA 95% y el área núcleo (60%) estuvieron asociados linealmente al LHC en machos ($F_{[1,18]}:9.579$, $p:0.006$, $R^2:0.31$ para el AA 95% y $F_{[1,18]}:9.457$, $p:0.007$, $R^2:0.308$ para el AA 60%) pero no en hembras ($F_{[1,22]}:2.048$, $p:0.166$, para el AA 95% y $F_{[1,22]}:2.286$, $p:0.145$, para el AA 60%), indicando que en los machos el tamaño de área de acción es afectado positivamente por el tamaño corporal.

2.1-b. Tamaño del área de acción en relación con el sexo, coloración dorsal y melanismo ventral.

No encontré interacción entre los factores sexo y coloración dorsal en el tamaño de AA 95% y 60% ($F_{[2,35]}:0.033$, $p:0.968$ y $F_{[1,35]}:0.149$, $p:0.862$, respectivamente). Por lo que analicé los factores por separado. Encontré diferencias en el tamaño del AA 95% y el área núcleo entre los sexos ($F_{[1,35]}:7.187$, $p:0.011$ para el AA 95% y $F_{[1,35]}:16.404$, $p<0.001$ para el AA 60%, Tabla 11) pero no en función de la coloración dorsal ($F_{[3,35]}:0.644$, $p:0.592$ para el AA 95% y $F_{[3,35]}:0.707$, $p:0.555$ para el AA 60%) (Tabla 12). Cuando analicé la relación entre el tamaño del AA al 95 y 60% y la proporción de melanismo ventral de cada individuo, no encontré ninguna relación entre el melanismo ventral y el AA de machos ($F_{[1,18]}:0.053$, $p:0.820$, para el AA 95% y $F_{[1,18]}:0.291$, $p:0.596$, para el AA 60%) y de hembras ($F_{[1,22]}:0.006$, $p:0.939$, para el AA 95% y $F_{[1,22]}:0.164$, $p:0.690$, para el AA 60%).

Tabla 11: Tamaño de área de acción medio de *Liolaemus xanthoviridis*, en función del sexo en las tres temporadas de estudio (\bar{X} : media, E.E. error estándar, AA: área de acción en m²).

	AA 95%	AA 60%	
	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	<i>n</i>
Temporada 1+2			
Hembras	130.0 ± 30.4	27.0 ± 9.5	6
Machos	387.3 ± 217.9	108.5 ± 73.3	5
Temporada 3			
Hembras	125.9 ± 30.0	19.1 ± 4.2	11
Machos	253.7 ± 90.3	38.6 ± 21.1	7
Temporada 4			
Hembras	63.8 ± 13.1	14.2 ± 4.6	7
Machos	165.5 ± 37.3	53.4 ± 12.2	8
Promedio general			
Hembras	108.8 ± 16.7	19.7 ± 3.3	24
Machos	251.8 ± 63.3	88.8 ± 19.9	20

Tabla 12: Área de acción (95%, en m²) y área núcleo (AA 60%, en m²) de *Liolaemus xanthoviridis* en función del sexo y la coloración dorsal (\bar{X} : media, E.E: error estándar, SD: sin dato, porque no se lo pudo calcular).

		Sexo			
		Hembras		Machos	
Coloración dorsal		$\bar{X} \pm E.E$	<i>n</i>	$\bar{X} \pm E.E$	<i>n</i>
AA 95%	Amarilla verdosa	48.5 ± SD	1	211.9 ± 23.4	4
	Amarilla	116.0 ± 19.1	13	239.8 ± 89.2	13
	Naranja amarillento	118.1 ± 35.7	9	422.47 ± 321.7	2
	Marrón con líneas rojizas	73.4 ± SD	1	----	----
AA 60%	Amarilla verdosa	17.4 ± SD	1	57.9 ± 20.1	4
	Amarilla	24.6 ± 5.4	13	60.2 ± 39.2	13
	Naranja amarillento	14.4 ± 3.2	9	99.6 ± 61	2
	Marrón con líneas rojizas	5.0 ± SD	1	----	----

2.1-c. Tamaño del área de acción y su relación con la velocidad máxima de carrera

La VelMax no estuvo asociada al tamaño del AA al 95% y 60% ($F_{[1,20]}:0.715$, $p:0.408$, $F_{[1,20]}:2.851$, $p:0.107$, respectivamente).

2.2-Solapamiento del área de acción

2.2-a. Temporada 1+ 2

Solapamiento intrasexual: el solapamiento del AA (PCM 95%) entre hembras fue bastante bajo, no superó el 24%, mientras que entre los machos fue mayor tanto el % de solapamiento (Tabla 13) como el número de individuos que se solaparon (11 solapamientos entre machos vs. 5 entre hembras, Apéndice 2.4, Figura 14). Sin embargo, no registré diferencias entre el porcentaje de solapamiento entre hembras y entre machos ($F_{[1,14]}:0.565$, $p:0.465$), en promedio las hembras solaparon sus áreas de acción (cuando lo hicieron) en un $10.6\% \pm 2.4$ (error estándar), mientras que los machos en un $26.6\% \pm 5.5$. Sólo 3 de los 12 machos mantuvieron áreas exclusivas, mientras que de las 12 hembras 5 mantuvieron áreas exclusivas (Tabla 13). En cuanto al área núcleo, sólo hubo tres solapamientos entre machos (Apéndice 2.5, Figura 14), mientras que las hembras las mantuvieron exclusivas.

Solapamiento intersexual: las hembras mostraron AA altamente solapados por parte de los machos, aunque cuando realicé una prueba Kruskal-Wallis, no hubo diferencias, es decir machos y hembras solaparon las áreas del sexo opuesto en porcentajes similares ($\chi^2_{[1]}:2.52$, $p:0.113$, Apéndice 2.4, Figura 14). En general, el AA de las hembras se solapó con entre uno y dos machos y el AA de los machos con entre una y dos hembras

(Figura 14). Y sólo en dos casos hubo solapamiento entre hembras y machos del área núcleo (Apéndice 2.5).

Solapamiento en relación con la coloración dorsal: en el 33.3% de los solapamientos intersexuales los individuos tenían la misma coloración. En el restante 66.6% machos y hembras presentaron diferente coloración, siendo la mayoría de los solapamientos entre hembras amarillas y machos amarillos verdosos (33.3%, Figura 15). Hay que destacar que las hembras de coloración amarilla se encontraban en mayor número (4/9) que el resto de las coloraciones, y en el caso de los machos, si bien había mayor proporción de machos amarillos (6/11), los amarillo verdosos se encontraban en una proporción muy cercana (5/11). No detecté ninguna asociación de los individuos solapados (solapamiento) particular entre individuos (macho-hembra) con su coloración, más que la esperada por azar ($\chi^2_{[NA]}$:0.540, p:1, Figura 15). Posteriormente analicé si en aquellos individuos que se solapaban con más de un ejemplar del sexo opuesto, el solapamiento ocurría con individuos de igual coloración o no. Y en este caso tanto en machos como en hembras los solapamiento ocurrieron con individuos de diferente color, es decir una hembra se solapaba con dos machos de distinta coloración dorsal, y los mismo para los machos.

En los solapamientos intrasexuales, tanto entre hembras como entre machos no encontré una asociación particular en función de la coloración dorsal ($\chi^2_{[NA]}$:0.138, p:1, para las hembras y $\chi^2_{[NA]}$:0.47, p:1, para los machos, Figura 15).

Tabla 13: Porcentaje de solapamiento promedio del área de acción y del área núcleo de cada macho, con otros machos y con hembras en la temporada 1+2 ($\bar{X} \pm E.E$).

Col. Dorsal	ID Macho	Área de acción		Área núcleo	
		%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras	%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras
Amarilla	14	8.34±3.19 (n=4)	4.70 ± 1.7 (n=2)	1.92 ± 1.68 (n=2)	0.00
	26	14.47±6.02 (n=5)	0.00	0.00	0.00
	32	0.00	67.46 ± NA (n=1)	0.00	0.24 ± NA (n=1)
	52	46.25 ± NA (n=1)	0.00	0.00	0.00
	57	1.99 ± NA (n=1)	0.00	0.00	0.00
	59	0.00	34.12 ± NA (n=1)	0.00	0.00
Amarilla-verdosa	17	0.00	11.43 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	20	40.15 ± 19.01 (n=3)	7.47 ± NA (n=1)	13.58 ± 12.11 (n=2)	0.00
	41	0.88 ± NA (n=1)	34.47 ± NA (n=1)	0.00	2.71 ± NA (n=1)
	51	11.58 ± 7.89 (n=3)	10.14 ± 3.86 (n=2)	0.00	0.00
	54	39.20 ± NA (n=1)	0.00	0.00	0.00

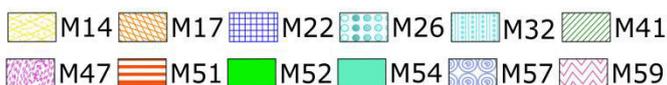
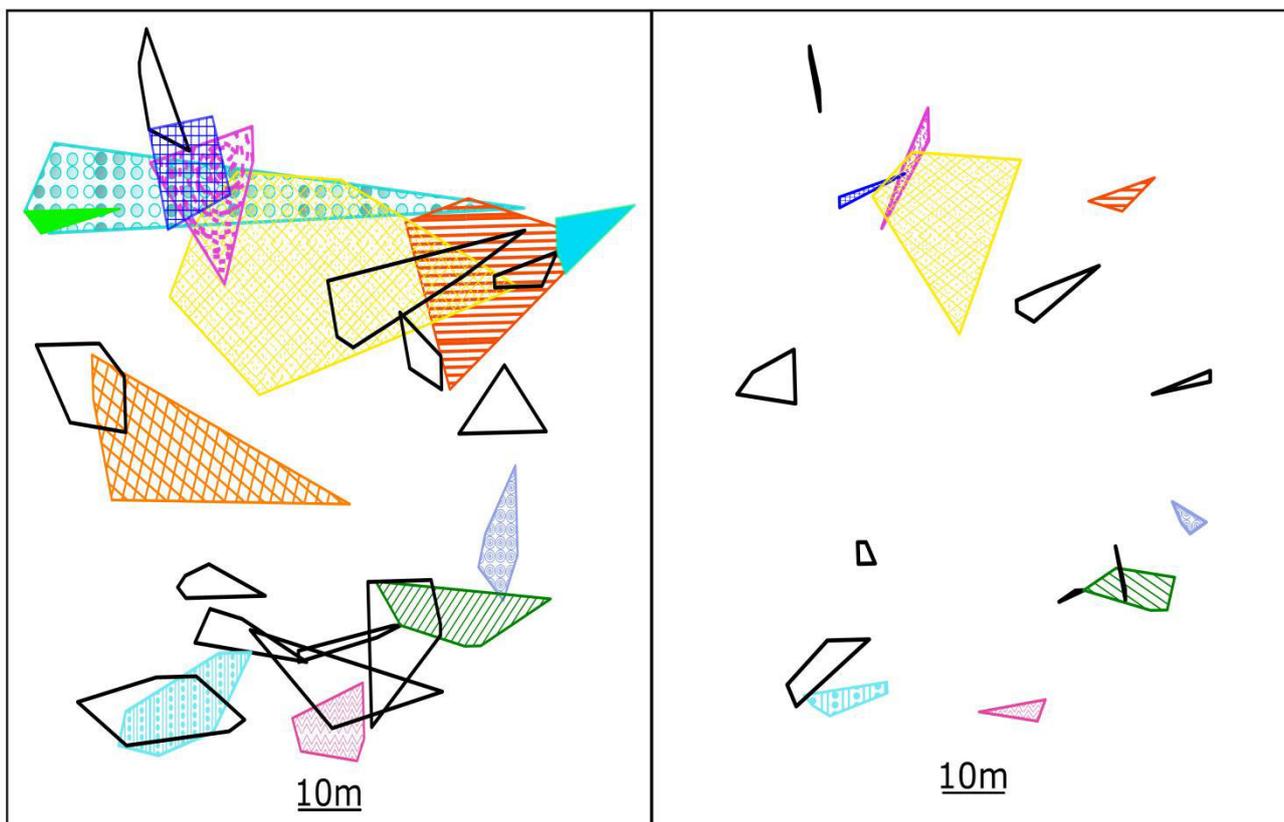


Figura 14: Área de acción de *Liolaemus xanthoviridis*, calculado con la técnica del Polígono Convexo Mínimo (PCM) al 95% (izquierda) y al 60% (derecha) en la temporada 1+2. (En negro se representa el AA de las hembras y en colores con diferentes tramas el de los machos).

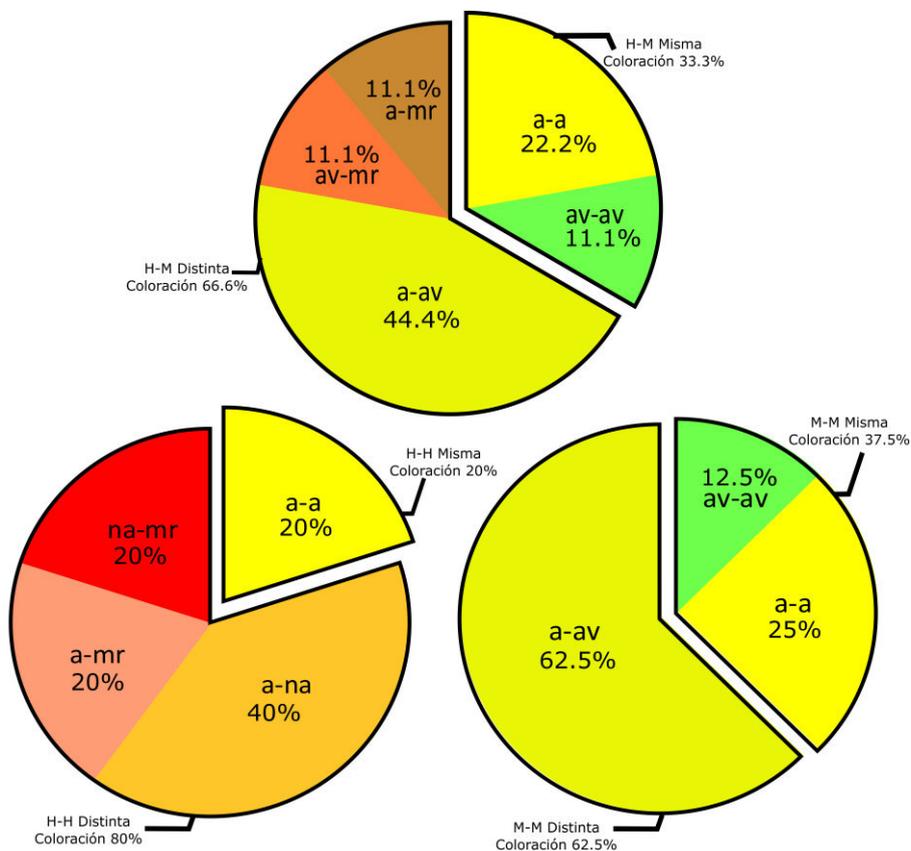


Figura 15: Porcentaje de solapamientos inter e intrasexuales en función de la coloración dorsal de los individuos, durante la temporada 1+2.

2.2-b.Temporada 3

Solapamiento intrasexual: el solapamiento del área de acción (AA 95%), entre hembras ocurrió en muy pocos casos (6), pero en porcentajes que variaron ampliamente. Entre machos, ocurrió algo similar que en la temporada anterior, hubo mayor número de solapamientos (12) y los porcentajes variaron considerablemente, de porcentajes muy bajos (0.96%) a totales (100%) (Tabla 14, Figura 16, Apéndice 2.6). Un solo macho presentó área exclusiva (M121), no obstante tampoco se solapó con hembras. El solapamiento del área núcleo solo ocurrió entre dos pares de hembras y en un par de machos (Apéndice 2.7, Figura 16).

Solapamiento intersexual: al área de acción de las hembras fue altamente solapada por el AA de los machos (Tabla 15, $\chi^2_{[1]}:8.749$, $p:0.003$, Apéndice 2.6). En general, el AA de las hembras se solapó con entre dos y tres machos y el AA de los machos con entre dos y cuatro hembras (Tabla 14, Figura 16). Es importante destacar que no se observa ningún caso donde el AA de un macho incluye completamente al de una hembra, es decir la monopolice. Solamente en un caso se observó que un solo macho se solapó con una sola hembra y viceversa pero el área de solapamiento no superó el 8% (H66-M85). Además no se diferenciaron los porcentajes de solapamiento entre machos y entre hembras ($F_{[1,16]}:0.003$, $p:0.959$), con un solapamiento medio entre hembras del $23.1\% \pm 9.8$ y de $23.7\% \pm 6.7$ entre machos. A nivel del área núcleo, hubo un gran número de solapamientos intersexuales (Apéndice 2.7, Figura 16).

Solapamiento en relación con la coloración dorsal: en los solapamientos intersexuales en el 46.3% de los casos los individuos presentaron la misma coloración (Figura 17). El restante 53.7% fue entre machos y hembras de distinta coloración, siendo la mayoría de los solapamientos entre hembras amarillas y machos amarillos verdosos. Nuevamente como en la temporada anterior las hembras amarillas eran las más abundantes al igual que los machos amarillos seguido por los amarillo verdosos. No encontré una asociación de los individuos solapados (macho-hembra) con su coloración, más que la esperada por azar ($\chi^2_{[NAJ]}:4.185$, $p:0.545$). Como en la temporada anterior en la mayoría de los casos los individuos que se solapaban con más un ejemplar del sexo opuesto lo hacían con lagartijas de distinta coloración dorsal. Con respecto a los solapamientos intrasexuales, tanto en hembras con en machos no registré una asociación particular en función de la coloración dorsal ($\chi^2_{[NAJ]}:0.519$, $p:1$, para las hembras; $\chi^2_{[NAJ]}:0.691$, $p:0.939$, para los machos, Figura 17).

Tabla 14: Porcentaje de solapamiento promedio del área de acción y del área núcleo de cada macho, con otros machos y con hembras en la temporada 3 ($\bar{X} \pm E.E$).

Col. Dorsal	ID Macho	Área de acción		Área núcleo	
		%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras	%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras
Amarilla	62	6.27 ± NA (n=1)	24.75 ± 22.91 (n=2)	0.00	0.00
	71	7.29 ± 1.93 (n=2)	0.45 ± 0.05 (n=3)	0.00	3.54 ± NA (n=1)
	82	4.49 ± NA (n=1)	14.11 ± 10 (n=3)	0.00	56.08 ± NA (n=1)
	84	97.62 ± 2.38 (n=2)	0.12 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	85	3.05 ± NA (n=1)	7.05 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	91	1.77 ± 0.98 (n=2)	32.21 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	95	79.75 ± 0.40 (n=2)	28.05 ± NA (n=1)	0.00	0.00
Amarilla-verdosa	121	0.00	0.00	0.00	0.00
	17	46.22 ± 2.35 (n=2)	22.95 ± 10.26 (n=4)	97.53 ± NA (n=1)	0.00
	20	8.40 ± 7.44 (n=2)	6.39 ± 2.89 (n=3)	0.00	0.00
	41	4.32 ± 1.5 (n=2)	16.00 ± 4.78 (n=3)	0.00	0.00
Naranja-amarillenta	53	2.64 ± 1.4 (n=2)	0.00	0.00	0.00
	86	11.76 ± 1.69 (n=4)	5.82 ± 1.72 (n=7)	27.22 ± NA (n=1)	3.88 ± 1.72 (n=5)

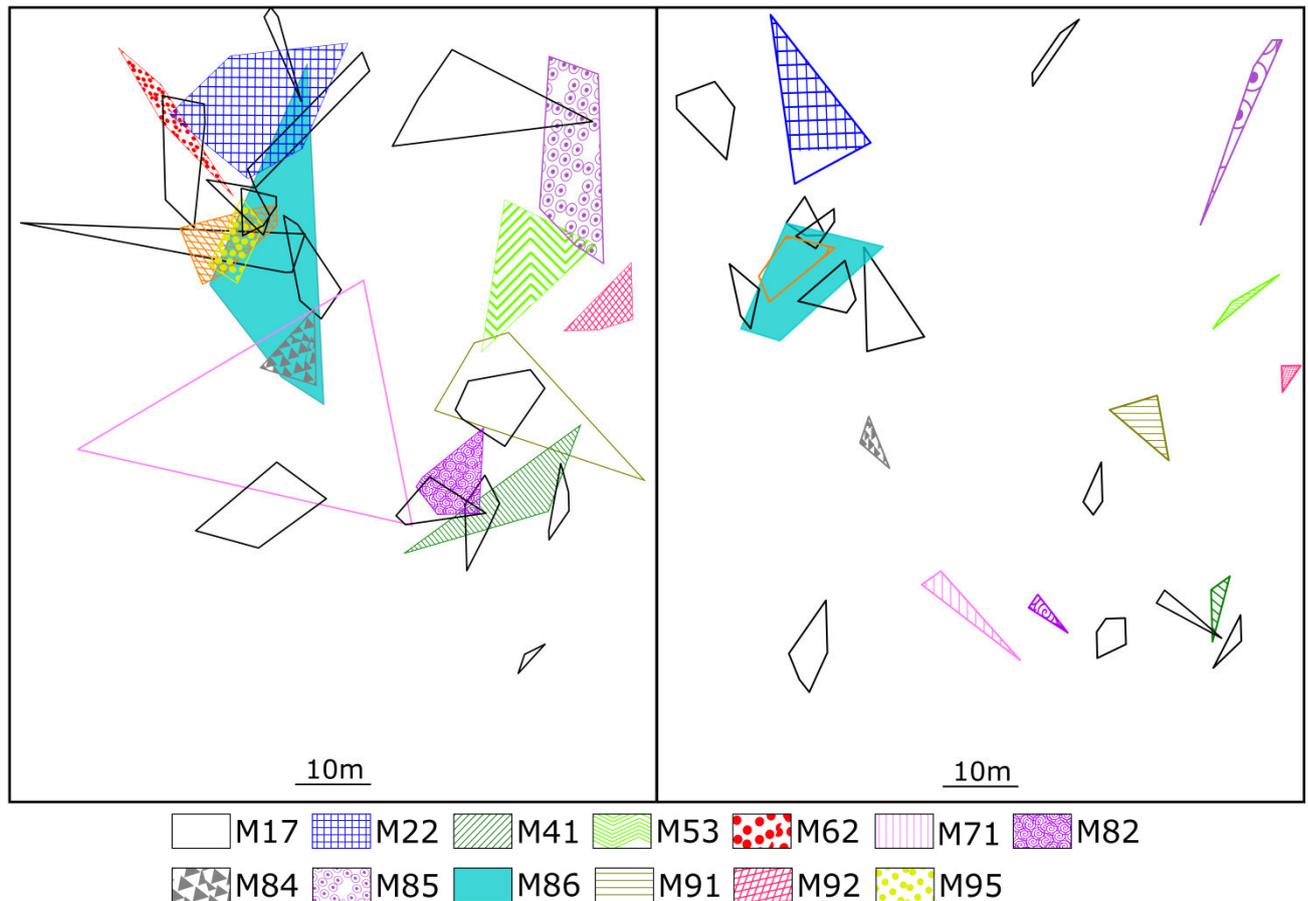


Figura 16: Área de acción de *Liolaemus xanthoviridis*, calculado con la técnica del Polígono Convexo Mínimo (PCM) al 95% (izquierda) y al 60% (derecha) en la temporada 3. (En negro se representa el AA de las hembras y en colores con diferentes tramas el de los machos).

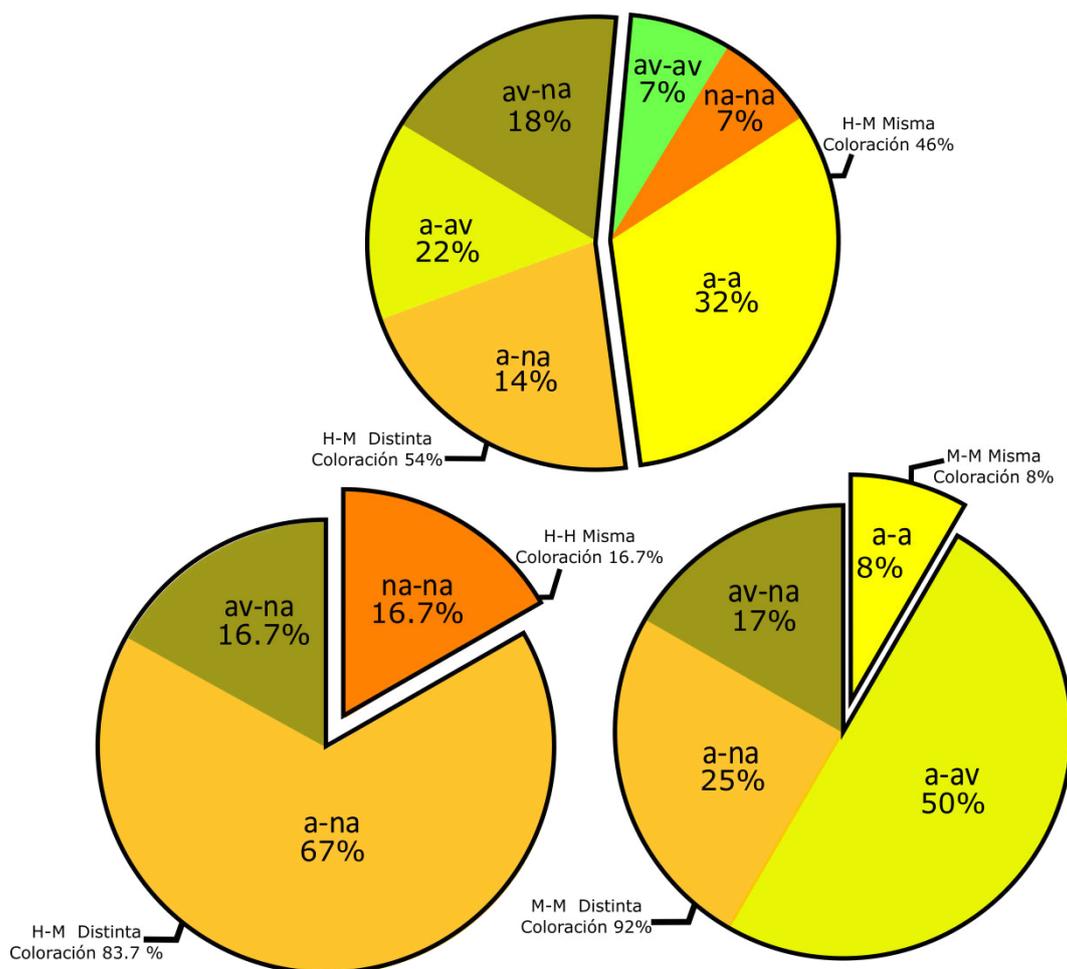


Figura 17: Porcentaje de solapamientos del área de acción inter e intrasexuales en función de la coloración dorsal de los individuos, durante la temporada 3.

2.2-c. Temporada 4

Solapamiento intrasexual: entre hembras, el solapamiento del área de acción ocurrió en un solo caso y en un porcentaje bajo (entre el 4 y el 14%, Apéndice 2.8, Figura 18). Entre machos, en cambio, ocurrió algo similar que en las temporadas anteriores, hubo mayor número de solapamientos (12) y los porcentajes variaron considerablemente (Tabla 15, Figura 18, Apéndice 2.8). Dos machos mantuvieron áreas exclusivas, M121, que tampoco solapó con hembras y el otro corresponde al machos M20, que solapó su área con una sola hembra y en un 0.2% (Tabla 15). En general, a nivel del área núcleo, machos y hembras las mantuvieron exclusivas (Apéndice 2.9, Figura 18).

Solapamiento intersexual: el área de acción de las hembras fue altamente solapado por el de los machos ($\chi^2_{[1]}:7.915$, $p:0.005$, Apéndice 2.8). En general, el AA de las hembras se solapa con entre dos y tres machos y el AA de los machos con entre una y

dos hembras (Tabla 15, Figura 18). Observé dos casos donde el AA de un macho monopolizaba completamente al de una hembra (M71-H114 y M84-H65). A nivel del área núcleo, solo hubo tres solapamientos (Apéndice 2.7, Figura 18).

Solapamiento en relación con la coloración dorsal: en los solapamientos intersexuales, el 30% fue entre machos y hembras con la misma coloración (Figura 19). En el 70% restante, los solapamientos fueron entre individuos de distinta coloración, en la mayoría de los casos hembras amarillas con machos amarillos verdosos y hembras naranjas con machos amarillos verdosos. En cuanto a la proporción de individuos de distinta coloración, ocurrió lo mismo que en el resto de las temporadas las hembras amarillas y naranjas amarillas fueron las más abundantes y entre los machos los amarillos seguidos por los amarillo verdosos. Sin embargo no encontré ninguna asociación de los individuos solapados con su coloración dorsal más la esperada por azar ($\chi^2_{[NA]}:1.170, p:0.973$). Y al igual que en las temporadas anteriores, en la mayoría de los casos donde los individuos que se solapaba con más un ejemplar del sexo opuesto lo hacía con lagartijas de distinta coloración dorsal. En los solapamientos intrasexuales, en las hembras ocurrió uno solo y fue entre una hembra amarilla y una naranja amarillenta, mientras que entre los machos no hubo asociación en función de las coloración dorsal más que la esperada por azar ($\chi^2_{[NA]}:0.482, p:1, \text{Figura 19}$).

Tabla 15: Porcentaje de solapamiento promedio del área de acción y del área núcleo de cada macho, con otros machos y con hembras en la temporada 4 ($\bar{X} \pm E.E$).

Col. Dorsal	ID Macho	Área de acción		Área núcleo	
		%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras	%Solapamiento con machos	%Solapamiento con hembras
Amarilla	62	38.26 ± 17.72 (n=2)	9.55 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	71	7.16 ± NA (n=1)	8.15 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	84	21.49 ± NA (n=1)	3.74 ± 3.48 (n=2)	4.84 ± NA (n=1)	0.00
	91	10.18 ± NA (n=1)	0.00	0.00	0.00
	95	9.68 ± 5.55 (n=3)	4.28 ± 3.87 (n=2)	0.00	0.00
	116	0.10 ± NA (n=1)	18.56 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	121	0.00	0.00	0.00	0.00
	143	99.20 ± NA (n=1)	0.00	35.51 ± NA (n=1)	0.00
	146	28.75 ± 14.68 (n=3)	0.00	0.00	0.00
	151	4.00 ± NA (n=1)	5.61 ± NA (n=1)	0.00	0.00
Amarilla-verdosa	20	0.00	0.28 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	53	7.76 ± 0.28 (n=2)	0.06 ± NA (n=1)	0.00	0.00
	101	13.75 ± 5.33 (n=2)	10.78 ± 6.15 (n=3)	0.00	0.00
	104	3.26 ± NA (n=1)	3.90 ± 1.67 (n=2)	0.00	0.00
	115	2.28 ± NA (n=1)	20.81 ± NA (n=1)	0.00	4.78 ± NA (n=1)
Naranja-amarillenta	139	77.81 ± NA (n=1)	0.00	0.00	0.00
	86	34.64 ± 32.96 (n=2)	20.53 ± 17.27 (n=3)	0.00	12.81 ± 5.07 (n=2)
	134	51.87 ± NA (n=1)	13.33 ± NA (n=1)	0.00	0.00

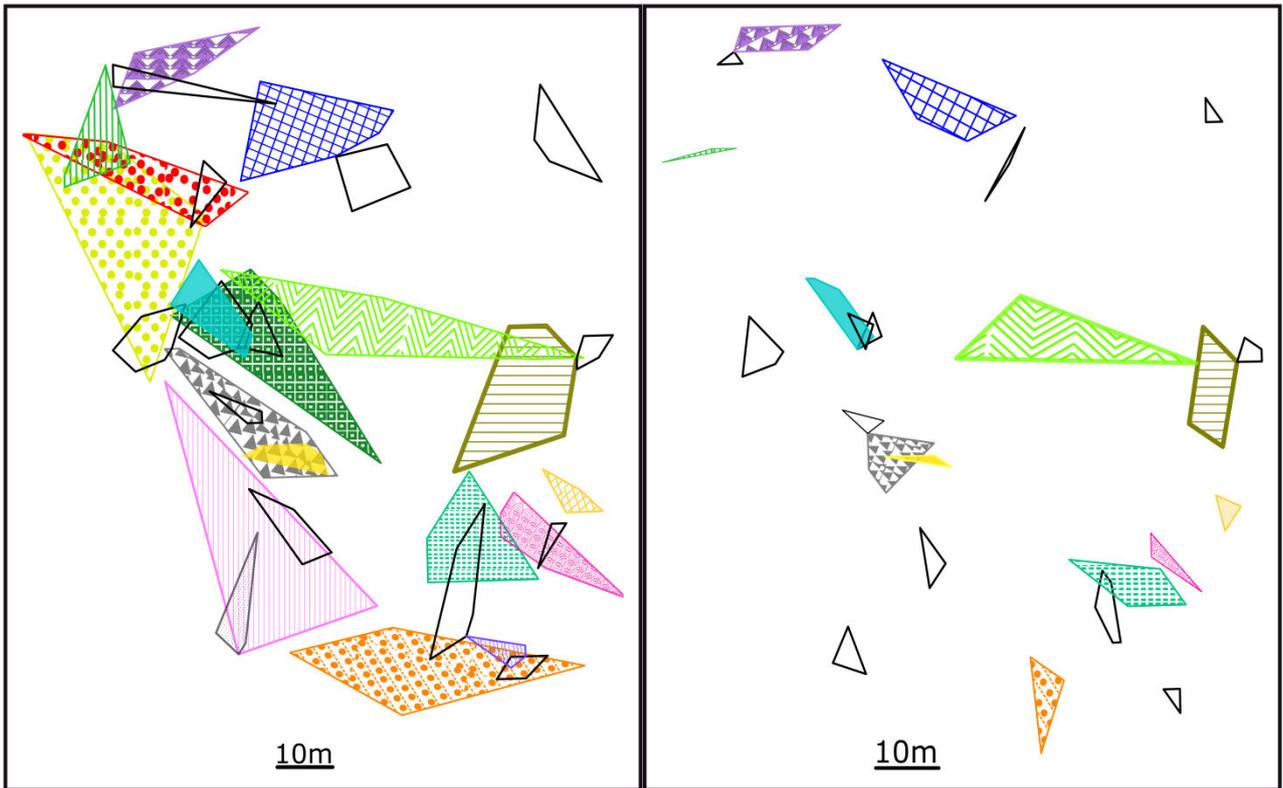


Figura 18: Área de acción de *Liolaemus xanthoviridis*, calculado con la técnica del Polígono Convexo Mínimo (PCM) al 95% (izquierda) y al 60% (derecha) en la temporada 4. (En negro se representa el AA de las hembras y en colores con diferentes tramas el de los machos).

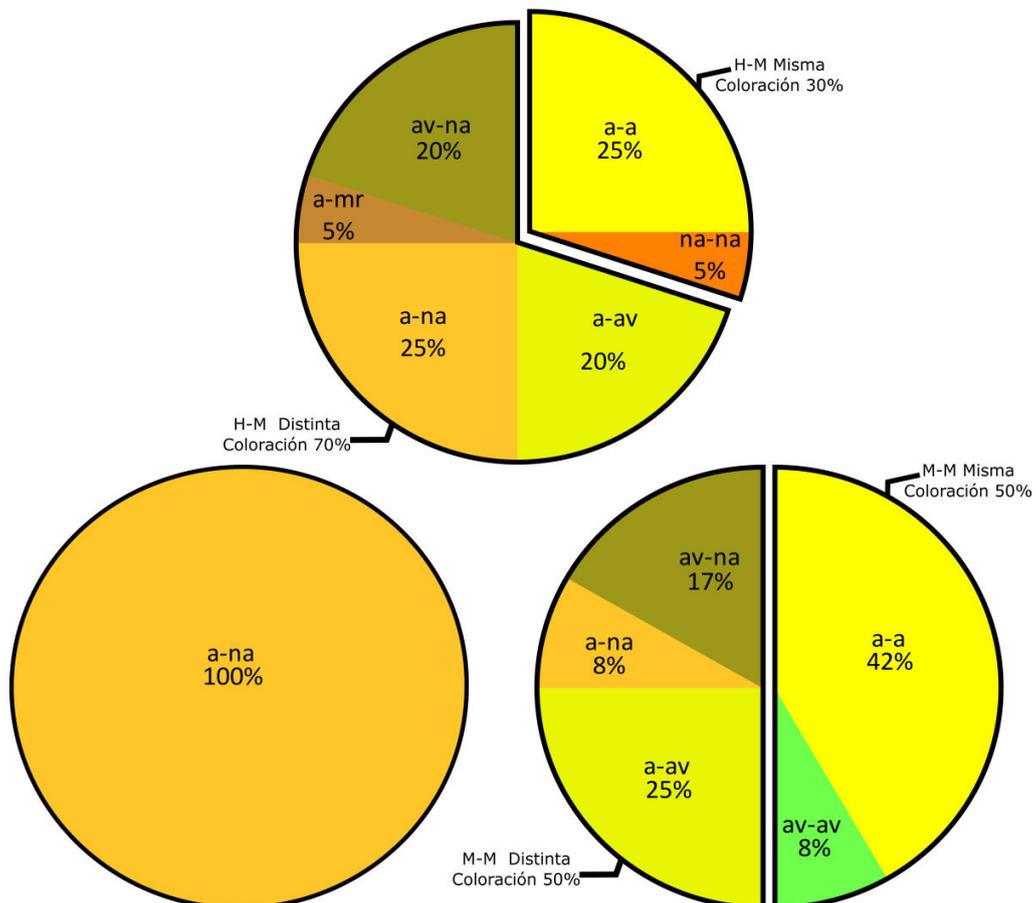


Figura 19: Porcentaje de solapamientos del área de acción inter e intrasexuales en función de la coloración dorsal de los individuos, durante la temporada 4.

2.3- Número de parejas reproductivas potenciales en machos

A continuación se presenta un análisis descriptivo por temporada de estudio, de las características morfológicas de los machos en función de la cantidad de hembras que solaparon.

2.3-a. Temporada 1+2

En esta temporada los machos que presentaron un número mayor de potenciales parejas reproductivas, (dos hembras, una exclusiva y otra compartida, Figura 20) fueron el M14 y el M51, que además presentaron los mayores tamaños de AA 95% de la temporada. En cuanto a sus características morfológicas la coloración dorsal fue "amarilla" y "amarilla-verdosa", respectivamente, la proporción de melanismo ventral fue superior al 35% (63.2% y 38.5%), y la LHC estaba por encima de los 80 mm (91mm y 82 mm). Los machos que al menos solaparon con una hembra ya sea compartida o exclusiva presentaban características similares a los machos descritos previamente. Mientras que los machos que no solaparon con ninguna hembra (M52, M54 y M57), tenían tamaños corporales por debajo de 80 mm, asociados con bajos porcentajes de melanismo ventral, con coloración dorsal "amarilla", "amarilla-verdosa" y con las AA 95% más pequeñas.

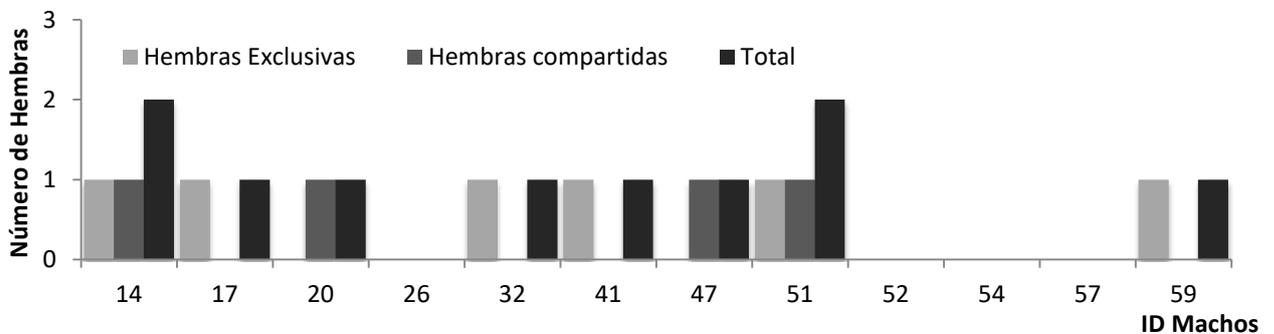


Figura 20: Número de parejas reproductivas potenciales en machos en función del solapamiento de las área de acción de machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 1+2.

2.3-b. Temporada 3

En esta temporada hubo tres machos (M86, M17 y M95) que se solaparon con una gran cantidad de hembras (siete, cinco y cuatro, respectivamente), no obstante en los tres casos todas las hembras eran compartidas y no exclusivas (Figura 21). De hecho, estos machos solaparon altamente sus AA entre ellos por lo que compartían las mismas hembras. El macho 86 fue el que presentó el AA más grande de la temporada, mientras

que los otros dos tenían áreas muy pequeñas. No obstante en el área que ocupaban y solapaban observé una gran cantidad de interacciones entre individuos del sexo opuesto. En cuanto a las características morfológicas de estos machos, la coloración dorsal fue "naranja-amarillenta", para el M86, "amarilla-verdosa" para el M17 y "amarilla" para el M95, los tamaños corporales estuvieron por encima de los 85 mm, con porcentajes de melanismo superiores al 40%, excepto el M95 que era del 5.5%. Hubo dos machos cuyo número de potenciales parejas reproductivas fue 0, el M53 y el M92, estos machos presentaban características morfológicas muy similares al resto de los machos (coloración dorsal "amarillo verdosa" y "amarilla" y melanismo del 65% y del 30%, respectivamente).

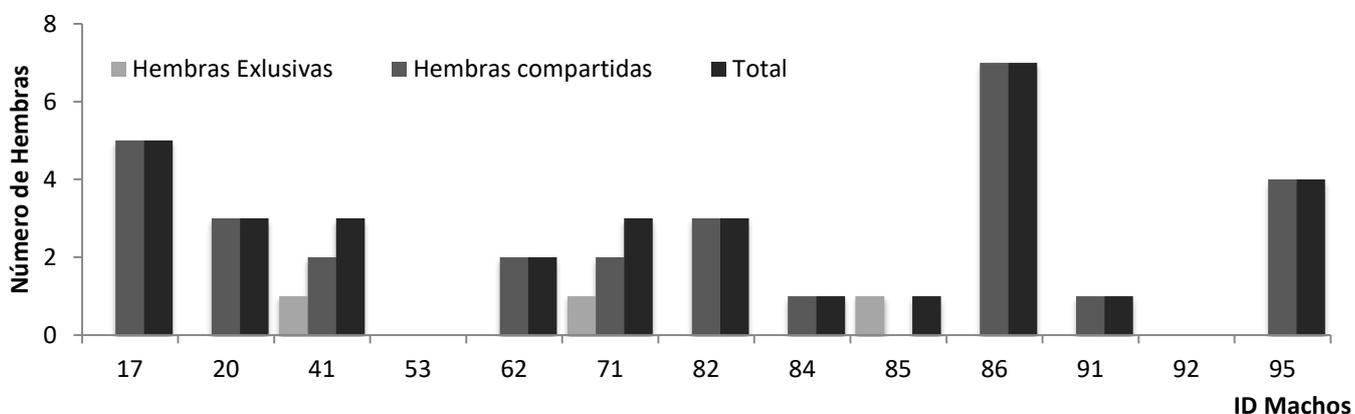


Figura 21: Número de parejas reproductivas potenciales en machos en función del solapamiento de las área de acción de machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 3.

2.3-c. Temporada 4

En esta temporada el M86 junto con el M101 fueron los que acapararon la mayor cantidad de hembras (tres, Figura 22), aunque todas las hembras fueron compartidas. De hecho estos dos machos compartieron las mismas tres hembras. A diferencia de lo que observé en las temporadas anteriores, estos dos machos no fueron los que presentaron los mayores tamaños de AA 95%. En cuanto a las características morfológicas, la LHC de los machos fue de 93 mm para el M86 y 89 mm para el M101, fueron machos con los mayores tamaños corporales de la población. Ambos presentaron porcentajes de melanismo ventral superiores al 50% y la coloración dorsal fue "naranja-amarillento" y "amarilla-verdosa", respectivamente. No obstante, los machos que solaparon con una, dos y ninguna hembra presentaron características similares, excepto el M121, que era un macho muy pequeño corporalmente (65 mm de LHC) aunque era un individuo

completamente adulto, pero su área de acción era una de las más pequeñas y no solapó con ninguna hembra.

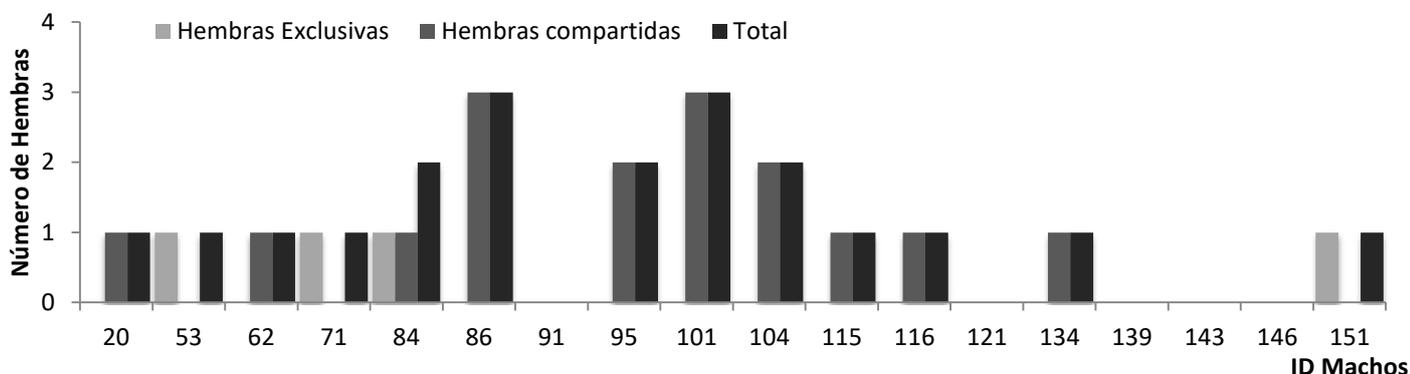


Figura 22: Número de parejas reproductivas potenciales en machos en función del solapamiento de las área de acción de machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 4.

El ACP, por temporadas, mostró en todos los casos que el componente 1 explicaba entre un 90 y 100% de la variabilidad en los datos. Siempre la variable más importante en el componente 1 era el tamaño del AA, seguida con mucha diferencia por la LHC (los resultados de los ACP se encuentran detallados en el Apéndice 2.10). Es decir, el número de hembras con que se solapó cada macho fue independiente de su patrón de coloración, melanismo y desempeño.

Discusión

Liolaemus xanthoviridis presentó un tamaño promedio de área de acción mayor en los machos que en las hembras. El área de acción de los machos fue tres veces mayor que el de las hembras. Este dimorfismo sexual en tamaño del área de acción, ya ha sido registrado en *L. espinozai*, *L. koslowskyi*, *L. kuhlmanni*, *L. lutzae*, *L. quilmes* y *L. wiegmanni* y es concordante con la presencia de dimorfismo sexual en tamaño de esta especie. En otros estudios se ha encontrado una relación entre el tamaño corporal de los individuos con sus área de acción, lo cual fue probado en los machos de esta especie (Turner et al., 1969; Christian & Waldschmidt, 1984) y muchos autores han enfatizado que la presencia de dimorfismo sexual en tamaño conlleva un dimorfismo sexual en las áreas de acción de los individuos (Stamps, 1983; Rocha, 1999). Porque los individuos de mayor tamaño tienen mayores requerimientos energéticos y por ende necesitan una

mayor área de forrajeo (Rocha, 1999). A su vez, la presencia de dimorfismo sexual, en general ha sido asociada a que los machos además de requerir más recursos energéticos, necesitan mayores áreas que las hembras por aspectos sociales, una mayor área le proporcionará mayor número de hembras como parejas de apareamiento (e.g., Bartholomew, 1970; Emlen & Oring, 1977; Perry & Garland, 2002).

Durante todo el estudio *Liolaemus xanthoviridis* mostró una alta fidelidad de sitio a lo largo de las temporadas, lo cual coincide con lo reportado por Halloy y Robles (2002) para *L. quilmes*, Frutos y Belver (2007) para *L. koslowskyi* y otros autores para otros géneros de Iguánidos (Ferner, 1974; Hews, 1993; Sheldahl & Martins, 2000). Además dentro del género *Liolaemus*, de las ocho especies que existen registros; *L. kuhlmanni* (Simonetti & Ortiz, 1980), *L. lutzae* (Rocha, 1999), *L. quilmes* (Halloy & Robles, 2002), *L. melanops* (Frutos et al., 2007), *L. koslowskyi* (Frutos & Belver, 2007), *L. multimaculatus* (Kacoliris et al., 2009b), *L. espinozai* (Cabrera & Scrocchi, 2012) y *L. wiegmanni* (Stellatelli et al., 2016); *L. xanthoviridis* es la segunda especie con la mayor área de acción documentada, siendo *L. kuhlmanni* la que se encuentra en la primera posición, esto podría estar relacionado con el tamaño corporal de las especies, *L. xanthoviridis*, es la más grandes entre las mencionadas y podría requerir áreas mayores para satisfacer sus necesidades de alimentación y parejas reproductivas. *L. kuhlmanni* no es de mayor tamaño que *L. xanthoviridis*, sin embargo la estimación de área de acción de esta especie debería ser tomada con cautela ya que se utilizaron muy pocos ejemplares adultos (cuatro machos y siete hembras), y si bien se utilizó el polígono convexo mínimo, como método de estimación, no fue usado de la misma forma que en este estudio.

El solapamiento de las áreas de acción entre conespecíficos es un indicador del sistema social de una población (Stone et al., 2002). *L. xanthoviridis*, durante todas las temporadas de estudio mostró un alto grado de solapamiento intersexual, y a nivel intrasexual, el solapamiento fue muy frecuente entre machos, lo cual también ha sido reportado para *L. melanops* (Fruto et al., 2007), *L. multimaculatus* (Kacoliris et al., 2009b) y *L. espinozai* (Cabrera & Scrocchi, 2012), pero no entre hembras. Mientras que, el solapamiento de las áreas núcleo en general fue muy bajo tanto inter como intrasexual. En función del uso del espacio de esta especie, podríamos pensar que por lo menos los machos no son necesariamente territoriales a nivel de su área de acción completa, ya que en general no fueron exclusivas. Comúnmente en lagartijas, bajos niveles de solapamiento son asociados con territorialidad (Rose, 1982; Ruby, 1976), uno

de los sistemas sociales más frecuentemente registrado en iguánidos (Stamp, 1983; Stone et al., 2002). A su vez, algunos autores consideran que los distintos niveles de solapamiento entre el área de acción de los machos podrían ser un indicativo de la presencia de jerarquías de dominancia entre los machos de una población (Rose, 1982; Ruby, 1976), donde existen machos no territoriales, es decir que no defienden sus áreas de acción entre el territorio de machos territoriales (Berry, 1974; Werner, 1978; Baird et al., 1996). En estos casos la distribución de los recursos podría ser independiente de la locación espacial y el estatus social de los individuos controlaría el acceso a los recursos (Kaufmann, 1983). No obstante, el alto grado de solapamiento del área de acción, también podría ocurrir si la defensa del territorio está limitada a sitios específicos asociados a los recursos básicos (Kerr, 2006). La extensión de la territorialidad dentro del área de acción de un individuo podría variar desde una pequeña área exclusiva, como el refugio, hasta la exclusión de con-específicos de una gran área ocupada (Burt, 1943; Kaufmann, 1983). Los machos de *L. xanthoviridis*, podrían ser territoriales a nivel de su área núcleo, ya que prácticamente en esas áreas no hay solapamiento, resultados similares han sido registrados en *L. quilmes* (Robles & Halloy, 2010) y en el lagarto somnoliento (*Tiliqua rugosa*, Kerr, 2006). No obstante, en varias especies de reptiles se ha observado que los machos no defienden un territorio sino que defienden a una hembra, esto se conoce como comportamiento de custodia (Olsson, 1993a; Olsson et al., 1996; Cooper & Vitt, 1997; Bull & Pamula 1998; Cuadrado, 1998; Martín & López, 1999). En un comportamiento de custodia típico, el macho persigue a la hembra a muy corta distancia. El macho no defiende un territorio sino un área exclusiva alrededor de la hembra y por tanto, varía en el espacio y en el tiempo, de acuerdo con la posición que ocupe ésta en cada momento.

Entre las hembras de *L. xanthoviridis*, en cambio, el bajo nivel de solapamiento, puede ser un indicativo de territorialidad, como ha sido registrado en cuatro especies del género, *L. quilmes* (Halloy, 1996; Halloy & Robles, 2002), *L. koslowskyi* (Frutos & Belver, 2007), *L. melanops* (Frutos et al., 2007) y *L. espinozai* (Cabrera & Scrocchi, 2012) y en otras lagartijas iguánidas (Werner, 1978; Mahrt, 1998a, b; Woodley & Moore, 1999); sin embargo Rose (1982), sugirió que el bajo solapamiento entre hembras podría ser debido a la baja frecuencia de los encuentros, lo cual es resultado de las pequeñas áreas que ocupan. No obstante, cuando comparé el grado de solapamiento que había entre las hembras con el que había entre los machos, no encontré diferencias como esperaba, considerando que el área de acción de las hembras fue 3 veces menor

que el de los machos. Aunque hay que tener en cuenta, que entre las hembras en todas las temporadas hubo la mitad o menos de solapamientos (en número, pero no en área solapada) que entre machos. El porcentaje de área solapada entre hembras podría ser similar que entre machos, debido al número de hembras en el área de estudio.

La medida en que los machos solapan el área de acción de las hembras ha sido considerado uno de los factores determinantes del éxito reproductivo de los machos (Emlen & Oring, 1977). De hecho, en *Sceloporus* se ha registrado que el éxito reproductivo derivado del solapamiento de las áreas de acción estuvo correlacionado con el éxito reproductivo determinado desde análisis de paternidad (Abell, 1997; Haenel et al., 2003). Hranitz y Baird (comunicación personal en Peterson & Husak, 2006) encontraron en *Crotaphytus* con datos de microsátélites, que las hembras fueron raramente inseminadas por machos que no solaparon su área de acción. En *Liolaemus xanthoviridis* claramente se observó que la mayor cantidad de los solapamientos fueron intersexuales, y los machos solaparon el área de acción de las hembras en mayor grado que el solapamiento que hicieron las hembras del área de los machos. Y en general el área de acción de un macho se solapaba con el área de entre una y cuatro hembras y el de las hembras con el de uno y tres machos, en *L. quilmes* resultados similares fueron asociados con un sistema social polygynandrous (Robles & Halloy, 2010), grupos de dos o tres machos con dos o tres hembras (Andersson, 1994; Abell, 1999; Baird et al., 2003), permitiendo a las hembras aparearse con más de un macho.

Si bien en esta especie, detecté polimorfismo de coloración dorsal y melanismo ventral, no encontré una relación entre estas variables y el tamaño del área de acción, como si se ha observado en *Uta stansburiana* (Sinervo & Lively, 1996; Zamudio & Sinervo, 2000), y lo que puede dar indicios de múltiples estrategias reproductivas dentro de un mismo sexo y población. De hecho en esta especie, cuando analicé las relaciones de solapamiento en función de la coloración dorsal de los individuos tanto machos como hembras solaparon sus áreas con individuos de igual y distinta coloración. Incluso al analizar el número de hembras que fueron solapadas por los machos, no hubo una asociación entre el número de hembras que acaparaban los machos y su coloración dorsal y melanismo ventral. No obstante, es importante tener en cuenta que el número de hembras solapadas fue explicado principalmente por el tamaño del área de acción y el longitud hocico cloaca de los individuos (variables que ya estaban correlacionadas). Particularmente la LHC en general estuvo asociado con la coloración dorsal y los niveles de melanismo. Por lo cual analizando todas las variables juntas, los machos

amarillo-verdosos son los que presentaron los mayores LHC, con altos niveles de melanismo y grande área de acción, con lo que se esperaría que solapen una mayor cantidad de hembras. Esta última idea no es del todo evidenciada en los resultados presentados, lo cual podría deberse a diversos motivos: 1) el bajo número de áreas de acción estimadas por individuos con distinta coloración dorsal, 2) el análisis de la coloración lo realicé bajo la percepción humano, sin considerar los posible patrones de coloración generados en el espectro UV, 3) o porque no existe una relación entre la coloración de los individuos y los patrones de uso del espacio asociado a las estrategias reproductivas.

Como mencioné en el capítulo anterior, en diversos estudios se ha registrado que el desempeño locomotor de las lagartijas es una buena predictora del tamaño del área de acción (Husak, 2006; Husak et al., 2006; Peterson & Husak, 2006; Husak & Fox 2006). El desempeño locomotor podría encontrarse bajo selección sexual directa, si la velocidad contribuye directamente a la defensa del territorio de potenciales intrusos, o también, si la velocidad de acercamiento funcionara a modo informativo como un despliegue territorial agresivo (Peterson & Husak, 2006). Peterson y Husak (2006) encontraron que la velocidad máxima de carrera predijo el tamaño de territorio mejor que el tamaño corporal en *Crotaphytus collaris*. En *L. xanthoviridis*, no encontré esta relación, sin embargo, podría ser dado que tampoco encontré áreas de acción exclusivas en los machos y por lo tanto, si esta especie no es territorial, la velocidad de carrera no representaría una ventaja, y si presenta territorialidad a nivel del área núcleo, son áreas muy pequeñas, lo que no requeriría de un gran velocidad de carrera para defenderlas.

Apéndice 2

Apéndice 2.1: Validación de los supuestos de las pruebas estadísticas realizadas.

RLS: Regresión Lineal Simple

AV: Análisis de la Varianza

AVf: Análisis Varianza factorial

Col.D: Coloración dorsal

Mel: Proporción de melanismo ventral

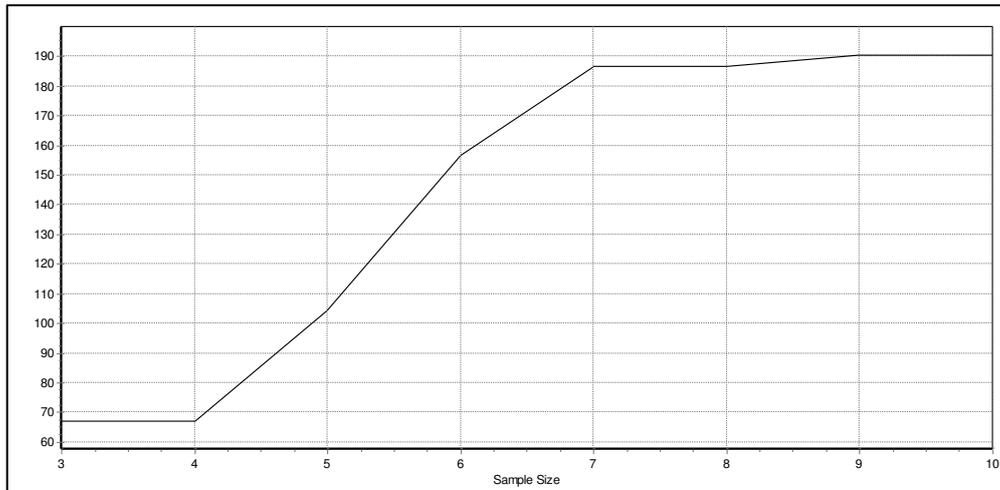
AVMR: Análisis de la Varianza de Medidas Repetidas

Análisis	Normalidad		Homogeneidad de varianzas	
	Estadístico	p	Estadístico	p
AV: AA95% entre temporadas	W:0.981	0.689	F:0.115	0.891
AV: AA60% entre temporadas	W: 0.976	0.498	F:1.273	0.291
RLS: LHC-AA95%-Hembras	W:0.980	0.886	F:0.104	0.75
RLS: LHC-AA60%-Hembras	W:0.963	0.497	F:2.167	0.155
RLS: LHC-AA95%-Machos	W:0.905	0.051	F:0.416	0.527
RLS: LHC-AA60%-Machos	W:0.962	0.584	F:0.09	0.767
AVMR: AA95% entre temporadas	W:0.94	0.349	F:0.00	0.991
AVf: AA95%-sexo-Col.D	W:0.979	0.631	F:0.337	0.565
AVf: AA60%- sexo-Col.D	W:0.978	0.595	F:0.188	0.667
RLS: AA95%Hembras-Mel	W:0.976	0.810	F: 1.108	0.304
RLS: AA60%Hembras-Mel	W:0.939	0.157	F: 1.639	0.214
RLS: AA95%Machos-Mel	W: 0.971	0.781	F: 3.893	0.064
RLS: AA60% Machos -Mel	W:0.9537	0.427	F: 0.765	0.393
RLS: AA95%-VelMax	W: 0.985	0.975	F:0.783	0.387
RLS: AA60%-VelMax	W: .920	0.076	F:0.102	0.753
AV-Solapamiento entre M vs. entre H-temporada 1	W:0.768	0.001	F:1.053	0.322
AV-Solapamiento entre M vs. entre H-temporada 3	W:0.844	0.007	F: 0.014	0.908

Apéndice 2.2: Fidelidad de sitio. Porcentaje de solapamiento del área de acción de los un mismo individuo en distintas temporadas.

Individuos en dos temporadas distintas	$\bar{X} \pm E.E$
11H-1--11H-2	42.89 \pm 14.86
18H-1--18H-2	43.58 \pm 14.68
41M-1--41M-2	10.47 \pm 3.72
55H-1--55H-2	49.17 \pm 19.00
60H-1--60H-2	11.10 \pm 6.55
84M-1--84M-2	39.31 \pm 18.69
86M-1--86M-2	56.74 \pm 43.20
96H-1--96H-2	30.50 \pm 7.46

Apéndice 2.3: Estimación del número mínimo de recapturas bajo el método de Rose (1982).



Apéndice 2.4: Porcentaje de solapamiento del área de acción (AA95%), de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 1+2.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m2)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual Hembra-Macho	H4-M14	201.29	90.37	16.06
	H4-M51	72.16	32.40	14.01
	H11-M17	56.31	36.49	11.43
	H12-M41	61.77	31.42	34.47
	H18-M32	133.47	65.00	67.46
	H22-M20	12.64	18.48	7.47
	H22-M47	0.03	0.05	0.02
	H48-M59	36.09	18.59	34.12
	H61-M14	4.04	9.84	0.32
	H64-M51	32.35	100.00	6.28
H64-M14	4.86	15.02	0.39	
Intrasexual Hembra-Hembra	H12-H48	28.00	14.24	14.42
	H12-H67	4.60	2.34	19.48
	H48-H67	5.48	2.82	23.16
	H48-H74	13.96	6.27	20.77
	H67-H74	0.37	1.57	0.55
Intrasexual Macho-Macho	M14-M20	3.80	0.30	2.25
	M14-M26	190.12	15.17	30.25
	M14-M47	83.37	6.65	36.81
	M14-M51	140.50	11.21	27.27
	M20-M26	95.97	56.71	15.27
	M20-M47	104.10	61.51	45.96
	M26-M47	128.82	20.50	56.88
	M26-M51	12.10	1.93	2.35
	M26-M52	27.57	4.39	92.29
	M41-M57	1.58	0.88	1.99
M51-M54	26.35	5.11	39.20	

Apéndice 2.5: Porcentaje de solapamiento del área núcleo (AA 60%), de *Liolaemus xanthoviridis*, en la temporada 1+2.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m2)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual H-M	H12-M41	0.98	78.93	2.71
	H18-M32	0.16	1.62	0.24
Intrasexual M-M	M14-M20	0.96	0.24	25.69
	M14-M47	14.40	3.60	72.30
	M20-M47	0.05	1.47	0.27

Apéndice 2.6: Porcentaje de solapamiento del área de acción (AA 95%), de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 3.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m2)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual Hembra-Macho	H11-M17	45.22	93.18	29.54
	H11-M86	17.06	35.15	2.29
	H11-M95	23.74	48.92	28.05
	H18-M71	5.53	2.75	0.37
	H22-M20	8.20	32.95	1.57
	H22-M86	0.63	2.53	0.08
	H46-M17	21.78	51.47	14.23
	H46-M86	39.38	93.08	5.29
	H48-M41	6.96	8.61	3.31
	H48-M71	5.76	7.12	0.39
	H48-M82	44.21	54.66	33.52
	H55-M17	73.32	33.86	47.90
	H55-M86	98.47	45.48	13.23
	H56-M41	1.94	7.10	0.92
	H66-M85	26.50	7.69	7.05
	H75-M20	60.26	52.63	11.56
	H75-M86	50.77	44.35	6.82
	H81-M17	0.18	0.11	0.12
	H81-M20	31.44	19.74	6.03
	H81-M62	37.96	23.83	47.66
	H88-M62	1.46	2.87	1.84
	H88-M86	28.47	55.81	3.83
	H90-M82	0.26	0.17	0.20
	H90-M91	143.08	92.73	32.21
	H94-M71	8.03	8.17	0.54
	H94-M86	68.31	69.49	9.18
H94-M84	0.10	0.10	0.12	
H96-M41	36.63	57.72	17.42	
H96-M82	11.35	17.89	8.61	
Intrasexual Hembra- Hembra	H11-H55	31.14	64.17	14.38
	H46-H55	0.63	1.48	0.29
	H46-H88	27.88	65.89	54.64
	H48-H96	6.33	7.83	9.97

	H55-H88	0.20	0.09	0.40
	H55-H94	11.63	5.37	11.83
	M17-M86	74.35	48.57	9.99
	M17-M95	67.15	43.87	79.35
	M20-M62	4.99	0.96	6.27
	M20-M86	82.62	15.85	11.10
Intrasexual Macho- Macho	M41-M82	5.93	2.82	4.49
	M41-M91	12.23	5.82	2.75
	M53-M85	11.45	4.04	3.05
	M53-M91	3.54	1.25	0.80
	M71-M84	79.64	5.36	100.00
	M71-M86	136.94	9.22	18.40
	M84-M86	75.85	95.24	10.19
	M86-M95	67.82	9.11	80.15

Apéndice 2.7: Porcentaje de solapamiento del área núcleo (AA 60%), de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 3.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m ²)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual Hembra-Macho	H11-M86	3.44	19.77	2.14
	H46-M86	6.37	51.21	3.97
	H48-M82	4.19	6.87	56.08
	H55-M86	16.74	56.05	10.43
	H88-M86	3.45	23.08	2.15
	H94-M86	1.12	1.87	0.70
Intrasexual Hembra-Hembra	H46-H88	3.89	31.26	26.05
	H48-H96	0.30	2.41	1.72
Intrasexual Macho-Macho	M17-M86	43.69	97.53	27.22

Apéndice 2.8: Porcentaje de solapamiento del área de acción (AA 95%) de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 4.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m ²)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual Hembra-Macho	H45-M62	20.20	73.79	9.55
	H45-M95	2.49	9.11	0.41
	H55-M86	55.43	57.85	54.99
	H55-M101	78.25	81.66	21.91
	H56-M104	22.05	98.43	5.57
	H56-M134	3.32	14.81	13.33
	H60-M53	0.25	1.18	0.06
	H65-M84	16.18	99.98	7.22
	H94-M86	5.28	15.17	5.24
	H94-M101	34.84	100.01	9.76
	H96-M104	8.85	8.46	2.24
	H96-M115	45.06	43.11	20.81
	H110-M84	0.60	0.74	0.27
	H110-M86	1.37	1.69	1.36
	H110-M95	49.51	61.22	8.15

	H110-M101	2.36	2.92	0.66
	H114-M71	51.82	85.00	8.15
	H130-M20	0.74	1.34	0.28
	H130-M116	22.18	40.50	18.56
	H140-M151	6.92	69.44	5.61
Intrasexual Hembra-Hembra	H55-H94	4.59	4.79	13.18
	M53-M91	32.31	8.04	10.18
	M53-M101	30.08	7.48	8.42
	M62-M95	118.42	55.98	19.50
	M62-M146	43.45	20.54	37.54
Intrasexual Macho-Macho	M71-M139	45.51	7.16	77.81
	M84-M143	48.14	21.49	99.20
	M86-M95	1.70	1.68	0.28
	M86-M101	68.14	67.60	19.08
	M95-M146	56.26	9.27	48.62
	M104-M134	12.91	3.26	51.87
	M115-M151	4.93	2.28	4.00
	M116-M146	0.11	0.10	0.10

Apéndice 2.9: Porcentaje de solapamiento del área núcleo (AA 60%), de *Liolaemus xanthoviridis* en la temporada 4.

Tipo de solapamiento	Individuos A-B	Área de solapamiento (m ²)	% solapamientos del AA del individuo A con el AA del individuo B	% solapamientos del AA del individuo B con el AA del individuo A
Intersexual Hembra-Macho	H55-M86	6.90	79.17	17.87
	H94-M86	2.99	34.29	7.74
	H96-M115	3.45	14.59	4.78
Intrasexual Hembra-Hembra	H55-H94	3.21	36.82	36.82
Intrasexual Macho-Macho	M84-M143	2.65	4.84	35.51

Apéndice 2.10: Sumarios de los análisis de componentes principales

Análisis por temporada, incluyendo las variables: coloración dorsal, proporción de melanismo ventral, LHC, tamaño del AA (HR95), fuerza máxima de mordida y velocidad máxima de corrida.

Temporada 1+2

Desviación estándar:

[1] 366.1721284 14.8372153 5.8223736 0.4613822

PC1 PC2 PC3 PC4
 t1\$Mel -0.0307295878 0.983009739 -0.180628988 0.0109870060
 t1\$LHC -0.0109548377 0.180661619 0.982767559 -0.0375405976
 t1\$HR95 -0.9994676805 -0.032204545 -0.005210434 0.0002726657

t1\$Col 0.0001990479 -0.004012479 0.038909453 0.9992346646

Importancia de los componentes:

PC1 PC2 PC3 PC4

Desviación estándar 366.1721 14.83722 5.82237 0.4614

Proporción de Varianza 0.9981 0.00164 0.00025 0.0000

Proporción Acumulada 0.9981 0.99975 1.00000 1.0000

Temporada 3

Desviación estándar:

[1] 504.0221455 42.1637472 18.3587512 6.6812953

PC1 PC2 PC3 PC4

t3\$Mel 1.442668^{e-02} 0.173031882 0.587840122 -0.786229240

t3\$LHC 4.437502^{e-02} -0.809424921 -0.371137010 -0.451726070

t3\$HR95 -9.984378^{e-01} -0.050678090 0.014115218 -0.018743809

t3\$Col -1.301600^{e-04} 0.004286541 0.014585888 -0.087393681

t3\$VelMax -9.855605^{e-05} 0.006105979 0.006185912 0.008165551

t3\$FuerMax -3.073642^{e-02} 0.558808857 -0.718506129 -0.411984802

Importancia de los componentes:

PC1 PC2 PC3 PC4

Desviación estándar 504.0221 42.16375 18.35875 6.68130

Proporción de Varianza 0.9916 0.00694 0.00132 0.00017

Proporción Acumulada 0.9916 0.99851 0.99983 1.00000

Temporada 4

Desviación estándar:

[1] 93.2973080 28.7236814 11.4412096 2.3136289

PC1 PC2 PC3 PC4

t3\$Mel 0.0031978284 -0.585522754 -0.79151599 0.170333663

t3\$LHC -0.0342201128 -0.096242506 -0.14580302 -0.959736250

t3\$HR95 -0.9620988426 0.219195856 -0.15813762 0.033349340

t3\$Col 0.0020932091 -0.011939288 0.01434064 -0.207114649

t3\$VelMax -0.0008310674 -0.003279797 -0.01519329 -0.076630634

t3\$FuerMax -0.2705171024 -0.774403227 0.57166416 0.003444405

Importancia de los componentes:

PC1 PC2 PC3 PC4

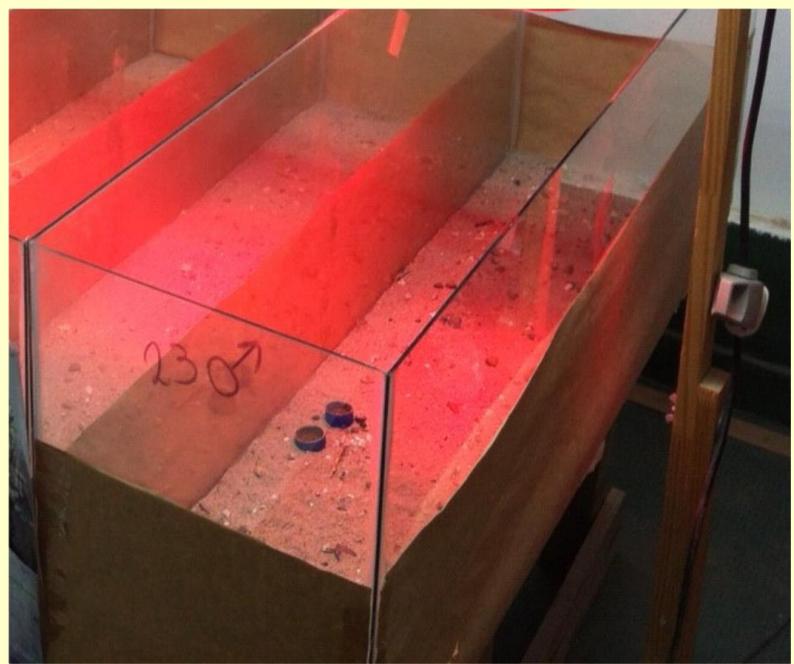
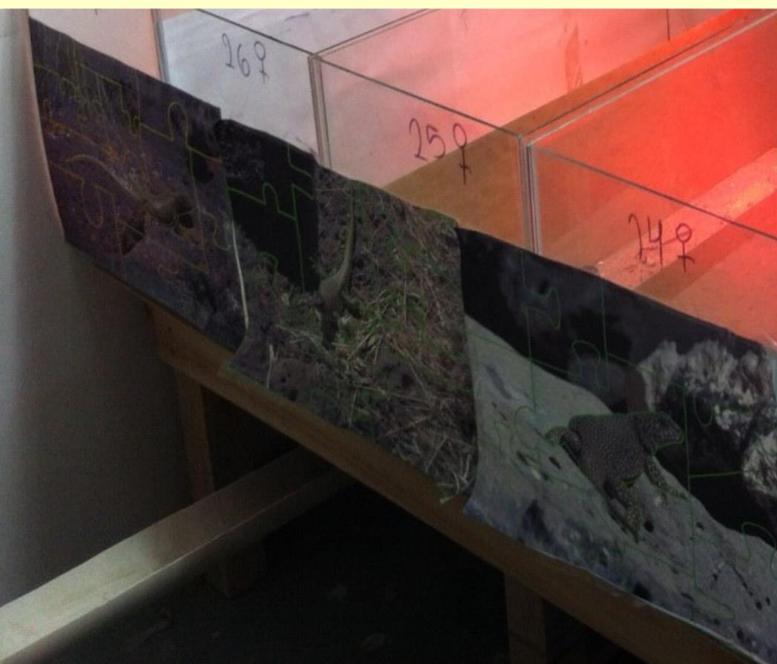
Desviación estándar 93.2973 28.72368 11.44121 2.31363

Proporción de Varianza 0.9005 0.08536 0.01354 0.00055

Proporción Acumulada 0.9005 0.98588 0.99942 0.99997

CAPÍTULO III:

ORGANIZACIÓN SOCIAL



Introducción

La estructura social define el tipo de relaciones ecológicas entre conespecíficos cercanos, éstas incluyen la competencia, cooperación y dominancia en la adquisición de la pareja o recursos, así como también el cuidado competitivo o cooperativo de las crías e incluso el canibalismo (Whitehead, 1997). Las señales visuales son usadas en una gran variedad de contextos sociales, incluyendo la defensa del territorio, cortejo e interacciones intrasexuales (Bradbury & Vehrencamp, 1998) y podrían contener información relacionada con el sexo y la identidad de los individuos (Carpenter & Ferguson, 1977; Martins, 1991; 1993). Estas señales podrían involucrar un elaborado sistema de comunicación especie específico (Carpenter, 1978; Fox et al., 2003). Un componente importante de la comunicación animal es que los despliegues de los animales por lo general tienen una "firma" única que lleva a que los conespecíficos se identifiquen entre sí, permitiendo que los individuos se centren en nuevos rivales y no desperdicien energía en los enemigos conocidos (Husak & Fox, 2003).

Dependiendo de los requerimientos espaciales y los recursos claves en el ambiente, el comportamiento social de los vertebrados puede variar desde un comportamiento gregario, donde los individuos que forman parte se benefician de una disminución en el riesgo de predación (Lanham & Bull, 2004), reducción en los costos del cuidado de las crías (Brown, 1987), aumento de la eficacia en la captura de presas (Götmark et al., 1986) entre otros; a un comportamiento territorial que implica una defensa exclusiva del territorio y por ende el acceso de un único individuo a los recursos de un área determinada (Stamps, 1983; Alberts et al., 2002; Fox et al., 2003); pasando por un estado intermedio en donde hay un establecimiento de jerarquías de dominancia, donde los individuos dominantes ganan el acceso a los recursos más fácilmente que los subordinados (Stamps, 1983; Alberts et al., 2002; Fox et al., 2003).

La agresión juega un rol central en la determinación de la organización social en poblaciones de vertebrados (Collias, 1944) pero claramente tiene tanto beneficios como costos. La agresión se cuantifica por la frecuencia e intensidad de los patrones de comportamiento realizados por un animal que intenta amenazar, intimidar o dominar físicamente a otro animal (Fox et al., 1981). Mientras que la dominancia se cuantifica por la capacidad de un animal para controlar el acceso de otro a un recurso (Brown, 1975). La dominación no tiene por qué siempre implicar agresión. A veces el tamaño corporal intimida lo suficiente a un rival más pequeño a fin de polarizar una relación

dominante-subordinado, sin ningún comportamiento agresivo observado. Si se predice un alto costo como resultado de una interacción, el competidor inferior debería evitar tal encuentro huyendo antes de que ocurra el combate o mostrando su estatus de subordinado (Parker, 1974; Maynard Smith, 1982; Enquist & Leimar, 1983). La inhibición social (Baird et al., 2003) y/o el comportamiento de apaciguamiento (Martins & Lacy, 2004) en machos subordinados podría ayudar a estabilizar los sistemas sociales, reduciendo la intensidad y frecuencia de las interacciones agonísticas (Aragón et al., 2005). En muchas jerarquías de dominancia, el individuo más dominante conserva su alto estatus social con pocas expresiones agresivas.

Ampliamente se ha aceptado que la selección sexual puede resultar en marcadas diferencias en el comportamiento social de machos y hembras (Trivers, 1972). Especialmente entre los machos la selección sexual podría resultar en una asimetría en los atributos morfológicos y comportamentales que son importantes durante los combates intraespecíficos por el acceso a la pareja, recursos alimenticios y en las preferencias de apareamiento de las hembras (Andersson, 1994). Por ejemplo, en lagartijas se ha encontrado que los individuos de mayor tamaño tienen una ventaja competitiva en los enfrentamientos entre machos (Greenberg & Noble, 1944; Rand, 1967; Jenssen, 1970; Trivers, 1972; 1976; Maynard Smith, 1982; Stamps, 1977, 1983; Tokarz, 1985; Cooper & Vitt, 1987; Anderson & Vitt, 1990; Baird et al., 1997). Sin embargo, los resultados de un combate, predichos por diferencias del tamaño corporal de los competidores pueden ser anulados o modulados por el estatus de residencia de cada individuo (Riechert, 1998). Debido a que un individuo residente tiene familiaridad con el ambiente físico y social (Stamps & Krishnan, 1994; Stamps, 1995) un área específica tiene un mayor valor para un residente que para un intruso, esto se conoce como la "hipótesis del valor asimétrico de los recursos", la cual propone que los residentes ganarán la contienda contra un intruso como resultado de su mayor inversión y experiencia local en comparación con la del desafiante (Beletsky & Orians, 1989). Cooper y Vitt (1987) señalan, que en lagartos adultos ya establecidos, la ubicación espacial de un combate puede ser importante en la determinación de la estructura de las interacciones sociales, así como también, la magnitud de la ventaja del residente frecuentemente está relacionada a la duración de la residencia (Beletsky & Orians, 1989; Johnsson & Forser, 2002). Sin embargo para ello es necesario algún mecanismo que permita discriminar entre ser un residente o intruso en un área determinada, se ha propuesto como un posible mecanismo la "hipótesis de la coincidencia de aroma".

Como ya he comentado en los capítulos anteriores, en muchas lagartijas la presencia de polimorfismo de coloración es influenciada por selección sexual (Sinervo & Lively, 1996; Baird et al., 1997; Kwiatkowski & Sullivan, 2002) y si los patrones de color son usados primariamente como señales sociales, en los despliegues de apareamiento, los individuos deberían ser coloridos, e incluso los machos deberían ser más brillantes que las hembras (Kwiatkowski, 2003). Por ejemplo los machos de muchas especies de lagartijas muestran colores brillantes en la estación reproductiva, que podrían funcionar como liberadores sociales (Cooper & Greenberg, 1992). Los individuos podrían usar estas señales visuales para juzgar el estatus o la habilidad de pelea de sus oponentes y modificar su propio comportamiento (Maynard Smith & Price, 1973; Parker, 1974; Enquist & Leimar, 1983). En especies territoriales, se ha registrado que la exposición de las parches del cuerpo con colores brillantes ha demostrado resolver pacíficamente enfrentamientos entre los rivales (e.g., Hover 1985; Thompson & Moore 1991 a, b). Por lo que la coloración de los machos serviría como señal hacia machos conespecíficos, para evitar encuentros agonísticos. Por ejemplo en *Uta stansburiana*, donde entre los machos existen tres morfos de color que difieren en dominancia; los machos de garganta naranja son considerados ultradominantes, ya que son muy agresivos y atacan vigorosamente a otros machos territoriales que ingresan en su territorio, aunque la probabilidad que tienen de sobrevivir al siguiente año es solo del 5% comparado con el 25% que poseen los otros dos morfos. Los machos de garganta azul, en cambio, si bien son machos territoriales son menos agresivos y defienden territorios más pequeños y finalmente los machos de garganta amarilla no defienden un territorio, ni son agresivos, y simulan ser hembras, de esta forma evitan las interacciones agresivas con los machos dominantes (Sinervo & Libely, 1996; Sinervo et al., 2000a). La evolución de la "simulación femenina" en machos está relacionada a la utilización de la información contenida en las señales que determinan el estatus de un individuo y a la debilidad de pelea que poseen quienes utilizan ésta estrategia (Sinervo, 1997-2006).

Estudios realizados en el género *Liolaemus*, han documentado que *Liolaemus tenuis*, *L. belli* y *L. leopardinus* forman un sistema de jerarquía de dominancia (Manzur & Fuentes, 1979; Trigoso-Venario et al., 2002; Fox & Shipman, 2003), mientras que para *L. schroederi*, *L. nitidus*, *L. monticola*, *L. lemniscatus* y *L. fuscus* se sugiere un sistema territorial (Fox & Shipman, 2003). En cuanto a las especies de *Liolaemus* que habitan en Argentina, *L. alticolor* y *L. rothi* tendrían un sistema territorial (Halloy, 1996; Kozykariski, 2010), mientras que para *L. quilmes* y *L. petrophilus* se propone un

sistema de jerarquías (Halloy & Robles, 2002; Kozykariski, 2010). En esta sección el objetivo fue: Caracterizar la organización social de una población de *L. xanthoviridis* y examinar si existe algún tipo de relación entre el estatus social de los individuos y el sexo, el tamaño corporal, los patrones de coloración que presentan y las medidas de desempeño. Se predice que machos y hembras con distinta coloración exhibirán diferentes niveles de agresividad.

Materiales y Métodos

3.1-Trabajo de laboratorio

En un área cercana a la grilla de trabajo se capturaron individuos adultos de *Liolaemus xanthoviridis*. Estos individuos fueron llevados al laboratorio, donde los alojé en terrarios individuales (60 x 40 x 30 cm), con sustrato de arena y refugio. El agua y alimento (larvas de *Tenebrio molitor* y frutos de *Lycium chilense*) fueron suministrados *ad libitum* (López & Martín, 2002).

Se realizaron enfrentamientos entre machos y hembras durante el período de actividad (de noviembre a febrero). En el caso de las hembras sólo se hicieron encuentros en donde el recurso defendido fue el espacio, mientras que para los machos se realizaron dos tipos de experimentos bajo diferentes condiciones de valor de recurso: 1) el recurso defendido fue el espacio y 2) el recurso fueron las hembras. Esto permite conocer si los machos de esta especie son territoriales, es decir presentan agresión del tipo territorial (agresión que conduce a la exclusión de otros individuos de un espacio físico determinado) y/o presentan agresión del tipo sexual (agresión desplegada por machos para obtener y retener parejas reproductivas) (Wilson, 1975; Moyer, 1976). Estos dos tipos de experimentos fueron realizados en diferentes etapas con diferentes individuos.

Los enfrentamientos realizados fueron del tipo residente-intruso bajo el supuesto del "valor asimétrico de los recursos". Previo al inicio de los encuentros se les permitió a las lagartijas asolearse para que alcancen la temperatura corporal a la cual son completamente activas.

Para comenzar los enfrentamientos de territorialidad, se retiró el refugio de los terrarios y se tomó una lagartija (intrusa) de su caja y se la colocó en el medio del

terrario de la otra lagartija (residente). El encuentro fue filmado, sin intervención del observador para no generar posibles despliegues antipredatorios (Cooper et al., 2004). Para realizar los enfrentamientos de agresión sexual, una vez que las lagartijas fueron traídas al laboratorio se alojaron en los terrarios en parejas macho-hembra y algunos machos sin hembras, bajo las condiciones antes mencionadas. Al iniciarse los enfrentamientos, la hembra fue retirada del terrario del macho residente. Al igual que en los primeros encuentros se filmó y posteriormente analicé todos los comportamientos realizados por ambos machos, el residente y el intruso.

Los enfrentamientos tuvieron una duración de 20 minutos (Trigoso-Venario et al., 2002, Kozykariski, 2010). Cuando observé persistentes ataques o desesperados intentos de escape, detuve los enfrentamientos para de esta forma evitar lesiones así como estrés excesivo de las lagartijas. Estudios previos han demostrado que las lagartijas son capaces de reconocer rivales anteriores (e.g., Trigoso-Venario et al., 2002), en consecuencia para evitar el efecto de la experiencia previa entre individuos, enfrenté los mismos individuos una sola vez y para disminuir los efectos del estrés, cada individuo participó en un enfrentamiento por día y no más de cuatro días consecutivos (López & Martín, 2002; Aragón et al., 2006). Además los enfrentamientos se realizaron entre pares de individuos asignados al azar y de similar tamaño ($LHC \pm 5$ mm y peso ± 0.5 g).

A lo largo de las cuatro temporadas colecté 92 ejemplares adultos de *Liolaemus xanthoviridis* que fueron transportados al laboratorio donde realicé 134 enfrentamientos. De los cuales, 54 fueron entre hembras y 80 entre machos. A su vez entre los enfrentamientos entre machos, 24 fueron bajo el recurso territorio y 56 bajo el recurso hembra.

En la tabla 16 se describen los comportamientos y los despliegues observados en los ensayos de laboratorio en machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis*. A partir de la tabla 16, sub-clasifiqué los despliegues en: i) comportamientos agresivos (comportamientos agresivos y de amenaza, advertencia) ii) evasivos y/o sumisos (comportamientos de escape y de sumisión o estrés) y iii) no agresivos (los comportamientos restantes, exploratorios, reconocimiento y alimentación).

Tabla 16: Descripción de los comportamientos y los despliegues observados en los ensayos de laboratorio en machos y hembras de *L. xanthoviridis*.

Tipo de Comportamiento	Despliegues asociados	Descripción del despliegue
Advertencia, amenaza	Cabeceos y <i>push-up</i>	Rápidos desplazamientos verticales de la cabeza y el tronco, mientras que los pies se mantienen inmóviles sobre el sustrato ⁹ .
	Postura de alerta	Cuerpo en alerta, cabeza erguida y patas extendidas
Evasivo o de escape	Movimientos fuera del oponente	Corridas y saltos para evitar al oponente.
	Posición erguida	Pararse en dos patas contra la pared del recinto ¹
	Rascar la pared del recinto	Rascar con las patas delanteras la pared del recinto en posición erguida ¹
	Enterrarse	Ingreso en la arena con movimientos laterales de la cabeza, las patas traseras se levantan ligeramente y las delanteras se colocan a lo largo del cuerpo. Una vez que el cuerpo está cubierto hasta la base de la cola, ésta se flexiona lateralmente con movimientos curvos ^{3,4} .
	Letisimulación	Medidas adoptadas por un individuo para transmitir la impresión de que está muerto ⁶ .
Agresivo	Arqueo de la espalda	La columna vertebral se dobla hacia arriba para formar un arco, con el punto más alto de la curva en el centro del torso ⁹ .
	Acercamiento hacia el oponente	Corrida o persecución del oponente
	Mordidas o intentos de mordidas	Auto explicativo
	Combate físico	Ambos individuos simultáneamente entrelazan mandíbulas mordiendo recíprocamente
Exploratorio, reconocimiento	Lengüeteo	Movimientos de la lengua hacia otro objeto o al sustrato ^{5,6} .
	Girar la cabeza	Auto explicativo ^{5,6} .
	Acercamiento hacia el oponente	Acercamiento lento y sin ningún despliegue agresivo hacia el oponente, donde se lo inspecciona.
	Pisoteo	Acercamiento indiferente y sin ningún despliegue agresivo hacia el oponente donde se lo pasa por encima o se posiciona sobre el oponente
Alimentación	Comer	El alimento se sujeta con la mandíbula y es consumido ⁶ .
Sumisión o estrés	Movimientos de la cola	Vibraciones y movimientos horizontales de la cola ^{2,7,8,10} .
	Aplanamiento dorsal	Aplanamiento dorso-ventral del cuerpo de tal manera que toda la superficie ventral esté en contacto con el sustrato ⁹ .
Neutral	No hay despliegue	No hay interacción entre los individuos ⁷

¹Aragón et al., 2005; ²Aragón et al., 2006; ³Halloy et. al., 1998; ⁴Kacoliris et al., 2009c; ⁵Labra, 2006; ⁶Langkilde et al., 2003; ⁷López & Martín, 2001; ⁸López & Martín, 2002a; ⁹Radder et al., 2006; ¹⁰Trigosso-Venarío et al., 2002.

3.2-Análisis de los datos

A partir de estos enfrentamientos, se calculó un índice de agresividad y uno de evasión para cada individuo siguiendo el método de Stapley (2006). Estos índices consisten en dividir el número de comportamientos agresivos (o de evasión/escape) de cada individuo por el número total de comportamientos realizados (comportamientos agresivos más comportamientos evasivos más comportamientos no agresivos).

Además para evaluar si la coloración dorsal del macho funciona como señal de advertencia para el macho intruso, analicé la relación entre la coloración dorsal del macho residente y los comportamientos agresivos y/o evasivos del intruso. Si hubiera una jerarquía por color en sinergia con el tamaño corporal, se podría pensar que en esta población de *L. xanthoviridis* existe un sistema del más dominante al menos dominante de la siguiente manera: amarillo-verdoso, amarillo, naranja-amarillento, marrón con líneas rojizas. Entonces cuando el residente sea de mayor jerarquía que el intruso, podrían darse encuentros pacíficos por el reconocimiento del color como señal de advertencia. Pero cuando el residente sea de menor jerarquía se podría predecir que los intrusos sean agresivos. Para realizar este análisis clasifiqué cada enfrentamiento de la siguiente manera: enfrentamientos de **igual jerarquía** (cuando macho residente e intruso presentaban la misma coloración dorsal), **menor Intruso** (cuando el macho intruso presentaba una jerarquía menor que el residente) y **mayor Intruso** (cuando el macho intruso presentaba una jerarquía mayor que el residente). Luego determiné cual había sido el resultado observado del enfrentamiento, **pacífico** (si el macho intruso no realizó ningún tipo de despliegue agresivo) y **agresivo** (si el macho intruso realizó despliegues agresivos). Finalmente determiné cual era el resultado esperado de cada enfrentamiento, pacífico (si el macho intruso era de menor jerarquía que el macho residente) o agresivo (si el macho intruso presentaba mayor jerarquía que el residente). En el caso donde ambos machos presentaban igual jerarquía el resultado esperado podía ser cualquiera de los dos.

3.3-Análisis estadístico

3.3-a. Índice de agresividad e índice de evasión

3.3-a.1) Residentes vs. Intrusos

Inicialmente estos índices los calculé para los individuos residentes e intrusos por separado. Luego de calcular estos índices por individuo, realicé análisis Kruskal-Wallis para analizar si había diferencias en el índice de agresividad y evasión entre los

residentes e intrusos bajo las tres condiciones de enfrentamientos: i-enfrentamientos macho-macho bajo el recurso territorio, ii- macho-macho recurso hembra y iii-enfrentamientos entre hembras.

3.3-a.2) Machos bajo el recurso territorio vs. machos bajo el recurso hembras

Comparé los índices de agresividad y evasión de los machos que se encontraban bajo diferentes recursos, utilizando análisis de la varianza o pruebas Kruskal-Wallis, es decir comparé el IA de los machos bajo el recurso territorio con los machos bajo el recurso hembras, ya que los machos expuestos a diferentes recursos pueden diferir en su agresividad.

3.3-a.3) Índice de agresividad e índice de evasión por individuo

Calculé nuevamente los índices, pero ahora uno por individuo independiente fuera residente, intruso o ambas; para de esta forma analizar si el índice de agresividad y evasión de cada ejemplar se asociaba con su tamaño corporal (LHC), coloración dorsal, melanismo ventral, fuerza de mordida máxima, velocidad máxima de carrera y en el caso de las hembras también con su índice de condición corporal. Estos análisis fueron separados por sexos. Para ello realicé Regresiones Lineales Simple, Regresiones de Kernel (no paramétrica) y pruebas Kruskal-Wallis.

3.3-a.4) Índice de agresividad en función del sexo

Comparé el índice de agresividad entre machos y hembras, utilizando análisis de la varianza y pruebas Kruskal-Wallis.

3.3-b. Coloración del macho como señal de advertencia

Para comparar si los resultados observados de los enfrentamientos en función de la jerarquía (por coloración dorsal) del macho fueron similares a los resultados esperados si la coloración funcionara como señal de advertencia, realicé una prueba Chi-cuadrado (observados vs. esperados).

Resultados

3.1-Descripción general de los enfrentamientos realizados

En los enfrentamientos entre machos, por el recurso territorio, de los 24 enfrentamientos realizados, sólo se registraron cuatro despliegues agresivos de machos residentes contra cero de los intrusos. Además los machos intrusos realizaron más del

doble de despliegues de evasión/escape y el doble de despliegues no agresivos que los machos residentes.

En los enfrentamientos macho-macho recurso hembras, los machos intrusos realizaron casi el triple de despliegues agresivos que los machos residentes en los 56 enfrentamientos de este tipo. Es importante destacar que de los 20 machos intrusos, cuatro realizaron el 96% de todos los comportamientos agresivos, mientras que, de los 20 machos residentes los despliegues agresivos se distribuyeron entre nueve machos. En dos enfrentamientos hubo ataques entre los dos machos. En el primer caso el macho intruso fue quien inició el ataque, sin embargo al final fue el macho residente quien persiguió al intruso, por lo tanto el residente fue quien ganó finalmente el enfrentamiento. El macho residente tenía coloración dorsal amarilla, 52.2% de melanismo ventral y un tamaño LHC de 98 mm, mientras que el macho intruso era de coloración amarillo verdosa, con un 68.5% de melanismo y una LHC de 93 mm. En el segundo enfrentamiento donde hubo ataques, nuevamente fue el macho intruso quien comenzó el ataque, mientras que el residente realizó solo despliegues de evasión. En este enfrentamiento fue el macho intruso el ganador. En cuanto a las características morfológicas el residente era de coloración dorsal amarilla, con un 47% de melanismo ventral y una LHC de 94 mm, mientras que el intruso tenía coloración amarillo verdosa, 60.7% de melanismo y una LHC de 95 mm.

En los enfrentamientos entre hembras paso algo similar que en el caso anterior, las hembras intrusas realizaron casi el triple de despliegues agresivos que las hembras residentes en los 54 enfrentamientos. De 33 hembras intrusas, dos mostraron el 60% de los comportamientos agresivos, mientras que de las 30 hembras residentes, los comportamientos agresivos estuvieron distribuidos entre 9 hembras. En un solo enfrentamiento observé ataques físicos, la hembra intrusa comenzó los ataques y hasta el final del enfrentamiento las dos hembras realizaron despliegues de amenaza. La hembra residente tenía una coloración dorsal marrón con líneas rojizas, con un 0.9% de melanismo ventral y una LHC de 69mm, mientras que la intrusa era de la misma coloración, pero con un 1.3% de melanismo y un LHC de 68mm.

3.2- Índice de agresividad e índice de evasión

3.2-a. Residentes vs. Intrusos

No encontré diferencias en el índice de agresividad y evasión entre residentes e intrusos en las distintas condiciones de enfrentamiento ($\chi^2_{[1]}$: 2.087, p: 0.149; $\chi^2_{[1]}$:

0.347, p:0.556, para el IA y IE entre machos bajo el recurso territorio; $F_{[1, 38]}:0.082$, p:0.776; $F_{[1, 38]}:0.177$, p:0.676 para el IA y el IE entre machos recurso hembras y $\chi^2_{[1]}:0.130$, p: 0.719; $F_{[1, 61]}:0.032$, p: 0.858 para el IA y el IE entre hembras).

3.2-b. Machos bajo el recurso territorio vs machos bajo el recurso hembra

Al analizar esto encontré diferencias en el índice de agresividad entre los machos en las diferentes condiciones ($\chi^2_{[1]}: 5.584$, p:0.018) siendo los machos bajo el recurso hembra los que presentaron los mayores IA. Pero no encontré diferencias en el índice de escape entre ambos machos ($F_{[1,52]}:0.6$, p:0.442).

3.2-c. Índice de agresividad e índice de evasión por individuo

Tanto en machos como en hembras los índices de agresividad y evasión no estuvieron asociados con ninguna de las variables morfológicas y de desempeño analizadas (Tabla 17).

3.2-d. Índice de agresividad en función del sexo.

No encontré diferencias en el índice de agresividad entre machos y hembras, ya sea cuando comparé el índice de agresividad de los machos bajo el recurso territorio y las hembras ($\chi^2_{[1]}: 3.584$, p:0.058), como cuando comparé el índice de agresividad de los machos bajo el recurso hembra ($F_{[1,73]}:0.982$, p:0.325).

3.3- Coloración del macho como señal de advertencia

De los 78 enfrentamiento realizados entre machos, 34 fueron entre individuos de la misma jerarquía (es decir con la misma coloración dorsal), en 24 el macho intruso fue de menor jerarquía que el residente y en 20 el intruso fue de mayor jerarquía que el residente. Encontré diferencias significativas entre el número de enfrentamientos pacíficos y agresivos observados y esperados ($\chi^2_{[1]}= 9.226$, p:0.002). El número de enfrentamientos pacíficos observados fue mayor que el esperado (38 vs. 24), mientras que los enfrentamientos agresivos fueron tres veces menos que los esperados (6 vs. 20).

Tabla 17: Asociación entre el índice de agresividad y evasión con variables morfológicas y de performance en *Liolaemus xanthoviridis*

Machos: recurso territorio						
	Índice Agresividad			Índice Evasión		
	Estadístico	GI	p	Estadístico	GI	p
Tamaño Corporal (LHC)	$F:0.154$	1,15	0.700	$F:0.492$	1,15	0.494
Melanismo ventral	$F:0.078$	1,15	0.785	$F:0.028$	1,15	0.869
Coloración dorsal	$\chi^2:1.120$	1	0.274	$\chi^2:2.912$	1	0.088
Fuerza de mordida máxima	Regresión de Kernel		0.241	Regresión de Kernel		0.090
Velocidad máxima de corrida	$F:9.479^{e-05}$	1,14	0.992	$F:0.653$	1,14	0.432
Machos: recurso hembras						
	Índice Agresividad			Índice Evasión		
	Estadístico	GI	p	Estadístico	GI	p
Tamaño Corporal (LHC)	$F:0.310$	1,35	0.581	$F:0.260$	1,35	0.613
Melanismo ventral	$F:0.314$	1,35	0.579	$F:0.587$	1,35	0.448
Coloración dorsal	$\chi^2:3.673$	2	0.299	$\chi^2:2.495$	2	0.476
Fuerza de mordida máxima	$F:1.8$	1,35	0.188	$F:0.019$	1,35	0.892
Velocidad máxima de corrida	$F:0.461$	1,35	0.502	$F:0.662$	1,35	0.421
Hembras						
	Índice Agresividad			Índice Evasión		
	Estadístico	GI	p	Estadístico	GI	p
Tamaño Corporal (LHC)	$F:2.187$	1,36	0.148	$F:0.145$	1,36	0.701
Melanismo ventral	$F:1.237$	1,36	0.274	$F:0.385$	1,36	0.539
Coloración dorsal	$\chi^2:1.606$	3	0.658	$\chi^2:4.521$	3	0.21
Fuerza de mordida máxima	$F:0.556$	1,21	0.463	$F:0.003$	1,21	0.959
Velocidad máxima de corrida	$F:3.042$	1,35	0.090	Regresión de Kernel		0.592
ICC	$F:0.309$	1,35	0.582	Regresión de Kernel		0.592

Discusión

Al analizar la estructura social de *Liolaemus xanthoviridis*, bajo distintos escenarios no encontré evidencias de comportamiento territorial en machos y hembras. No obstante, a lo largo de este estudio quedó expuesto que el comportamiento de los machos es diferente cuando cambia el recurso defendido.

En los enfrentamientos entre machos que estuvieron bajo el recurso territorio, el índice de agresividad y evasión no se diferenció entre residentes e intrusos, por lo que puedo considerar que en esta especie los machos no son necesariamente territoriales, como sí ha sido documentado en cinco especies del género que habitan en Chile *L. schroederi*, *L. nitidus*, *L. monticola*, *L. lemniscatus* y *L. fuscus* (Fox & Shipman, 2003) y en dos que habitan en Argentina, *L. alticolor* y *L. rothi* (Halloy, 1996; Kozykariski, 2010). Ya que las interacciones agresivas ocurrieron en muy pocas oportunidades (nunca se desencadenaron ataques físicos y los pocos despliegues agresivos observados

fueron posturas de alerta o *push up*) mientras que los comportamientos evasivos, ocurrieron en gran número en ambos tipos de machos.

Cuando analicé los enfrentamientos entre machos bajo el recurso "hembras", si bien los residentes realizaron menos comportamientos agresivos que los intrusos, en dos combates ocurrieron intensos ataques físicos y en ambos casos tanto residente como intrusos tomaron una postura de ataque muy particular comprimiendo su cuerpo lateralmente. Varios autores han documentado que muchas especies de lagartijas se comunican durante los encuentros agonísticos con despliegues laterales que involucran el estiramiento y la compresión lateral del cuerpo (Carpenter & Ferguson, 1977; Carpenter, 1978; Brandt, 2003). El despliegue en sí mismo presumiblemente señala el tamaño corporal del rival. Mientras los competidores se extienden y aumentan su tamaño corporal aparente, no pueden engañar acerca de su verdadero tamaño corporal con despliegues laterales porque los individuos más grandes seguirán apareciendo individuos relativamente más grandes y los más pequeños seguirán apareciendo relativamente más pequeños (Zahavi, 1981; Wagner, 1992). Sin embargo, la duración del despliegue lateral y la velocidad a la que se llevan a cabo puede señalar algún aspecto de la calidad que no sea el tamaño corporal del oponente, como la capacidad de lucha, resistencia, o la motivación para atacar (Zahavi & Zahavi, 1997). Zahavi y Zahavi (1997) predijeron que el uso de despliegues laterales probablemente indica al oponente la motivación del rival para atacar. Lo cual coincide con lo registrado en *L. xanthoviridis*, donde el macho que adoptaba primero esta postura fue el que inició el ataque.

En esta especie, no encontré que los residentes presentaran una ventaja (por ser los dueños del territorio) sobre los intrusos por el recurso "hembras" ya que al analizar los índices de agresividad y evasión no encontré diferencias en función del estatus del macho, no obstante si encontré que los machos que se encontraba bajo el recurso "hembras" presentaron índices de agresividad mayores que los machos que se encontraban bajo el recurso "territorio", lo cual soporta la idea que ha sido registrada en diversos estudios en reptiles que el valor de los recursos dentro de un territorio es la variable más importante en el comportamiento de pelea, porque afecta los beneficios que espera ganar el vencedor (Leimar & Enquist, 1984; Enquist & Leimar, 1987), por ende, la presencia de hembras en el territorio incrementa el valor de ese territorio para el macho, incrementando sus esfuerzos de pelea (Enquist & Leimar, 1987; Olsson, 1993a; Cooper & Vitt, 1997; López & Martín, 2002).

En varias especies de reptiles se ha observado que los machos no defienden un territorio sino que defienden a una hembra, esto se conoce como comportamiento de custodia (Olsson, 1993a; Olsson et al., 1996; Cooper & Vitt, 1997; Bull & Pamula, 1998; Cuadrado, 1998; Martín & López, 1999). En un comportamiento de custodia típico, el macho persigue a la hembra a muy corta distancia. El macho no defiende un territorio sino un área exclusiva alrededor de la hembra y por tanto, varía en el espacio y en el tiempo, de acuerdo con la posición que ocupe ésta en cada momento. En *L. xanthoviridis*, podría estar ocurriendo esto, ya que en general en el campo las únicas interacciones que detecté fueron entre machos y hembras y no entre individuos del mismo sexo. Las interacciones observadas fueron cópula, asoleo en pareja y cabeceos, que además de ser un comportamiento de advertencia, también ha sido sugerido que transmiten información sobre la identidad (Carpenter, 1978; Martins, 1993), edad (Lover & Jenssen, 2003) y sexo del individuo (Jenssen et al., 2000; Macedonia & Clark, 2003), así como también pueden intervenir durante el comportamiento de cortejo (Carpenter, 1978). Las parejas observadas permanecían juntas (en el área de acción de la hembra) un par de semanas (entre dos y cuatro) y luego el macho era observado con otra hembra en las cercanías. Posiblemente los machos custodian a las hembras un tiempo después de la cópula, mientras todavía sean receptivas, para evitar que otro macho copule con ellas y ponga en riesgo la fertilización de huevos, este tipo de comportamiento se denomina vigilancia de la pareja post-copulatorio y está filogenéticamente extendido entre los animales (e.g., Parker, 1970; Convey, 1989; Sakaluk, 1991; Birkhead & Møller, 1992; Ginsberg & Huck, 1989) y particularmente en reptiles (Olsson, 1993a; b). Este tipo de comportamiento es costoso para el macho ya que pierde oportunidades de apareamiento con otras hembras a coste de asegurarse la paternidad de toda la descendencia de la hembra con la que ya copuló. No obstante dado que no hay datos del ciclo reproductivo de esta especie, es difícil asegurar que este comportamiento de los machos esté asociado al ciclo reproductivo de las hembras, por ejemplo hasta el fin de la receptividad. Futuros estudios de ciclo reproductivo de las hembras de *L. xanthoviridis* podrán clarificar este tema.

El bajo número de despliegues agresivos que se identificaron en los enfrentamientos de laboratorio, ya sea por parte de los machos residentes como de los intrusos, podría indicar que los machos evitan las interacciones agresivas evitando encontrarse en el espacio a nivel temporal (ocupando grandes áreas), es decir los machos podría ser mutuamente excluyentes (evitarían encontrarse en un mismo lugar y tiempo), lo cual

explicaría la falta de observación de interacciones entre machos en el área de estudio (grilla) y el gran número de comportamiento evasivos por ambos machos durante los enfrentamientos en el laboratorio.

A diferencia de lo reportado para la lagartija neártica, *Uta stansburiana*, en esta especie no encontré que los atributos de desempeño y morfológicos como coloración dorsal y melanismo ventral estuvieran asociados a los índices de agresividad y evasión de los individuos. Es decir, la agresividad de los individuos fue independiente de la coloración y el grado de melanismo que presentaron. Además cuando analicé los enfrentamiento en función de la jerarquía del macho (por su coloración dorsal), el resultado de los enfrentamientos (pacífico o agresivo) fue independiente de la jerarquía del residente e intruso, por lo que la coloración dorsal de los machos de *L. xanthoviridis* no funcionaría como señal de advertencia hacia otros machos para evitar encuentros agonísticos. Sacchi et al. (2009), encontraron resultados similares en la lagartija roquera (*Podarcis muralis*) donde los resultados de los combates entre machos y sus comportamientos agresivos no fueron predichos por la coloración ventral y de la garganta de las lagartijas, pero si por el estatus de residencia y tamaño corporal.

Sin embargo, como se mencionó en los capítulos anteriores, los resultados de coloración en base a la percepción humana pueden ser muy diferentes de la percepción de una lagartija que sea capaz de percibir la radiación UV. Las señales UV podría ser usadas durante los combates entre machos y por ende ser buenos predictores de los comportamientos agresivos, así como de los resultados de un enfrentamiento (Kemp & Wiklund 2004). En el cordílido *Platysaurus broadleyi* se ha sugerido que la variación en la reflectancia en el UV podría proporcionar información acerca de su habilidad para el combate (Stapley y Whiting, 2006; Whiting et al., 2006), sin embargo, no se conocen los mecanismos que garantizarían la honestidad de las señales en el UV en lagartijas. Es posible que dichos mecanismos estén relacionados, como en aves, con los costos de producción y mantenimiento de las nanoestructuras responsables de la producción de los colores estructurales. Por lo tanto, en *L. xanthoviridis* no se puede descartar a la coloración, como parte del sistema de comunicación durante el establecimiento del estatus social del individuo, ya que sería necesario analizar la coloración desde el espectro UV, si se comprueba que esta especie tiene la capacidad de percibir este tipo de coloración. No obstante, otro tipo de señales, como las químicas (que no fueron registradas en esta tesis), podrían estar involucradas en la evasión de interacciones agonísticas entre machos siendo utilizadas por ejemplo para demarcar los territorios, lo

cual ha sido registrado en otras especies de reptiles (e.g., Simon 1983; Alberts, 1989; Mason, 1992).

En los enfrentamientos entre hembras de *L. xanthoviridis*, paso algo similar que en el caso de los machos, las hembras residentes e intrusas no presentaron diferencias en los índices de agresividad y evasión. En general durante la totalidad de los enfrentamientos fue muy bajo en número de despliegues agresivos por parte de ambos tipo de hembras. Cuando analicé el uso del espacio de las hembras encontré una alta fidelidad de sitio y que sus áreas de acción se solaparon en muy bajo porcentaje, lo cual podría indicar territorialidad. Dado los bajo niveles de agresividad y despliegues en general creo al igual que los machos, las hembras evitan interacciones agonísticas al presentar una distribución mutuamente excluyente.

Con respecto a las características de desempeño, si bien en algunos reptiles se ha encontrado una relación entre la velocidad de carrera y la dominancia social (Garland et al., 1990; Robson & Miles 2000; Perry et al., 2004), es una relación poco clara, que en *L. xanthoviridis* no ocurrió. La fuerza máxima de mordida, en cambio, es una medida de desempeño que interviene directamente en las interacciones agonísticas y es más probable que sea un buen predictor de la dominancia social en lagartijas (Lailvaux et al., 2004; Huyghe et al., 2005; Husak et al., 2006), no obstante, nuevamente en esta especie no encontré tal relación. Dado que esta especie no mostró altos niveles de agresividad y los ataques físicos fueron prácticamente nulos (de los 135 enfrentamientos que realicé, sólo en 3 ocurrieron ataques físicos), la fuerza de mordida, podría no representar una ventaja a nivel reproductivo durante las interacciones agonísticas.

Finalmente no encontré diferencias en el índice de agresividad entre machos y hembras, ya que ambos sexos presentaron bajos niveles de agresión. Futuros estudios que determinen los ciclos reproductivos de machos y hembras, que evalúen otras formas de comunicación en reptiles (e.g., química) y que analicen la coloración desde otra perspectiva (e.g., radiación UV) son necesarios para poder evaluar si la organización social varía en función de la época reproductiva, como ha sido documentado en diversos estudios (e.g., Stamps & Krishnan, 1997; Schutz et al., 2007), si la coloración cumple un rol en las estrategias reproductivas y si otras formas de comunicación son más importantes en esta especie.

Apéndice 3

Apéndice 3.1: Validación de los supuestos de las pruebas estadísticas realizadas.

AV: Análisis de la Varianza

RLS: Regresión Lineal Simple

Mel: Proporción de melanismo ventral

Análisis	Normalidad		Homogeneidad de varianzas	
	Estadístico	p	Estadístico	p
AV: IA- Residente-Intruso-Machos (recurso hembras).	W:0.725	2.549 ^{e-07}	F: 2.565	0.118
AV: IE- Residente-Intruso-Machos (recurso hembras).	W:0.899	0.002	F: 0.315	0.578
AV: IE-Residente-Intruso-Hembras.	W: 0.871	8.878 ^{e-06}	F: 0.217	0.643
AV: IE-Machos recurso Hembras vs. Machos recurso territorio.	W:0.903	0.0004	F: 0.429	0.515
RLS:IA-LHC-Machos (recurso territorio).	W: 0.488	1.018e-06	F: 0.873	0.365
RLS:IE-LHC-Machos (recurso territorio).	W: 0.884	0.037	F: 0.001	0.973
RLS:IA-Mel-Machos (recurso territorio).	W: 0.456	5.58 ^{e-07}	F: 0.466	0.505
RLS:IE-Mel-Machos (recurso territorio).	W: 0.822	0.004	F: 0.009	0.925
RLS:IA-Velmax-Machos (recurso territorio).	W: 0.407	3.968 ^{e-07}	F: 0.020	0.890
RLS:IE-VelMax-Machos (recurso territorio).	W: 0.909	0.111	F: 2.738	0.120
RLS:IA-LHC-Machos (recurso hembras).	W: 0.785	6.483 ^{e-06}	F: 0.519	0.476
RLS:IE-LHC-Machos (recurso hembras).	W: 0.905	0.004	F: 0.674	0.417
RLS:IA-Mel-Machos (recurso hembras).	W: 0.783	6.131 ^{e-06}	F: 0.419	0.522
RLS:IE-Mel-Machos (recurso hembras).	W: 0.926	0.01728	F: 1.511	0.227
RLS:IA-FuerMax-Machos (recurso hembras).	W: 0.803	1.506 ^{e-05}	F: 0.099	0.755
RLS:IE-FuerMax-Machos (recurso hembras).	W: 0.890	0.002	F: 3.254	0.080
RLS:IA-Velmax-Machos (recurso hembras).	W: 0.796	1.091 ^{e-05}	F: 2.880	0.099
RLS:IE-VelMax-Machos (recurso hembras).	W: 0.924	0.015	F: 1.340	0.255
RLS:IA-LHC-Machos-Hembras.	W: 0.748	1.066 ^{e-06}	F: 1.782	0.190
RLS:IE-LHC-Hembras.	W: 0.920	0.010	F: 0.214	0.646
RLS:IA-Mel-Hembras.	W: 0.738	7.17 ^{6e-07}	F: 4.068	0.051
RLS:IE-Mel-Hembras.	W: 0.915	0.007	F: 0.908	0.347
RLS:IA-FuerMax-Hembras.	W: 0.592	7.283 ^{e-07}	F: 1.797	0.194
RLS:IE-FuerMax-Hembras.	W: 0.914	0.04921	F: 3.066	0.095
RLS:IA-Velmax-Hembras.	W: 0.784	6.173 ^{e-06}	F: 3.817	0.059
RLS:IA-ICC-Hembras.	W: 0.663	4.406 ^{e-08}	F: 0.368	0.548
AV: IA-Machos recurso Hembras vs. Hembras.	W: 0.746	4.42 ^{e-10}	F: 2.243	0.139

CAPÍTULO IV:

USO DE MICROHÁBITAT



Introducción

El uso del hábitat y el microhábitat puede influenciar varios aspectos de la vida de los organismos, como la fisiología (Huey, 1991), la dinámica poblacional (Holt, 1987; Pulliam & Danielson, 1991) y procesos a nivel de comunidad (Morris, 1988; Rosenzweig, 1991). Su conocimiento además, provee información de la historia natural y de las presiones de selección a las cuales podría estar sometido un individuo (Stark et al., 2005).

En lagartijas, la selección de hábitat depende de las características estructurales del ambiente (Heatwole, 1977; Martin & López, 1998; Vitt et al., 2007) y particularmente la estructura de la vegetación es uno de los principales factores que determinan el uso de microhábitat (Huey et al., 1983; Dias & Rocha, 2004). Dado que la vegetación está en íntima relación con las condiciones del microclima, la disponibilidad de refugio, pareja y alimentación (Rocha, 1991; 1995; Converse & Savidge, 2003; Attum & Eason, 2006). De las variables que componen al microclima de un microhábitat, la temperatura es la de mayor importancia en la ecología de los reptiles, ya que la termorregulación influencia y restringe el uso del microhábitat (Huey et al., 1991). Las limitaciones del microhábitat termal surgen porque la temperatura corporal de un ectotermo es una función compleja de su ambiente biofísico (Gates, 1980). Por lo tanto las lagartijas que termorregulan están obligadas, cuando están activas, a ocupar específicos microclimas térmicos para alimentarse, defender territorios, adquirir pareja y evitar predadores (Melville & Schulte II, 2001). Y es por ello, que el uso de microhábitat en reptiles, refleja un solapamiento entre los microhábitat termalmente apropiados y aquellos microhábitat que son apropiados para su morfología y comportamiento (Adolph, 1990). Muchas especies de lagartijas tienen rangos finos de temperaturas de preferencia (Bennett, 1980; Huey, 1982), así como también tienen distintas preferencias de sustratos, altura de percha, densidad de vegetación u otros aspectos de estructura de hábitat (Ruibal, 1961; Rand, 1964; Schoener & Gorman, 1968; Schoener & Schoener, 1971 *a, b*; Kiestler et al., 1975; Schoener, 1977; Moermond, 1979; Jaksic et al., 1980). Estos aspectos de preferencias espaciales y fisiológicas son importantes para la ecología de una comunidad porque determinan el nicho usado por las lagartijas, así como también podrían limitar los escenarios de las interacciones interespecíficas (Adolph, 1990).

El uso del microhábitat también puede estar relacionado a la edad y el sexo de los individuos cuando los sexos desempeñan papeles ecológicamente diferenciados (Butler et al., 2007). El contexto ambiental puede ser importante para determinar el grado en que los machos y las hembras pueden divergir en el uso del microhábitat (Selander, 1972; Hendry et al., 2006). Por ejemplo, la calidad de los alimentos y dispersión pueden determinar si los sistemas de apareamiento territoriales son viables energéticamente y, en particular, qué grado de poliginia es posible (Jarman, 1974). Alternativamente machos y hembras podrían evolucionar adaptaciones independientes para utilizar mejor las regiones no superpuestas del espectro de recursos disponibles (Schoener, 1967; Shine, 1989; Temeles et al., 2000).

Como mencioné en los capítulos anteriores, en muchas especies de vertebrados como en lagartijas dentro de una población (e.g., Irschick & Lailvaux, 2006; Sinervo & Libely, 1996) y en un mismo sexo coexisten distintas formas morfológicas y/o comportamentales, morfos (por ejemplo de coloración), que en muchos estudios se los ha asociado con estrategias alternativas de apareamiento. Sin embargo otra hipótesis que se ha propuesto para explicar la coexistencia de dos o más morfos dentro de una población es la heterogeneidad espacial en las presiones de selección (Roulin, 2004). Los morfos pueden ser considerados productos alternativos de selección disruptiva, cada uno especializado en la explotación de diferentes nichos (Huyghe et al., 2007). Los morfos en muchas especies de vertebrados difieren de su nicho trófico o uso de microhábitat (Skúlason & Smith, 1995).

En el género *Liolaemus*, como manifesté en los capítulos anteriores, son muy pocos los trabajos que analizan y estudian aspectos de la historia de vida, entre ellos el uso de microhábitat. Dentro de las pocas especies del género que existen estudios de este tipo se encuentran *L. multimaculatus* (Kacoliris et al., 2009a; Kacoliris et al., 2011), *L. lutzae* (Rocha, 1991) y *L. occipitalis* (Clóvis & Verrastro, 2008), las dos primeras especies arenícolas y costeras como lo es *L. xanthoviridis*, con la diferencia que ninguna de esas especies presentan polimorfismos de coloración, factor que podría influenciar el uso del microhábitat. Es interesante abordar este aspecto y evaluar si la presencia de morfos en esta especie está asociada con atributos de uso del microhábitat más que con aspectos reproductivos. Por este motivo el objetivo de este capítulo es: caracterizar el microhábitat utilizado por *L. xanthoviridis* explorando su relación con el sexo y los patrones de coloración. Se predice que los morfos de color en machos y hembras utilizarán los mismo microhábitats.

Materiales y Métodos

4.1-Trabajo de campo

Durante las salidas al campo registré el microhábitat ocupado por cada lagartija avistada e identificada. Cada vez que un lagarto *Liolaemus xanthoviridis* fue observado registré: temperatura ambiente (utilizando una mini estación meteorológica Kestrel 3000, Nielsen-Kellerman Co), sexo, tipo de sustrato en el que se encontraba (arbusto, arena, u ocasionalmente una roca pequeña), actividad que estaba realizando (asoleo, activo (por ejemplo corriendo) y otra (ejemplo alimentación)), distancia a planta más cercana, porcentaje de cobertura vegetal total y específica (porcentaje de *Atriplex lampa* "zampa", *Lycium chilense* "yaoyín", *Ephedra orchreata* "efedra", *Grindelia chilensis* "botón de oro", *Stipa o Sporobolus* "coirón", *Junellia alatocarpa* "junellia", *Chuquiraga erinacea var. hystrix* y *C. avellanadae* "chuquiraga", *Senecio filaginoides* "senecio" y otras especies menores) y porcentaje de suelo desnudo, para ello demarqué un cuadrante imaginario de 1 m² centrado sobre el sitio donde se encontraba inicialmente la lagartija (Kacoliris et al., 2009). Cuando la captura del individuo no superó los 30 segundos, registré la temperatura del sustrato y del aire (a 2 cm por encima del sustrato) del lugar en donde el individuo fue observado por primera vez, utilizando una termocupla tipo K conectada a un termómetro digital Digi Sense, para de esta forma caracterizar el microhábitat térmico utilizado por estas lagartijas.

Además de análisis estadísticos (que se detallan a continuación), realicé una descripción general del microhábitat ocupado por *Liolaemus xanthoviridis*.

4.2-Análisis estadísticos

4-2.a) Uso del microhábitat espacial

La cobertura vegetal total y el porcentaje de suelo desnudo son dos variables que están altamente correlacionadas por lo que realicé un Análisis Multivariado de la Varianza factorial (para incluir la interacción de los factores) para analizar si el microhábitat de los individuos con diferente sexo y coloración dorsal se diferenciaba en el porcentaje de cobertura vegetal total y suelo desnudo. Además realicé un Análisis de la Varianza para analizar si la distancia al refugio más cercano de cada lagartija se diferenciaba en función del sexo y la coloración dorsal. Luego utilicé una Regresiones Múltiple para evaluar si los microhábitat ocupados por individuos con diferente proporción de melanismo ventral presentaban diferente porcentaje de cobertura vegetal

y suelo desnudo y una Regresión Lineal Simple para analizar melanismo y distancia a refugio más cercano. Cuando los supuestos no se cumplieron se realizaron análisis no paramétricos.

Dado que las variables de coberturas de vegetación específica no estuvieron altamente correlacionadas entre sí realicé Análisis de la Varianza con cada una de las variables de cobertura vegetal específica en función del sexo (cuando los supuestos del modelo no se cumplieron incluso después de transformar las variables, se utilizaron pruebas no paramétricas).

Estructura del modelo:

Variable explicatoria → sexo

Variables respuesta → % de cobertura *Atriplex lampa*,
% *Lycium chilense*
% *Ephedra orchreata*
% *Grindelia chiloensis*
% *Stipa* o *Sporobolus*
% *Junellia alatocarpa*
% *Chuquiraga sp.*,
% *Senecio filaginoides*
% otras especies menores

Para analizar estas mismas variables pero en función de la coloración dorsal de los individuos, decidí realizar los análisis con los sexos por separado si encontraba diferencias en la cobertura de especies vegetales en los microhábitat ocupados por los diferentes sexos.

Finalmente analicé si las lagartijas con diferente proporción de melanismo ventral ocupan diferentes microhábitat en función de la cobertura vegetal específica, éstos análisis también los realicé separado por sexos, utilizando Regresiones Múltiples, para de esta forma incluir todas las variables de cobertura específicas en el mismo modelo (variables dependientes: coberturas específicas, variable explicativa: proporción de melanismo ventral).

4-2.b) *Uso del microhábitat en función de variables térmicas*

Como las variables de temperatura del microhábitat (temperatura ambiente, temperatura del aire y temperatura del sustrato) estuvieron correlacionadas entre si realicé un Análisis Multivariado de Varianza factorial para analizar si el microhábitat termal en el cual se encontraba cada lagartija estaba asociada con su sexo y la coloración dorsal que presentaba, y utilicé la Regresión Lineal Múltiple, para analizar si

los individuos con diferente proporción de melanismo ventral ocupaban diferentes microhábitat térmicos, éste análisis se hizo con los sexos separados ya que en el Cap.1 ya se había probado que machos y hembras presentan diferente proporción de melanismo ventral.

Resultados

4.1- Descripción general del microhábitat ocupado por *Liolaemus xanthoviridis*.

De todos los microhábitat ocupados por lagartijas el 94.6% presentaban algo de cobertura vegetal, solo en el 5.4% encontramos lagartijas en hábitats sin cobertura, es decir 100% suelo desnudo, en este caso arena (Figura 23). Es importante destacar que esto ocurrió cuando la lagartija se encontraba activa, es decir corriendo. En promedio, el microhábitat de *Liolaemus xanthoviridis*, presentó un 67.9% de cobertura vegetal, compuesta por 11 especies de plantas y un 32% de suelo desnudo. La mayor riqueza en un microhábitat fue de 4 especies vegetales (en el 1% de los registros), mientras que, en el 43.2% estuvieron conformados por una especie y en el 40.3% por dos especies de plantas asociadas. El 55.5% y casi el 42% de todos los microhábitat presentaron *Atriplex lampa* y *Lycium chilense* respectivamente (Figura 23). *Atriplex lampa*, es un subarbusto de hasta 1.50 m de alto, densamente ramoso, de abundante cantidad de hojas semicarnosas, que les propicia a las lagartijas un excelente refugio, ya que cuando ingresan al arbusto es muy difícil poder capturarlas y dada su frondosidad tampoco suelen poder avistarse. *Lycium chilense*, es un arbusto de tamaño variable pero puede alcanzar los 2 m de altura, aunque en la zona de estudio no supera el 1.50 m. Es un arbusto enmarañado ramoso, más o menos espinoso, florece en primavera, y en octubre, ya se encuentran arbustos con flores y fruto, el fruto es una baya carnosa anaranjada-roja que es un alimento importante en la dieta de estas lagartijas, por lo que esta especie vegetal no solo le provee refugio sino también alimento. *Grindelia chilensis* estuvo presente casi en el 30% de los microhábitat, esta especie es un subarbusto de hasta 1 m, con numerosos tallos ascendente y hojosos en la base, muy resinosa de flores grande y doradas. Esta planta es buena colonizadora y abunda en áreas perturbadas. En la grilla era abundante en zonas de suelo desnudo, donde no había otros arbustos (Figura 24), y en general en estas zonas se observaron lagartijas activas que utilizaban a la *Grindelia* como refugio transitorio mientras recorrían el área, por ejemplo, en búsqueda de

alimento. El resto de las especies arbustivas y herbáceas fueron registradas en menos del 15% de los microhábitat y asociadas a las especies más abundantes. En general *L. xanthoviridis* se asoleaba sobre la arena en el borde de un arbusto sin estar muy expuesto, y al primer indicio de amenaza se refugiaba rápidamente dentro del arbusto (Figura 25).

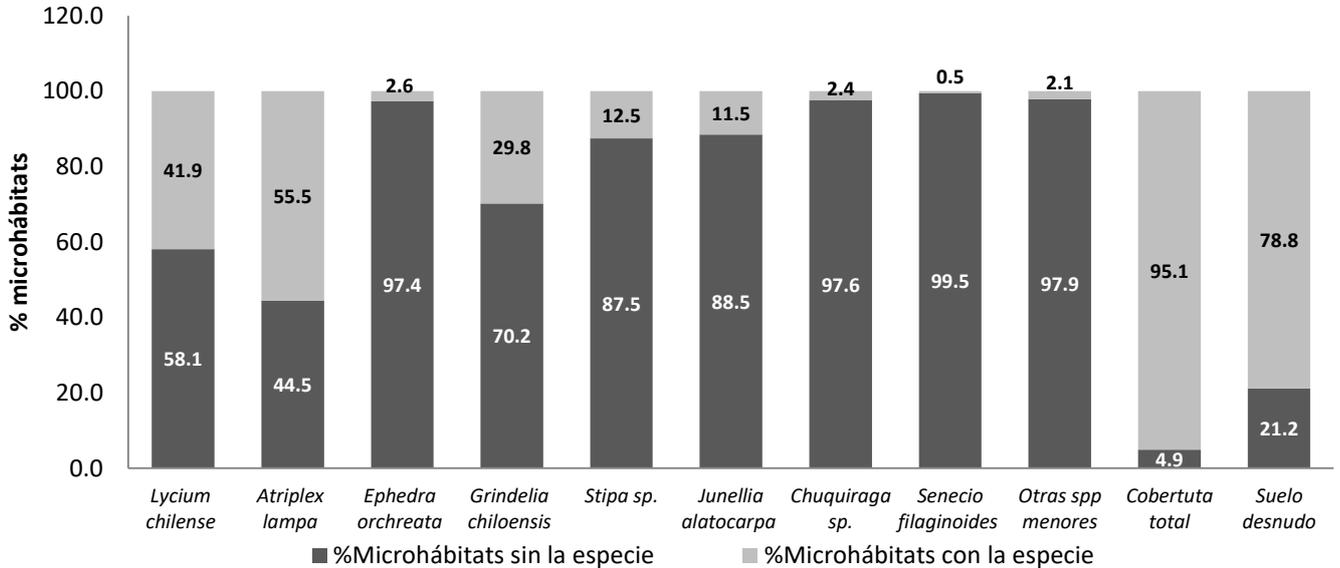


Figura 23: Porcentaje de microhábitats ocupados por *Liolaemus xanthoviridis* con los diferentes tipo de cobertura vegetal.



Figura 24: Grilla de estudio en Bahía Isla Escondida, Rawson, Chubut. Zona de la grilla con abundante *Grindelia chiloensis*.



Figura 25: Grilla de estudio en Bahía Isla Escondida, Rawson, Chubut. Macho y hembra de *Liolaemus xanthoviridis* asoleándose en la arena.

4.2- Uso del microhábitat espacial.

El microhábitat ocupado por individuos de diferente sexo y coloración dorsal no presentó diferencias en el porcentaje cobertura vegetal total y suelo desnudo (Análisis Multivariado de la Varianza factorial, $F_{[3,594]}$: 1.157, p: 0.327 para la interacción sexo y coloración dorsal, $F_{[1,594]}$: 0.500, p: 0.607 para el sexo y $F_{[3,594]}$: 1.204, p: 0.301). Al evaluar las variables por separado tampoco detecté diferencias (Apéndice 4.1). Tampoco registré diferencias en la distancia al refugio más cercano ($\chi^2_{[1]}$: 0.887, p: 0.346) entre los sexos y en función de la coloración dorsal ($\chi^2_{[3]}$: 5.928, p: 0.115). No encontré relación entre el porcentaje de cobertura vegetal y suelo desnudo de los microhábitats con el melanismo ventral de los individuos ($F_{[2,293]}$: 2.143, p: 0.119 para las hembras, $F_{[2,308]}$: 0.078, p: 0.925 para los machos) y distancia a refugio más cercano y melanismo ventral (Regresión no paramétrica: 201885153, p: 0.456, para las hembras y Regresión no paramétrica: 21.944, p: 0.211, para los machos).

En cuanto a la cobertura vegetal específico, los microhábitats utilizados por machos y hembras sólo se diferenciaron en el porcentaje de *Grindelia chilensis* y de otras especies menores ($\chi^2_{[1]}$: 4.851, p: 0.028 para *Grindelia chilensis* y $\chi^2_{[1]}$: 3.912, p: 0.048

para otras especies menores), siendo las hembras las que ocuparon microhábitat con mayores porcentajes de *Grindelia chilensis* y otras especies menores (Tabla 18).

Tabla 18: Caracterización del microhábitat ocupado por hembras y machos en función de la cobertura de vegetal y suelo desnudo (porcentaje, \bar{X} : media, E.E: error estándar) y resultados de los modelos lineales de efectos fijos (Análisis de la Varianza y Kruskal-Wallis).

	Hembras	Machos	Gl	Estadístico	p
	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$			
<i>Lycium chilense</i>	15.1 ± 1.0	18.7 ± 1.1	1,589	F: 2.776	0.096
<i>Atriplex lampa</i>	26.9 ± 1.2	31.0 ± 1.3	1,589	F: 1.822	0.178
<i>Ephedra orchreata</i>	1.8 ± 0.5	1.4 ± 0.4	1,589	F: 0.078	0.78
<i>Grindelia chilensis</i>	10.1 ± 0.8	7.1 ± 0.6	1,589	χ^2 : 4.851	0.028
<i>Stipa sp.</i>	2.2 ± 0.3	1.8 ± 0.2	1,589	F: 0.562	0.454
<i>Junellia alatocarpa</i>	7.5 ± 0.9	4.8 ± 0.6	1,589	χ^2 : 0.078	0.779
<i>Chuquiraga sp.</i>	1.7 ± 0.4	1.5 ± 0.4	1,589	F: 0.168	0.682
<i>Senecio filaginoides</i>	0.2 ± 0.1	0.0 ± 0.0	1,589	χ^2 : 0.340	0.559
Otras spp menores	2.0 ± 0.5	0.3 ± 0.1	1,589	χ^2 : 3.912	0.048
Cobertura Total	67.5 ± 1.1	66.6 ± 1.1	1,589	F: 0.128	0.721
Suelo Desnudo	32.5 ± 1.1	33.3 ± 1.1	1,589	F: :0.53	0.585

Al evaluar el microhábitat (en función de la cobertura específica) utilizado por las hembras de distinta coloración dorsal, encontré que los microhábitats se diferenciaban sólo en dos especie, en el porcentaje de *Ephedra orchreata* y *Chuquiraga sp.* ($\chi^2_{[3]}:30.851$, $p < 0.001$ para el porcentaje de *Ephedra orchreata* y $\chi^2_{[3]}:35.246$, $p < 0.001$ para el porcentaje de *Chuquiraga sp.*). El test a posteriori reveló que las hembras con coloración "marrón con líneas rojizas" ocuparon microhábitats con mayores porcentajes de *Ephedra orchreata* que el resto de las hembras. Finalmente las hembras "amarillo-verdosas" ocuparon microhábitats con mayores porcentajes de *Chuquiraga sp.* que el resto de las hembras (Tabla 19).

En el caso de los machos con distinta coloración dorsal no encontré diferencias en el porcentaje de cobertura vegetal específica de los microhábitat que ocuparon (Tabla 19).

Con respecto al melanismo ventral de los individuos, en las hembras, encontré que el porcentaje de *Lycium chilense*, *Grindelia chilensis* y otras especies menores estaban relacionados positivamente con el melanismo ventral de las lagartijas, y el porcentaje de *Chuquiraga sp.* negativamente. Es decir las hembras con mayores porcentajes de melanismo ventral ocuparon microhábitat con mayor cobertura de *Lycium chilense*, *Grindelia chilensis* y otras especies menores y con menor porcentaje de *Chuquiraga sp.* Si bien el modelo general fue significativo ($F_{[1,257]}:7.132$, $p < 0.001$, $R^2: 0.086$) al igual que cada variable dentro del modelo, el R^2 fue del 9%.

En el caso de los machos solamente encontré una relación negativa entre el porcentaje de *Grindelia chilensis* del microhábitat con el melanismo ventral que presentaron (Regresión de Kernel: 14.608, $p < 0.001$, $R^2: 0.05$), sin embargo el R^2 fue del 5%.

Tabla 19: Caracterización del microhábitat ocupado por hembras y machos en función de su coloración dorsal y de la cobertura vegetal específica (porcentaje \bar{X} : media, E.E: error estándar) y resultados de los modelos lineales de efectos fijos (análisis de la Varianza y Kruskal-Wallis).

Sexo		Hembras						
Col. Dorsal	Amarillo	Amarillo-verdoso	Marrón con líneas rojizas	Naranja-amarillento				
Cobertura específica	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	Gl	Estadístico	p	
<i>Lycium chilense</i>	18.1 ± 1.7	20.9 ± 1.6	13.5 ± 1.1	11.3 ± 1.1	3	$\chi^2: 4.028$	0.259	
<i>Atriplex lampa</i>	24.7 ± 1.9	20.0 ± 1.6	34.2 ± 1.7	27.7 ± 1.7	3	$F: 1.323$	0.267	
<i>Ephedra orchreata</i>	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	11.1 ± 1.5	0.9 ± 0.5	3	$\chi^2: 30.851$	9.136 ^{e-07}	
<i>Grindelia chilensis</i>	11.8 ± 1.2	7.2 ± 0.8	3.9 ± 0.7	10.7 ± 1.1	3	$\chi^2: 6.546$	0.088	
<i>Stipa sp.</i>	1.9 ± 0.4	0.6 ± 0.1	1.3 ± 0.3	3.1 ± 0.5	3	0.755	0.520	
<i>Junellia alatocarpa</i>	11.0 ± 1.5	2.8 ± 0.6	2.4 ± 0.5	5.7 ± 1.1	3	$\chi^2: 3.292$	0.349	
<i>Chuquiraga sp.</i>	1.3 ± 0.6	8.8 ± 0.9	1.1 ± 0.4	1.4 ± 0.6	3	$\chi^2: 35.246$	1.081 ^{e-07}	
<i>Senecio filaginoides</i>	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.5 ± 0.3	3	$\chi^2: 3.327$	0.344	
Otras spp menores	2.9 ± 0.8	3.1 ± 0.7	0.7 ± 0.3	1.3 ± 0.6	3	$\chi^2: 2.971$	0.396	
Machos								
	Amarillo	Amarillo-verdoso	Marrón con líneas rojizas	Naranja-amarillento				
	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	$\bar{X} \pm E.E$	Gl	Estadístico	p	
<i>Lycium chilense</i>	20.0 ± 1.7	19.1 ± 1.5	16.7 ± 1.6	11.9 ± 1.0	3	$\chi^2: 2.277$	0.517	
<i>Atriplex lampa</i>	30.5 ± 1.9	29.5 ± 1.8	63.3 ± 3.0	37.5 ± 2.1	3	$F: 1.155$	0.327	
<i>Ephedra orchreata</i>	1.3 ± 0.4	2.3 ± 0.8	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	3	$F: 0.592$	0.620	
<i>Grindelia chilensis</i>	6.4 ± 0.8	8.8 ± 1.0	0.0 ± 0.0	6.5 ± 0.9	3	$\chi^2: 2.088$	0.554	
<i>Stipa sp.</i>	2.1 ± 0.4	1.3 ± 0.2	0.0 ± 0.0	1.1 ± 0.3	3	$\chi^2: 0.893$	0.827	
<i>Junellia alatocarpa</i>	3.8 ± 0.8	8.4 ± 1.1	0.0 ± 0.0	2.5 ± 0.6	3	$\chi^2: 7.148$	0.067	
<i>Chuquiraga sp.</i>	1.9 ± 0.7	0.4 ± 0.2	0.0 ± 0.0	2.5 ± 0.9	3	$F: 0.449$	0.718	
<i>Senecio filaginoides</i>	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	3	$F: 0.256$	0.857	
Otras spp menores	0.4 ± 0.2	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	1.0 ± 0.3	3	$\chi^2: 2.044$	0.563	

4.3- Uso del microhábitat termal.

Al analizar los microhábitat definidos en función de las variables de temperatura en conjunto, no encontré diferencias entre los individuos con diferente sexo y coloración dorsal ($F_{[2,157]}: 1.678$, $p: 0.126$, para la interacción sexo y coloración dorsal; $F_{[1,157]}: 1.836$, $p: 0.143$, para el sexo y $F_{[4,157]}: 1.269$, $p: 0.25$, para la coloración). Al evaluar cada variable ($T^\circ\text{amb}$, $T^\circ\text{sustrato}$ y $T^\circ\text{aire}$) por separado, tampoco encontré de diferencias en función del sexo y la coloración (Apéndice 4.2, Tabla 20). En la figura 26

se muestra que el mayor número de individuos, ya sea machos como hembras, se encontraba en sitios donde la temperatura ambiente estaba entre los 20 y 25°C.

No encontré relación entre el microhábitat térmico y la proporción de melanismo ventral tanto en hembras ($F_{[3,69]}:0.290$, $p:0.832$, dentro del modelo ninguna de las variables fue significativa $p>0.05$) como en machos ($F_{[3,76]}:0.315$, $p:0.814$, dentro del modelo ninguna de las variables fue significativa $p>0.05$).

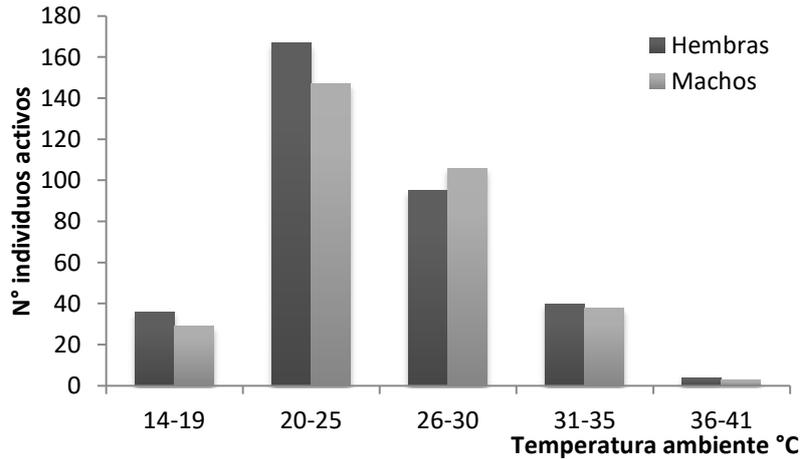


Figura 26: Número total de lagartos *Liolaemus xanthoviridis* registrados de acuerdo a la temperatura del ambiente.

Tabla 20: Caracterización del microhábitat térmico ocupado por hembras y machos de *Liolaemus xanthoviridis* en función de su coloración dorsal (°C, \bar{X} : media, E.E: error estándar).

Sexo	Coloración dorsal		T° aire	T° sustrato
Hembras	Amarillo	$\bar{X} \pm E.E$	29.3 ± 0.8	31.9 ± 1.0
	Amarillo-verdoso	$\bar{X} \pm E.E$	35.4 ± 3.9	38.1 ± 4.2
	Marrón con líneas rojizas	$\bar{X} \pm E.E$	30.6 ± 1.7	31.3 ± 1.2
	Naranja-amarillento	$\bar{X} \pm E.E$	29.9 ± 0.7	31.7 ± 1.3
Machos	Amarillo	$\bar{X} \pm E.E$	29.6 ± 0.7	31.9 ± 0.9
	Amarillo-verdoso	$\bar{X} \pm E.E$	30.6 ± 0.9	32.8 ± 1.3
	Naranja-amarillento	$\bar{X} \pm E.E$	27.3 ± 1.6	30.1 ± 2.0

Discusión

Los lagartos ocupan un rango limitado de microhábitats dentro del hábitat total, en función de la estructura espacial y térmica de las distintas áreas, por lo que es importante evaluar estos dos aspectos para conocer el microhábitat apropiado y

utilizado por los organismos. En *Liolaemus xanthoviridis* y como también ha sido documentado en otros reptiles (Huey et al., 1983; Dias & Rocha, 2004), la cobertura vegetal sería de gran importancia a la hora de utilizar un microhábitat determinado, ya que los microhábitat que ocupó presentaron en promedio un 68% de cobertura vegetal total. Diferenciándose de *L. multimaculatus*, especie arenícola pequeña, endémica de las dunas costeras de las provincias de Buenos Aires y norte de Río Negro (Cei, 1993; Avila et al., 2000), que ha sido caracterizada por preferir microhábitat con baja y media cobertura vegetal evitando los microhábitat con cobertura alta o ausente (Kacoliris et al., 2009a). No obstante, *L. xanthoviridis* también evitó las áreas sin cobertura vegetal. Kakoliris et al. (2009a) sugieren que para *L. multimaculatus* las áreas con baja y media cobertura vegetal serían más apropiadas, en función del comportamiento de escape que utiliza esta especie, que consiste en enterrarse en la arena. En los ambientes con cobertura baja y media, la arena no está muy compactada favoreciendo el enterramiento de las lagartijas, mientras que en las áreas con cobertura alta el substrato está más compactado. En *L. xanthoviridis*, el comportamiento de enterramiento fue observado en los individuos juveniles (más pequeños) y no con gran frecuencia, probablemente se deba al gran tamaño que poseen esta especie en comparación con su congénere, por lo que la vegetación abundante y densa sería un mejor recurso durante el escape.

La cobertura vegetal de los microhábitat utilizados por *L. xanthoviridis*, principalmente estuvo representada por *Atriplex lampa* y *Lycium chilense*, las dos especies más abundantes de la zona, seguido en un tercer lugar por *Grindelia chiloensis*. *Atriplex lampa*, subarbusto densamente ramoso, de abundante cantidad de hojas semicarnosas, les propiciaría a las lagartijas un excelente refugio, ya que cuando ingresan al arbusto es muy difícil poder capturarlas y dada su frondosidad tampoco suelen poder avistarse. *Lycium chilense*, arbusto también ramoso, más o menos espinoso, florece en primavera, y en octubre ya se encuentran arbustos con flores y frutos, el fruto es una baya carnosa anaranjada-roja que es un alimento importante en la dieta de estas lagartijas (observación personal), por lo que esta especie vegetal no solo le proveería refugio sino también alimento, lo cual la hace una especie de gran importancia en el microhábitat de estas lagartijas. Moreno Azócar y Acosta (2011), documentaron que en la dieta de *L. cuyanus*, también estaba incluido material vegetal de los géneros de *Lycium* y *Atriplex* y que estas plantas eran también frecuentemente utilizadas como refugio, como ocurrió con *L. xanthoviridis*. El consumo de material vegetal en lagartijas, ha sido documentado para otras especies omnívoras del género

(e.g., Valencia et al., 1982; Rocha, 1991; Moreno Azócar & Acosta, 2011; Semhan et al., 2013; Astudillo et al., 2015), el cual no sólo incluye frutos, sino también, hojas, flores y semillas, representando ítems alimenticios primordiales en la dieta, principalmente, cuando los insectos no son abundantes (Brown & Pérez-Mellado, 1994), ya que se requiere menos energía para obtener plantas (Pough, 1973). *Grindelia chilensis*, subarbusto con numerosos tallos ascendente y hojosos en la base, muy resinosa de flores grande y doradas, en la grilla era abundante en zonas de suelo desnudo, donde no había otros arbustos y en general en estas zonas se observaron lagartijas activas que utilizaban a la *Grindelia* como refugio transitorio mientras recorrían el área, por ejemplo, en búsqueda de alimento. El resto de las especies vegetales registradas en este trabajo también les proporcionarían refugio y posiblemente fuente de alimento a las lagartijas, sin embargo en general los microhábitats donde esta especie fue encontrada estaban compuestos por una de las dos especies más abundantes (o las dos) asociada en un porcentaje menor con alguna de las otras especies, es decir fueron pocos los casos donde alguna de las otras especies era la predominante en un microhábitat. Los cual podría deberse a que *L. xanthoviridis* no selecciona microhábitat con esas especies, porque no le proporcionen los recursos necesarios que *Lycium* y *Atriplex* sí. Ó alternativamente podría suceder que haya una baja disponibilidad de microhábitats con las otras especies vegetales. Rocha (1991) mostró en *L. lutzae* (una lagartija omnívora), que la distribución de las especies de plantas afecta el uso de microhábitat de las lagartijas, ya que *L. lutzae* consume solo cuatro de las 19 especies vegetales presentes en su hábitat (aquellas que son ricas en proteínas y agua) afectando el uso de algunas porciones de hábitat. Por lo tanto futuros estudios que analicen la selección de microhábitat en función de su disponibilidad podrían clarificar esto.

En *L. xanthoviridis*, machos y hembras utilizaron microhábitat con similares porcentajes de cobertura vegetal total y específica (excepto por *Grindelia*), resultados similares fueron documentados en *L. multimaculatus* (Kacoliris et al., 2009a). En general tampoco encontré diferencias en el microhábitat utilizado por los individuos de distinta coloración dorsal (excepto en algunas especies menores) y melanismo ventral. Similares resultados fueron encontrados en *Podarcis melisellensis* y *Sceloporus h. horridus*, especies que presentan polimorfismos de coloración con tres morfos entre los machos y donde no se registraron diferencias en el uso del microhábitat (Huyghe et al., 2007; Bustos Zagal et al., 2013). Esto parece negar la posibilidad de adaptación divergente de los respectivos morfos a diferentes tipos de microhábitat.

Un factor limitante en la utilización de los microhábitat es la termorregulación (Huey et al., 1991). *L. xanthoviridis*, se mostró principalmente activo cuando la temperatura ambiente se encontraba entre los 20 y 25°C, independientemente del sexo y la coloración dorsal. Con respecto al melanismo ventral, en ambos sexos no registré relación con la temperatura ambiente. En cuanto a la temperatura del aire y sustrato a nivel del microhábitat, ocurrió algo similar, tanto machos como hembras, así como individuos con distinta coloración dorsal y melanismo ventral utilizaron los mismos microhábitat. Con una temperatura del aire promedio en los microhábitat de entre 29.8±5.0°C y del sustrato de 32.0±6.6°C. Los ambientes con abundante vegetación le permiten obtener estas temperaturas, ya que en las áreas con mayor porcentaje de suelo desnudo, en este caso arena, las temperaturas del sustrato son muy elevadas, alcanzando en algunos momentos del día temperaturas extremadamente altas. La abundante vegetación no solo es una defensa contra predadores y una fuente de alimento (tanto por el material vegetal en sí, así como también por los insectos que atrae), sino que es de gran utilidad durante el comportamiento termorregulatorio, ya que rápida y fácilmente les permite generar cambios de temperatura, dado que les provee sombra y sitios abiertos al mismo tiempo.

En resumen, *L. xanthoviridis* utilizó la arena en el borde de un arbusto, para asolearse sin estar muy expuesto, y al primer indicio de amenaza se refugiaba rápidamente dentro del arbusto. Dada la llamativa coloración dorsal (desde amarillo-verdosa, amarilla a anaranjada) que presenta esta especie y su gran tamaño corporal (es una de las más grandes dentro del género), las áreas abiertas lo dejarían muy expuesto, mientras que en las cercanías de un arbusto rápidamente deja de ser visible, y su coloración pasaría a ser críptica ya que imita la coloración de la vegetación, diversos autores (Cott, 1940; Lythgoe, 1979; Merilaita, 1998; Merilaita et al., 1999) están de acuerdo que la coloración llamativa puede ser críptica a través del camuflaje disruptivo o debido a que se optimiza en entornos heterogéneos. Esta estrategia le permitiría un eficaz comportamiento termorregulatorio, junto con una buena defensa antipredatoria, características que están disponibles en las áreas que presentan abundante vegetación.

Apéndice 4

Apéndice 4.1: Resultados de los análisis del microhábitat definido por la cobertura total y el porcentaje de suelo desnudo en función del sexo y coloración de los individuos. Se presentan los resultados por variable.

Porcentaje de cobertura total			
Factores	Estadístico	GL	p
Sexo	0.879	1, 594	0.349
Col.D	1.837	3, 594	0.139
Sexo*Col.D	1.346	3, 594	0.259
Porcentaje de suelo desnudo			
Factores	Estadístico	GL	p
Sexo	0.838	1, 594	0.360
Col.D	1.913	3, 594	0.126
Sexo*Col.D	1.242	3, 594	0.294

Apéndice 4.2: Resultados de los análisis del microhábitat termal en función del sexo y coloración de los individuos. Se presentan los resultados por variable.

Temperatura ambiente			
Factores	Estadístico	GL	p
Sexo	3.258	1,562	0.072
Col.D	1.807	3,562	0.145
Sexo*Col.D	1.044	3,562	0.373
Temperatura sustrato			
Factores	Estadístico	GL	p
Sexo	0.0001	1,157	0.990
Col.D	1.504	3,157	0.216
Sexo*Col.D	1.853	2,157	0.160
Temperatura aire			
Factores	Estadístico	GL	p
Sexo	0.103	1,157	0.749
Col.D	0.900	3,157	0.443
Sexo*Col.D	1.025	2,157	0.361

Apéndice 4.3: Validación de los supuestos de las pruebas estadísticas realizadas.

AMVf: Análisis Multivariado de la Varianza factorial

AV: Análisis -Varianza

RLS: Regresión Lineal Simple

RLM: Regresión Lineal Múltiple

Col.D: Coloración dorsal

CT: Cobertura total

SD: Suelo desnudo

Mel: Melanismo

Tamb: Temperatura ambiente

Taire: Temperatura del aire

Tsus: Temperatura del sustrato

Análisis	Normalidad		Homogeneidad de varianzas	
	Estadístico	p	Estadístico	p
AMVf: CT+SD-Sexo +Col.D *	W:0.120	< 2.2 ^{e-16}	F: 0.520 (CT) F:0.468 (SD)	0.471 0.494
RLM: CT+SD-Mel (Hembras)	W: 0.983	0.001	χ^2 : 1.263	0.261
RLM: CT+SD-Mel (Machos)	W:0.989	0.017	χ^2 : 0.103	0.748
AV:Cobertura <i>Lycium chilense</i> -Sexo	W:0.711	< 2.2 ^{e-16}	F: 3.14	0.077
AV- Cobertura <i>Atriplex lampa</i> -Sexo	W:0.841	< 2.2 ^{e-16}	F: 2.629	0.105
AV- Cobertura <i>Ephedra orchreata</i> -Sexo	W:0.143	< 2.2 ^{e-16}	F: 0.354	0.552
AV- Cobertura <i>Stipa</i> o <i>Sporobolus</i> -Sexo	W:0.341	< 2.2 ^{e-16}	F: 1.952	0.163
AV- Cobertura <i>Chuquiraga sp</i> -Sexo	W:0.132	< 2.2 ^{e-16}	F: 0.615	0.433
AV- Cobertura <i>Atriplex lampa</i> - Col.D (Hembras)	W:0.856	6.254 ^{e-16}	F: 1.677	0.172
AV- Cobertura <i>Stipa</i> o <i>Sporobolus</i> – Col.D (Hembras)	W:0.392	< 2.2 ^{e-16}	F: 2.395	0.069
AV- Cobertura <i>Atriplex lampa</i> – Col.D (Machos)	W:0.856	6.326 ^{e-16}	F: 1.728	0.161
AV- Cobertura <i>Ephedra orchreata</i> – Col.D (Machos)	W:0.193	< 2.2 ^{e-16}	F: 2.421	0.066
AV- Cobertura <i>Chuquiraga sp.</i> - ColDorsal (Machos)	W:0.144	< 2.2 ^{e-16}	F: 1.841	0.14
AV- Cobertura <i>Senecio filaginoides</i> - ColDorsal (Machos)	W:0.048	< 2.2 ^{e-16}	F: 1.035	0.378
RLM-Coberturas específicas-Mel (Hembras)	W:0.990	0.083	χ^2 : 0.442	0.506
AMVf: Tamb+Taire+Tsus.-Sexo +Col.D *	0.845	6.938 ^{e-12}	F:2.918 (Tamb) F 0.003(Taire) F:0.099 (Tsus)	0.090 0.958 0.753
RLM:Tamb+Taire+Tsus-Mel(hembras)	0.989	0.750	2.023	0.155
RLM:Tamb+Taire+Tsus-Mel(hembras)	0.970	0.059	4.957 ^{e-05}	0.994

* En el análisis AMVf, el supuesto de normalidad no se cumplió (pero el análisis es robusto al incumplimiento de este supuesto), y al probar el de homogeneidad multivariado (prueba M de Box), éste tampoco se cumplió, sin embargo al probar las variables individualmente el supuesto de homogeneidad se cumplía. La prueba M de Box, es muy sensible a la falta de normalidad y a los tamaños de muestra muy grande (Cea D'Ancona, 2016), ambas cosas ocurren con mis datos y es por ello que la prueba tiene validez.

CAPÍTULO V:

ESTRUCTURA POBLACIONAL MEDIANTE MARCADORES MICROSATÉLITES



Introducción

La información genética constituye una herramienta importante para la ecología y el manejo de la vida silvestre, especialmente si se la combina con la etología y biogeografía (Lassevich, 2014). Esta herramienta permite la detección del sistema de apareamiento de una población así como también de los patrones de hibridación, flujo génico, estructura, tamaño efectivo y la viabilidad poblacional, entre otros (DeYoung & Honeycutt, 2005). La estructura genética de una población está determinada por su estructura demográfica (establecida por todos los procesos asociados al nacimiento, muerte y dispersión, incluyendo el sistema de apareamiento y la historia de vida) y por la combinación de procesos genéticos como selección, deriva genética, migración, recombinación y mutación que condicionan la evolución (Slatkin, 1994). Para determinar la estructura genética, es necesario comprender el patrón de variación genética de la especie, lo que significa evaluar los genotipos de diferentes individuos.

El sistema de apareamiento de una población determina la estructura genética que ésta presenta; las investigaciones sobre las estrategias de apareamiento en la naturaleza son muy difíciles porque es muy complicado observar apareamientos en poblaciones naturales e incluso cuando se han podido observar se ha probado que el número de apareamientos, no necesariamente, es equivalente al éxito reproductivo determinado a través de marcadores moleculares (Hughes 1998). En muchas especies aparentemente monógamas los análisis genéticos han revelado fertilización con individuos fuera de la pareja (Westneat & Webster 1994). Por lo tanto la organización social observada en una población no necesariamente se corresponde con su sistema de apareamiento. Existen diversos trabajos donde se ha encontrado tanto alta (Pemberton et al., 1992; Altmann et al., 1996; Abell, 1997; Gullberg et al., 1997) como baja (Amos et al., 1993; Coltman et al., 1999) correlación entre el éxito reproductivo medido a través de observaciones comportamentales y marcadores genéticos. Coltman et al. (1999) sugieren que en especies con jerarquías de dominancia estables o donde los machos protegen a las hembras de cerca es más probable que la organización social se corresponda con el sistema de apareamiento genético, mientras que en especies donde las jerarquías de dominancia son más cambiantes o los lazos entre machos y hembras son transitorios la correspondencia sería baja.

En reptiles, en la última década los microsatélites han sido ampliamente utilizados para estimar la estructura genética poblacional así como para asignar paternidad (e.g.,

Cooper et al., 1997; Asai et al., 1999; Cary & Nickell, 1999; Richard & Thorpe, 2001; Stow et al., 2001; Laloï et al., 2004; Johansson et al., 2008), ya que éstos marcadores se caracterizan por ser altamente polimórficos en cuanto a su longitud, por lo tanto son regiones adecuadas para usarse como marcadores moleculares a nivel poblacional (Zane et al., 2002). Este alto grado de polimorfismo es consecuencia de una elevada tasa de mutación (desde 10^{-6} hasta 10^{-2} mutaciones por sitio por generación que varía entre individuos y *loci*; Schlötterer, 2000). Su relativa neutralidad ante la selección natural y su tasa de mutación alta, junto con los altos niveles de variabilidad que presentan, permiten responder preguntas a una escala temporal más fina (ecológica) que otros marcadores moleculares (Maudet et al., 2002). En el género *Liolaemus* solo dos trabajos utilizan estos marcadores moleculares. Ariani et al., (2013) quienes analizaron la estructura poblacional de *L. lutzae* y Hanna et al., (2012), que caracterizan 10 microsatélites polimórficos para *L. fitzingerii*, con amplificación cruzada en *L. chehuachekenk*. Estos microsatélites fueron utilizados en este capítulo, ya que *L. xanthoviridis* es especie hermana de *L. fitzingerii*. Por lo tanto, este es el segundo estudio que utiliza microsatélites para estimar la estructura genética y el primero en estimar relaciones de parentesco de una población de lagartijas de este género. Por lo cual, el objetivo de esta sección es estimar la estructura poblacional y paternidad de puestas de huevos de *L. xanthoviridis*, mediante el uso de marcadores microsatélites.

Materiales y Métodos

5.1- Trabajo de laboratorio

Durante el marcado de las lagartijas, conservé falanges cortadas en alcohol al 96%. En Octubre 2014, llevé al laboratorio diez hembras aparentemente grávidas para ser mantenidas en terrarios, entre el 7 y el 25 de Noviembre se produjo la puesta de huevos de siete de las diez hembras, las tres restantes no pusieron huevos. De las siete hembras que realizaron puesta, dos (H269 y H272), las capturé con machos en el campo compartiendo la misma cueva, por lo que cuando fueron traídas a los terrarios mantuve las parejas. El resto de las hembras las mantuve algunas en parejas con machos y otras solas (lo cual realicé en función del diseño de trabajo previamente establecido, para realizar los enfrentamientos, Tabla 21). Desafortunadamente, ningún huevo se desarrolló lo suficiente como para eclosionar, y la mayoría a lo largo de los días se

deshidrató o desarrolló hongos. No obstante, conservé todos los huevos en alcohol 96%. Posteriormente diseccioné cada huevo, encontrando que en tres puestas varios embriones se habían desarrollado lo suficiente para extraer tejido (Figura 27, Tabla 21). Por lo cual los análisis de paternidad se realizaron inicialmente para esos 16 embriones de madres conocidas. De los siete embriones que extraje tejido de la H272, uno amplificó un solo microsatélite (de ocho), por lo cual el análisis lo excluyó automáticamente, ya que es necesario un mínimo de 4 para correr el modelo.



Figura 27: Embrión de *Liolaemus xanthoviridis*

Extraje ADN genómico, de las falanges conservadas y de los embriones recuperados, usando Quiagen® DNeasy® 96 Tissue Kit para tejido animal siguiendo el protocolo provisto por el fabricante. Realicé la extracción de ADN de 227 individuos (148 ejemplares de la grilla y 80 de los terrarios), 214 de los cuales amplificaron microsatélites correctamente, 145 de la grilla y 69 de los terrarios. A esos 214 ejemplares se suman 16 muestras más pertenecientes a embriones de tres puestas de huevos que si bien no llegaron a eclosionar exitosamente, se desarrollaron lo suficiente como para extraer tejido (Figura 27). En la tabla 22, se detalla el número de microsatélites que amplificó cada muestra.

Los *loci* de microsatélites fueron amplificados utilizando el protocolo de microsatélites de cola de M13 (Schuelke 2000), donde cada cebador directo 5' es aumentado con la misma secuencia hacia adelante M13 (5'-CACGACGTTGTAACGAC-3'). Este cebador de cola se utiliza a continuación en combinación con un cebador fluorescente 6-FAM etiquetado M13. Por lo tanto, las reacciones en cadena de la polimerasa contenían tres cebadores: un cebador fluorescente M13 hacia adelante, un cebador directo de microsatélite 5' aumentado, y un cebador microsatélite inverso sin modificar. Se amplificaron ocho *loci* (DI-7938, DI-159, TET-3500, DI-1570, TET-2216, DI-3138, TET-1177, TET-1501) desarrollados por Hanna et al. (2012) específicamente para *L. fitzingerii*, la especie hermana del taxón focal de este estudio. Las reacciones consistieron en 1.5 μ L de ADN, 0.04 μ L de 10 μ M del cebador M13 de cola, 0.45 μ L de 10 μ M del cebador inverso, 0.45 μ L de 10 μ M del cebador directo marcado con fluorescencia, 1.25 μ L de 10XMgCl₂, 1.25 μ L de 5XPCR Buffer, 0.21 μ L de una mezcla de 10 μ M dNTP, 0.1 μ L de Taq y 7,75 μ L de agua para un volumen total de 13,0 μ L. El perfil térmico fue de 94 °C durante 2 min, seguido de 19

ciclos de 94 °C durante 30 s, la temperatura de hibridación del cebador específico (véase Hanna et al., 2012 para más detalles) durante 30s y 68°C durante 30s, seguido de una extensión de 3 min a 68 °C. Una segunda ronda de 10 ciclos se realizó con una temperatura de hibridación de 53°C para asegurar una alineación apropiada del cebador marcado con fluorescencia. La electroforesis en gel confirmó la presencia de fragmentos de ADN de tamaño apropiado. Ningún paso de limpieza fue necesario y los microsatélites se genotipificaron en el Centro de Secuenciación de ADN de la Universidad Brigham Young (EEUU). El programa Geneious v6.1.8 permitió analizar las longitudes de los fragmentos.

Tabla 21: Descripción de la configuración de las hembras en los terrarios y características de las puestas de huevos como de la posterior extracción de tejido de los huevos.

ID	Estado en terrarios	Puesta de huevos	Tamaño de la Puestas	Extracción tejido
H269-M268	pareja de campo	Si	6	De 3 huevos, el resto deteriorado
H272-M264	pareja de campo	Sí	9	De 7 huevos, el resto deteriorado
H263-M260	Pareja armada en laboratorio	No	----	----
H267-M266	Pareja armada en laboratorio	Sí	6	Huevos deteriorados
H270-M265	Pareja armada en laboratorio	No	----	----
H271	Sola	Sí	8	Huevos deteriorados
H273	Sola	Sí	8	Huevos deteriorados
H274	Sola	Sí	5	Huevos deteriorados
H275	Sola	Sí	7	De 6 huevos, el resto deteriorado
H276	Sola	No	----	----

Tabla 22: Muestras de tejido que amplificaron microsatélites.

	Embriones	Animales Grilla	Animales terrarios
Nº Muestras utilizadas	16	145	69
Nº muestras que amplificaron correctamente 7-8 microsatélites	14	141	67
Nº muestras que amplificaron correctamente 6-4 microsatélites	0	4	2
Nº muestras que amplificaron correctamente menos de 4 microsatélites	2	0	0

5.2- Diversidad genética poblacional

Realicé estimaciones de diversidad genética, para ello estimé el número de alelos por locus, heterocigosidad observada (H_o , número de heterocigotos en un locus entre el número total de individuos muestreados) y esperada (H_e , cuantifica la igualdad o equitatividad de las frecuencias alélicas en los *loci* bajo el modelo de Hardy-Weinberg,

en las poblaciones naturales se espera que H_e esté por encima del 50% y hasta casi el 100%, Sosa *et al.*, 2002), el contenido de información polimórfica (CIP, se obtiene a partir de la H_e y da una medida del grado de información proporcionado por un microsatélite, valores de CIP inferiores a 0.5 no son muy informativos, Botstein *et al.*, 1980), equilibrio de Hardy-Weinberg, grado de endogamia (F_{IS} , es una medida de la extensión de la endogamia en una población debido al apareamiento con individuos muy emparentados, toma valores entre 1 y -1 ; un valor positivo indica un defecto en la heterocigosis y un valor negativo un exceso de heterocigotas en la población con respecto a las proporciones esperadas en el equilibrio de Hardy-Weinberg, Caujapé-Castells, 2006), probabilidades de no exclusión (probabilidad de asignación errónea de un progenitor) y probabilidad de alelos nulos.

5.3- Análisis de paternidad

Realicé el análisis de parentesco de tres puestas de huevos que fueron obtenidas en el laboratorio. Tanto para estos análisis como para los de diversidad genética, utilicé el programa Cervus 3.0.7 (Marshall *et al.*, 1998), este programa utiliza el método de máxima verosimilitud (*likelihood*) para estimar las relaciones más probables entre los parentales candidatos y el grupo de descendientes (Wang, 2012). El método se basa en el cálculo de una puntuación LOD, que informa la probabilidad que tiene un individuo (o un par de individuos) de ser el padre (o los parentales) de un determinado descendiente, dividido entre la probabilidad de que los individuos no estén relacionados. La descendencia es asignada a los parentales con la mayor puntuación LOD. Para realizar este análisis es necesario realizar dos análisis previos: estimación de las frecuencias alélicas y simulación de parentesco.

Para realizar el análisis de parentesco, cuando uno de los padres es conocido (en este caso la madre), es necesario crear un archivo que contenga a los padres candidatos. Dado que contaba con todos los machos de la grilla como de aquellos que fueron traídos a los terrarios durante tres años consecutivos, consideré a todos los machos como padres candidatos, principalmente porque en el caso de los embriones de la H275, no tenía un padre probable, a diferencia de las hembras 269 y 272, que las encontré con machos en campo y era probable que al menos parte de la puesta perteneciera a ellos.

5.4- Estructura poblacional

Utilicé el método de agrupación Bayesiana para inferir la estructura poblacional de *L. xanthoviridis* a lo largo de Bahía Isla Escondida (Figura 28), ya que el paisaje del lugar no es completamente homogéneo y en general los parches donde se encuentran las lagartijas, están muy distanciados unos de otros en algunos casos. Por lo tanto, analicé si todos los individuos muestreados pertenecían a la misma población o dentro de ese ambiente se encontraban grupos más pequeños estructurados genéticamente.

El método de agrupación Bayesiana puede asignar individuos (probabilísticamente) a diferentes grupos sin necesidad de conocer *a priori* las unidades y/o límites poblacionales. Utilicé el programa STRUCTURE 2.3.3 (Pritchard et al., 2000; Falush et al. 2003), ya que es actualmente el modelo más ampliamente utilizado para inferir la estructuración poblacional a partir del genotipo de individuos para los que se desconocen sus afinidades poblacionales. Este programa asume un modelo en el que cada grupo o población es modelado por un conjunto característico de frecuencias alélicas en cada locus. Los genotipos de los individuos colectados se denotan con X , Z denota la población de origen (puede o no ser conocida) y P denota las frecuencias alélicas (que pueden o no ser conocidas) en el total de las poblaciones. De esta forma bajo el supuesto de Hardy-Weinberg y equilibrio de ligamiento cada alelo por locus en cada genotipo representa una muestra independiente de la apropiada distribución de frecuencias, lo que especifica la distribución de probabilidad $\Pr(X|Z,P) \propto \Pr(Z) \Pr(P) \Pr(X|Z,P)$, la distribución *a posteriori* es calculada empleando el método de Monte Carlo de Cadenas de Markov (MCMCs), infiriendo los valores de Z y P a partir de los genotipos observados X .

Utilicé un modelo de mezcla (*admixture*), el cual considera que los individuos podrían tener ancestría múltiple (calculando su proporción de pertenencia a cada grupo), con un modelo de frecuencias correlacionadas (Falush et al., 2003), el cual implica que las frecuencias alélicas en las distintas poblaciones pueden ser muy similares (probablemente por migración o ancestría compartida). El rango de posibles grupos/poblaciones (K) analizados fue de entre uno a ocho, con ocho réplicas por cada corrida para verificar la consistencia de los resultados entre los diferentes análisis para cada estimación de K . La longitud de las iteraciones de MCMCs y el proceso de "burning" se fijó en 250000 y 100000 respectivamente. El valor óptimo de K se seleccionó a partir de dos métodos: 1) con valor máximo del logaritmo de la probabilidad posterior de los datos [$\ln \Pr(X/K)$] y el menor desvío estándar para un

valor K determinado, el valor más bajo de K que mejor explica la estructura poblacional se tomó como la solución más idónea (Pritchard et al., 2000) y 2) Δk , método basado en la tasa de cambio de segundo orden de la función probabilística para K (Evanno et al., 2005), es importante aclarar que ésta última aproximación no puede ser calculada para $K=1$. Ambos métodos fueron implementados con el programa Structure Harvester (Evanno et al., 2005). Como punto de partida, consideré que todos los individuos del área pertenecían a la misma población, por lo que no asigne *a priori* grupos posibles.

Si bien estos dos métodos son la forma de estimar el valor K , Structure, provee otros parámetros, para analizar la congruencia de éstas estimaciones. Structure asigna las probabilidades de cada individuo de pertenecer a cada población, cuando estas probabilidades son muy similares, por ejemplo, si los individuos son asignados de forma simétrica a las poblaciones inferidas, es probable que estas poblaciones no estén estructuradas y sean en realidad una sola población. Otro parámetro que utiliza Structure es α (nivel de mezcla relativa entre poblaciones), cuando las poblaciones están estructuradas este parámetro toma valores de 0.2 o más bajos.



Figura 28: Bahía Isla Escondida. En sombreado naranja se representa todo el área de colecta de los individuos, que comprende una extensión de 2.25 km y dentro de esa área se encuentra la grilla de estudio.

Resultados

5.1- Diversidad genética poblacional

En la tabla 23 se presentan los resultados de diversidad genética de la población de *Liolaemus xanthoviridis* por locus. Teniendo en cuenta todos los *loci*, el número medio de alelos por locus fue de 14.6, la heterocigosidad observada promedio fue de 0.705 y la heterocigosidad esperada promedio de 0.808, dado que se encuentra por encima de 0.5 estos *loci* tienen gran utilidad para los análisis de paternidad ya que presentan una gran variabilidad genética. El contenido de información polimórfica promedio fue de 0.785 y brinda información similar a la de la heterocigosidad esperada. El grado de endogamia fue de 0.127, indicando un leve déficit de heterocigotas. La probabilidad de no exclusión parental para el primer padre fue de 0.003, la probabilidad de no exclusión parental para el segundo padre fue de <0.001, la probabilidad de no exclusión parental del par parental fue de <0.001 y la probabilidad combinada de no exclusión parental para la identidad fue de 2.62^{E-11} . Como se puede observar en la tabla 21, el locus ADI, es el único que no se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg presentando la mayor proporción de alelos nulos.

Tabla 23: Estimación de la diversidad genética por locus. (K: número de alelos, N: Número de individuos analizados, HO: Heterocigosidad observada, HE: Heterocigosidad esperada, PIC: Contenido de Información polimórfica, NE-1P: Probabilidad de no exclusión parental del padre 1, NE-2P: Probabilidad de no exclusión parental del padre 2, NE-PP: Probabilidad de no exclusión parental de los dos padres, NE-I: Probabilidad de no exclusión por identidad, NE-SI: Probabilidad de no exclusión por identidad de hermanos, HW: Equilibrio Hardy-Weinberg, F (Nulo): Frecuencia de alelos nulos.

Locus	k	N	HO	HE	PIC	NE-1P	NE-2P	NE-PP	NE-I	NE-SI	HW	F(Nulo)
ADI	11	186	0.457	0.856	0.838	0.451	0.289	0.121	0.037	0.332	***	0.3027
BDI	13	208	0.615	0.646	0.623	0.736	0.546	0.329	0.148	0.465	NS	0.0325
CTET	23	212	0.792	0.885	0.873	0.375	0.231	0.08	0.024	0.314	NS	0.0543
DDI	6	212	0.59	0.678	0.622	0.74	0.575	0.396	0.159	0.452	NS	0.0687
ETET	26	210	0.781	0.932	0.926	0.247	0.141	0.033	0.009	0.287	ND	0.0867
FDI	16	207	0.845	0.823	0.805	0.501	0.329	0.142	0.048	0.352	NS	-0.0194
HTET	11	206	0.845	0.848	0.829	0.468	0.303	0.132	0.041	0.337	NS	0.0011
ITET	11	205	0.712	0.796	0.765	0.574	0.397	0.213	0.071	0.371	NS	0.0567

5.2-. Análisis de paternidad

En la tabla 24, presento los resultados del análisis de paternidad, tres de seis embriones de la hembra 269 fueron asignados al macho 268 (con una coloración dorsal "amarilla" y un 52,1% de melanismo ventral) con una confianza estricta del 95% (Tabla 24), con el mismo nivel de confianza se asigna como padres candidatos de las tres crías a la hembra 269 y al macho 268 (tabla 24, trio de confianza). Cinco de nueve embriones de la hembra 272 fueron asignadas al macho 264 (con una coloración dorsal "amarilla-verdosa" y un 45,9% de melanismo ventral), cuatro con el 95% de confianza y la otra con el 80% de confianza (Tabla 24), la cría n°5 (272-5) sólo amplificó 3 microsatélites, y los padres más probables fueron el macho 264 y el 279 (sin ningún nivel de confianza); como en el caso anterior, la hembra 272 junto con el macho 264 fueron asignados con un 95% de confianza como los padres más probables de las 5 crías, a excepción de 272-5, cuyos datos no fueron suficientes para obtener un resultado preciso. En el caso de las crías de la hembra 275, tres de siete, fueron asignadas al macho 229 (con una coloración dorsal "amarilla" y un 69,8% de melanismo ventral), una con el 95% de confianza y dos con el 80%, (Tabla 24), de las restantes, a dos se les asigno el macho 229 y a la otro el macho 264, pero sin nivel de confianza (Tabla 24). De las tres crías que se les asignó padre con algún nivel de confianza, la hembra 275 y el macho 229 fueron asignados como los padres más probables con un 95% de confianza, mientras que para las otras tres crías el conjunto de esos mismos padres fueron los más probables en dos casos pero sin nivel de confianza.

Tabla 24: Resultados de los análisis de paternidad en Cervus. (*: 95% de confianza, +: 80% de confianza, -: padre más probable, casilla vacía ningún padre fue asignado como el más probable).

ID Crías	NE-1P	NE-2P	ID Madre	Padre Candidato	Par LOD score	Pair Delta	Par confianza	Trio LOD score	Trio Delta	Trio confianza
269-1	4.24 ^{E-05}	4.70 ^{E-13}	269	268	14.77	11.32	*	20.26	20.26	*
269-2	1.89 ^{E-04}	2.12 ^{E-10}	269	268	11.80	10.96	*	14.01	14.01	*
269-3	9.66 ^{E-05}	7.48 ^{E-12}	269	268	13.84	12.20	*	17.62	17.62	*
272-1	6.78 ^{E-03}	7.35 ^{E-07}	272	264	5.00	5.00	*	13.09	13.09	*
272-2	4.26 ^{E-03}	1.68 ^{E-07}	272	264	5.15	5.15	*	14.85	14.85	*
272-3	7.24 ^{E-03}	7.64 ^{E-08}	272	264	7.75	7.75	*	15.58	15.58	*
272-4	2.57 ^{E-03}	1.55 ^{E-08}	272	264	6.73	6.73	*	17.49	17.49	*
272-5	3.46 ^{E-02}	2.80 ^{E-04}	272	264	4.28	0.00		7.30	0.00	
272-5	3.46 ^{E-02}	2.80 ^{E-04}	272	279	4.28	0.00		7.30	0.00	
272-6	1.38 ^{E-03}	1.65 ^{E-08}	272	264	3.12	3.12	+	10.85	10.85	*
275-1	3.71 ^{E-04}	9.17 ^{E-11}	275	229	6.64	6.64	*	17.21	14.31	*
275-2	4.98 ^{E-04}	7.45 ^{E-11}	275	229	-2.56	0.00		0.33	0.33	-
275-3	2.03 ^{E-04}	2.32 ^{E-10}	275	229	-3.98	0.00		3.29	3.29	-
275-4	2.66 ^{E-04}	1.54 ^{E-10}	275	229	3.06	3.06	+	11.81	10.45	*
275-5	5.09 ^{E-04}	1.95 ^{E-10}	275	264	-6.58	0.00		7.67	1.54	-
275-6	4.76 ^{E-04}	3.08 ^{E-09}	275	229	2.95	2.95	+	13.91	8.35	*

5.3- Estructura poblacional

Con el método de agrupación Bayesiana bajo la aproximación del valor de máxima verosimilitud existirían 3 poblaciones ($K=3$) en Bahía Isla Escondida (Tabla 25, Figura 29). Mientras que bajo el método Δk existirían 2 poblaciones solamente (Tabla 26, Figura 30), aunque es importante destacar que en el método Δk no se incluye el escenario con una única población, y por tanto falla al identificar el mejor K cuando es 1 (Evanno et al., 2005). No obstante, los datos de *Liolaemus xanthoviridis* presentaron simetría en probabilidad de asignación de individuos y valores altos y variables de α , mostrando que a lo largo de todo el área de muestreo solo existe una población de *L. xanthoviridis*, lo cual se puede verse reflejado en el gráfico de triángulo que realiza el programa (Figura 31), donde se observa cada individuo como un punto y cada esquina del triángulo es una población; si la población en estudio estuviera estructurada, los puntos estarían concentrados en las esquinas en función de la población a la que pertenecería cada lagartija. En la figura 31, todos los puntos están distribuidos de forma homogénea por toda la superficie del triángulo, lo que se explicaría por una falta de estructuración genética en más de un grupo.

Tabla 25: Resultados con el método de máxima verosimilitud [$\ln \Pr(X/K)$].

K	Reps	Media $\ln P(D)$	Desvío estándar $\ln P(D)$
1	8	-6783.900	0.581
2	8	-6692.725	5.217
3	8	-6640.250	15.744
4	8	-6703.425	51.268
5	8	-6654.950	45.173
6	8	-6766.125	110.547
7	8	-6761.788	112.577
8	8	-6818.700	126.291

Tabla 26: Resultados del método basado en la tasa de cambio de segundo orden de la función probabilística para K .

K	Reps	Mean $\ln P(K)$	Stdev $\ln P(K)$	$\ln'(K)$	$ \ln''(K) $	Delta K
1	8	-6783.900	0.581	NA	NA	NA
2	8	-6692.725	5.217	91.175	38.700	7.419
3	8	-6640.250	15.744	52.475	115.650	7.346
4	8	-6703.425	51.268	-63.175	111.650	2.178
5	8	-6654.950	45.173	48.475	159.650	3.534
6	8	-6766.125	110.547	-111.175	115.513	1.045
7	8	-6761.788	112.577	4.338	61.250	0.544
8	8	-6818.700	126.291	-56.913	NA	NA

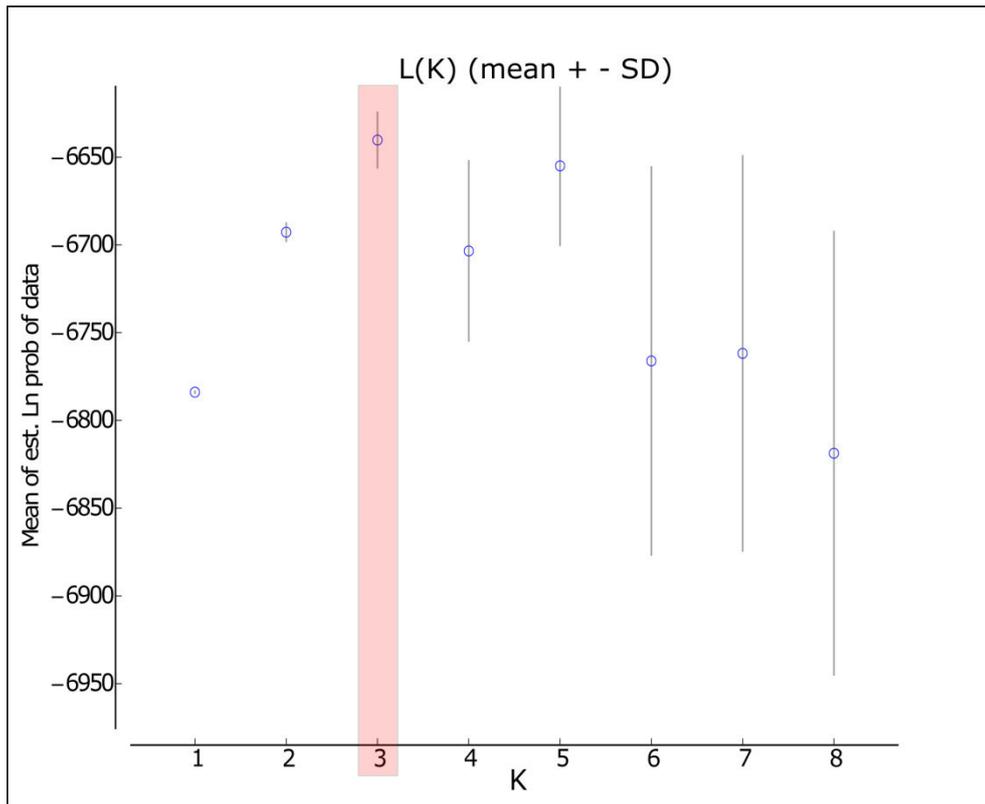


Figura 29: Valores medios de LnP(D) (máxima verosimilitud) y el desvío estándar obtenido en función de los diferentes valores de K. El rectángulo rojo muestra, que el valor más alto de verosimilitud con el desvío más chico, ocurren cuando K=3.

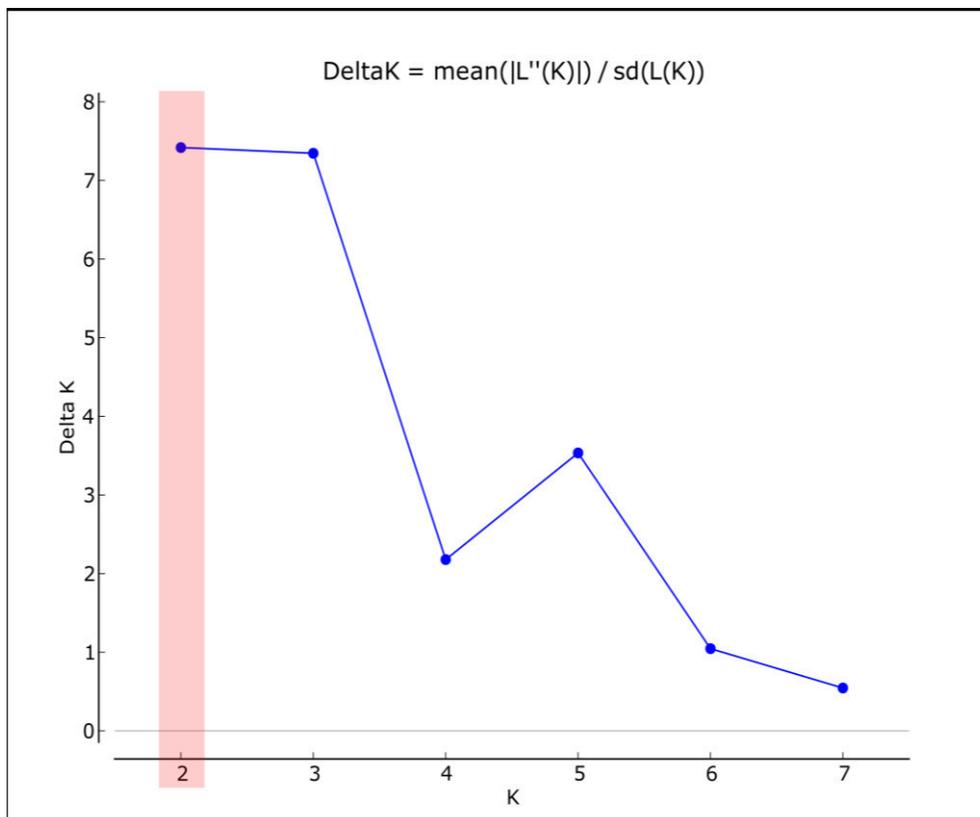


Figura 30: Tasa de cambio del LnP(D) (Δk) en función de los diferentes valores de K. El rectángulo rojo muestra, que el valor más alto de Δk ocurre cuando K=2.

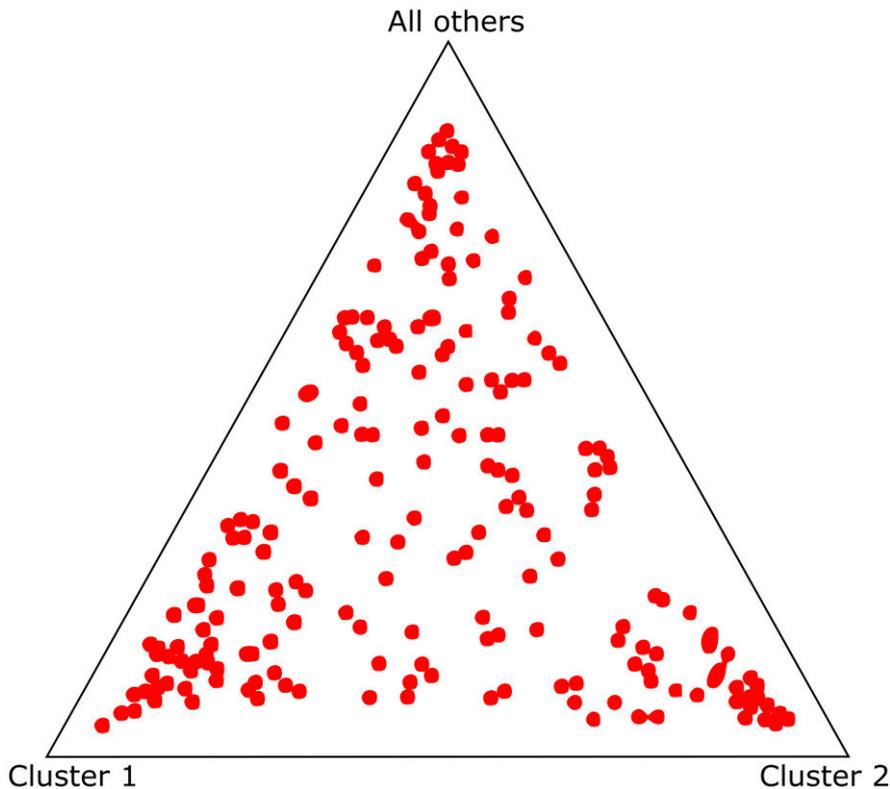


Figura 31: Gráfico de triángulo, K=3. Cada punto de color representa un individuo y el color corresponde a la población asignada antes de realizar el análisis. Cada esquina del triángulo representa cada población inferida (en este caso son 3).

Discusión

La diversidad genética es uno de los atributos más importantes de las poblaciones ya que de ella depende su supervivencia en el tiempo. Niveles altos de variación genética aumentan el potencial de las poblaciones para responder ante los cambios ambientales y mantener el éxito de los individuos (Garrigós Esquer, 2008). De hecho, existe abundante evidencia que soporta la idea que la diversidad genética mejora las características relacionadas con la adecuación, por ejemplo niveles altos de heterocigosidad han sido asociados con incrementos de variación morfológica, incrementos en el desempeño individual y una homeostasis desarrollada (Mitton & Grant, 1984; Allendorf & Leary, 1986; Mitton, 1993). Mientras que bajos niveles de diversidad genética aumentan la endogamia, lo que reduce el éxito reproductivo y supervivencia de los individuos y por lo tanto las probabilidades de permanencia de las poblaciones (Freeland, 2005). En esta población de *Liolaemus xanthoviridis*, encontré una gran diversidad genética, superior a la registrada en otras especies de lagartijas (Gullberg et al., 1997; Rowe et al., 2002; Garrigós Esquer, 2008), en base al alto número medio de alelos por locus, a una heterocigosidad observada y esperada superior

a 0.7, al igual que el contenido de información polimórfica (CIP) y al bajo grado de endogamia (F_{IS}), lo cual podría estar asociada a la gran variabilidad morfológica que presentó la especie.

La alta diversidad genética registrada, junto con las bajas probabilidades de no exclusión parental, da un indicativo de la gran utilidad de los *loci* microsátélites empleados en este estudio para realizar estimaciones de paternidad en *L. xanthoviridis*. Los análisis de paternidad revelaron que las puestas de huevos de dos hembras eran monopaternas (aunque no se pudo determinar la paternidad de cada puesta en su totalidad), las cuales pertenecían al mismo macho con el que se las había capturado en estado silvestre. La tercer puesta de huevos perteneciente a la hembra 275, la cual no fue capturada con ningún macho cerca, también se le asignó a un solo macho como el padre más probable de gran parte de la descendencia, en algunos casos con un nivel de confianza superior que en otros. Si bien el tamaño de la muestra fue de tres puestas solamente ($n=3$), y es muy pequeño para sacar conclusiones a nivel de toda la población, los resultados en esta especie muestran ausencia de paternidad múltiple (al menos en las muestras analizadas), a diferencia de lo que ha sido observado en otras especies de lagartijas (Olsson et al., 1996; Abell, 1997; Laloï et al., 2004; Fitze et al., 2005; Calsbeek et al., 2007), aunque no existen registros en el género *Liolaemus*. La paternidad múltiple usualmente está asociada con la competencia entre machos por el acceso a las hembras. Frecuentemente ocurre en especies territoriales, donde el macho que domina el mayor territorio se aparea con la mayor cantidad de hembras, aunque al mismo tiempo existen machos flotadores que puede aparearse con alguna hembra que ya se apareó con el macho dominante (e.g., Abell, 1997; Lebas, 2001; Morrison et al., 2002). En especies no territoriales, como parecería ser el caso de *L. xanthoviridis*, los eventos de paternidad múltiple son más escasos, ya que en algunas especies se ha observado que los machos presentan un comportamiento de custodia de las hembras (Olsson, 1993a; Olsson et al., 1996; Cooper & Vitt, 1997; Bull & Pamula, 1998; Cuadrado, 1998; Martín & López, 1999), el cual fue explicado en los Capítulos 2 y 3 y fue registrado en *L. xanthoviridis*. En esta especie el comportamiento de custodia del macho hacia la hembra, posterior a la copula podría ocurrir mientras la hembra permanece receptiva evitando que otro macho ponga en riesgo la fertilización de los huevos. Si bien este comportamiento sería costoso para el macho (ya que pierde oportunidades de apareamiento con otras hembras), los resultados obtenidos, al menos parciales, de ausencia de paternidad múltiple la harían una estrategia eficaz para

asegurar la paternidad de toda la descendencia de la hembra con la que ya copuló, sin la necesidad de establecer un territorio, lo cual le implicaría destinar recurso en el mantenimiento del mismo. Si bien ha sido ampliamente aceptado que la adecuación de los machos depende del número de hembras con las que se aparea (Bateman, 1948) y de hecho la poliginia es el sistema de apareamiento más ampliamente extendido entre lagartijas (e.g., Blanc & Carpenter, 1969; Fleming & Hooker, 1975; Stamps, 1977; Schoener & Schoener, 1980; Werner, 1982; Fox & Shipman, 2003), existe una considerable variación en el grado de poliginia, desde especies monógamas (Tinkle, 1967; Jenssen, 1970; Milstead, 1970) a otras que tienen harenes de dos, tres o más hembras por macho (Harris, 1964; Rand, 1967; Ruby, 1981). En el caso de las hembras, no hay un acuerdo general, las hembras a diferencia de los machos producen un número limitado de huevos, por puesta y/o por estación, por lo que el número de descendientes no está limitado por el número de parejas reproductivas y la selección para múltiples apareamientos en las hembras debería ser más débil que en los machos (Bateman, 1948; Andersson, 1994). Diferentes autores (Thornhill & Alcock, 1983; Uller & Olsson, 2004; Wolff & Macdonald, 2004) han sugerido que las hembras podrían beneficiarse directa e indirectamente de los apareamientos múltiples, mediante la obtención de recursos alimenticios por parte de sus parejas, la mejora de la calidad genética o diversidad de sus descendientes y la protección contra la esterilidad o defectos genéticos. Sin embargo, Sheldon (1993), sugiere que el apareamiento con varios machos puede ser costoso para la hembra, por ejemplo, debido al incremento del riesgo de transmisión de enfermedades sexuales, el tiempo y la energía utilizada para aparearse o por el incremento en los riesgos de predación. Por lo tanto, en las hembras de *L. xanthoviridis* (que no presentaron puestas de paternidad múltiple) los costos del apareamiento múltiple podrían ser mayores a los beneficios y por ende no les generaría una ventaja o el comportamiento de custodia empleado por los machos podría impedir que éstas copulen con múltiples parejas. Futuros estudios de paternidad donde se incremente el número de puestas analizadas, podría esclarecer esto, así como también, si la estrategia reproductiva que utilizan las hembras (paternidad única o múltiple) está asociada a los polimorfismos de coloración dorsal y melanismo ventral que presentan.

La estructura genética de una población hace referencia a la adquisición de frecuencias alélicas que difieren entre subpoblaciones de una especie, y puede ser el resultado de la interacción entre factores ambientales, historias de vida (e.g., sistemas de apareamiento), fuerzas azarosas (e.g., deriva genética, mutación), factores espaciales

(asilamiento por distancia, Balloux & Lugon-Moulin, 2002) y deterministas (e.g., selección, Hartl & Clark, 1997; Freeland, 2005). Particularmente en la población de *L. xanthoviridis*, no encontré evidencia de que a lo largo de toda el área de estudio existieran subpoblaciones de esta especie, es decir en el área de muestreo solo existe una población de *L. xanthoviridis*. Como mencioné anteriormente (Capítulo 4) el área donde se encuentra ubicada la grilla fue un área con abundancia de ejemplares (según observación personal), probablemente porque es el área menos perturbada que conserva la fisonomía natural, con grandes dunas vegetadas, a diferencia del resto de la bahía que está sobre pastoreada, ampliamente atravesada por caminos y con pequeños parches de vegetación natural, muy separados entre sí, lo que deja a las lagartijas muy expuestas a los predadores. Estas diferencias espaciales, harían presumir que los individuos de ambos lados de la bahía pertenecerían a subpoblaciones diferentes. No obstante, la ausencia de diferencias genéticas entre las muestras sugiere que en el área de estudio todos los individuos serían igualmente propensos a aparearse entre sí, independientemente de la distancia espacial. Futuros estudios que analicen la capacidad de dispersión que tienen estas lagartijas, así como también quienes son los que se dispersan podrían explicarnos estos resultados.

INTEGRACIÓN Y CONCLUSIONES

FINALES

El objetivo de esta tesis fue estudiar características morfológicas, genéticas, funcionales y ecológicas en una población de lagartijas patagónicas del grupo *Liolaemus fitzingerii*, analizando su relación con patrones de coloración dorsales y ventrales a fin de inferir la o las estrategias reproductivas que utilizan. A lo largo de los cinco capítulos anteriores se describió la morfología corporal, desempeño (velocidad máxima de carrera y fuerza máxima de mordida), comportamiento social, uso del espacio, ocupación del microhábitat y la estructura genética poblacional de una población de *Liolaemus xanthoviridis* de la Bahía Isla Escondida (Rawson, Chubut, Argentina). Se puso particular énfasis en la relación de estos atributos con el sexo y los patrones de coloración de los individuos. Bajo la hipótesis que machos y hembras de *Liolaemus xanthoviridis* presentan diferentes estrategias reproductivas, y dentro de cada sexo la presencia de morfos de coloración se asocia con estrategias reproductivas alternativas.

A lo largo de todo el estudio descubrí que machos y hembras utilizaron diferentes estrategias reproductivas, las cuales quedaron evidentes por diferencias en: caracteres morfológicos externos, forma de uso del espacio y el comportamiento social de los diferentes sexos. Sin embargo, no encontré diferentes estrategias reproductivas intrasexuales en función de la coloración dorsal y el melanismo ventral de los individuos. Por lo tanto, la hipótesis bajo la cual se llevó a cabo esta tesis no es completamente aceptada ni rechazada, ya que si bien a nivel intrasexual no se encontraron evidencias directas de la presencia de estrategias reproductivas asociadas a la coloración, es necesario profundizar en temas que en esta tesis no se analizaron, como la preferencia de hembras por machos con distinto fenotipo, así como también si los patrones de coloración encontrados no están sesgados a la percepción humana, entre otros aspectos a profundizar.

A modo general a continuación se presentan las principales conclusiones derivadas de todo este estudio así como la relación entre las características analizadas:

-Marcado dimorfismo sexual en tamaño de las lagartijas, siendo los machos más grandes que las hembras. Así como también se registraron en ambos sexos polimorfismos de coloración dorsal y melanismo ventral.

-La morfología corporal externa y los patrones de coloración y melanismo mostraron una asociación. Se observó que los machos de coloración “amarilla-verdosa”, fueron los más grandes y robustos con altos niveles de melanismo ventral, seguidos por los “amarillos”, luego los “naranja-amarillentos” y finalmente los “marrones con líneas rojizas” que fueron los más pequeños. En el caso de las hembras ocurrió algo similar, aunque entre las “amarillas” y las “naranjas-amarillentas” no hubo diferencias, siendo las hembras “amarillas-verdosas” las más grandes, que se asociarían a un mayor tamaño de puesta.

-El melanismo ventral fue un caso particular, ya que no solo encontré variaciones entre individuos, sino también dentro de un mismo individuo. Llegando a la conclusión que en estas lagartijas el melanismo ventral se incrementa a medida que incrementan su longitud hocico cloaca, y además los machos son más melánicos que las hembras. Es por ello, que los machos de coloración “amarilla-verdosa” y “amarilla” son los que presentaron los mayores niveles de melanismo ventral.

- Con respecto a las medidas de desempeño, ninguna se diferenció entre los sexos ni se asoció a los polimorfismos de coloración y melanismo. Lo que podría ser explicado por la falta de territorialidad en machos y la baja agresividad observada en la especie. Se puede especular que los individuos que no defienden un territorio de potenciales rivales, no necesitan un gran desempeño de carrera (para patrullar un área) o una gran fuerza de mordida pues estas características no representarían una ventaja a nivel reproductivo.

- Los individuos no se diferenciaron en el uso del microhábitat, es decir, no habría adaptación divergente de los sexos y morfos a distintos microhábitats. Este último resultado reforzaría la idea que la presencia de morfos en esta especie, estaría vinculado con aspectos reproductivos, aunque la coloración dorsal en esta especie también podría funcionar como coloración críptica.

-El uso del espacio de esta especie se diferenció entre los sexos, los machos presentaron áreas de acción asociadas al tamaño corporal y mayores que las hembras. Sin embargo no encontré que el área de acción que estuviera asociada a la coloración dorsal y melanismo ventral de los individuos. El solapamiento intersexual fue alto, siendo los machos los que solaparon principalmente el área de acción de las hembras. Mientras que el solapamiento intrasexual fue muy bajo entre hembras pero no entre

machos, entre los cuales fue muy variable. Esto puede indicar que las hembras serían territoriales y los machos no (al menos respecto a el área de acción completa), tal vez existiendo un sistema de jerarquía de dominancia (Rose, 1982; Ruby, 1976). Hay autores (Burt, 1943; Kaufmann, 1983; Kerr, 2006) que consideran que la falta de solapamiento entre machos de sus áreas núcleos puede indicar territorialidad, éste patrón fue observado en *L. xanthoviridis*, por lo que en esta especie los machos podrían ser territoriales a nivel de su área núcleo. No obstante, cuando realicé los enfrentamientos (Cap.3) en función del recurso territorio, los machos estaban en terrarios de áreas muy pequeñas (en relación a las áreas que ocupan en estado silvestre), por lo que el terrario representaba su refugio y de todas forma prácticamente no mostraron despliegues agresivos hacia los machos intrusos, lo que podría ser evidencia de ausencia defensa del área núcleo. Sin embargo, se deberían realizar experiencias en campo con el objetivo de probar correctamente esta hipótesis.

-Los índices de agresividad y evasión no estuvieron asociados a la coloración dorsal y melanismo de los individuos, y la coloración dorsal de los machos no funcionaría como señal de advertencia hacia otros machos para evitar encuentros agonísticos. *L. xanthoviridis* no sería una especie agresiva (tanto machos como hembras). Ya que, a lo largo de todos los enfrentamientos el comportamiento más frecuente por parte residente e intrusos fue intentar escapar o mantenerse inmóviles, sin interactuar entre ellos. El bajo número de despliegues agresivos que se identificaron en los enfrentamientos de laboratorio, ya sea por parte de los residentes como de los intrusos, podría indicar que *L. xanthoviridis* elude las interacciones agresivas evitando encontrarse en el espacio (si bien los machos frecuentemente solaparon sus áreas de acción, también presentaron áreas muy grandes, que podrían prevenir los encuentros en una escala temporal). De hecho en campo nunca se observó interacción alguna entre individuos del mismo sexo. No obstante, otro tipo de comunicación, como las señales químicas, podría estar involucrada en las interacciones entre machos.

-Si bien en los enfrentamientos entre machos bajo el recurso hembra, los despliegues agresivos también fueron muy poco frecuentes y principalmente limitados a dos enfrentamientos donde hubo ataques físicos reiterados, los machos bajo esta condición presentaron índices de agresividad mayores que aquellos bajo el recurso territorio. Esto coincide con observaciones realizadas en el campo y con los resultados de los análisis genéticos de paternidad. En campo observé que los machos realizaban un

comportamiento que se conoce, como comportamiento de custodia, donde en lugar de defender un territorio defienden a una hembra de cerca, incluso después de llevar a cabo el apareamiento, probablemente para evitar que otro macho copule con la misma hembra y de esta forma asegurarse la fertilización de todos los huevos (Olsson, 1993a; Olsson et al., 1996; Cooper & Vitt, 1997; Bull & Pamula, 1998; Cuadrado, 1998; Martín & López, 1999). En concordancia con esto, los análisis de paternidad, revelaron que los huevos analizados de cada puesta pertenecían a un único y distinto macho (es decir, los huevos de tres puestas analizadas, fueron fertilizadas por machos diferentes), en otras palabras eran monopaternas, aunque hay que tener en cuenta que se analizaron sólo tres puestas y no pude procesar el 100% de los huevos de cada puestas, por lo cual los resultados de paternidad son parciales.

En general se ha documentado que la mayoría de las especies de lagartijas presentan un sistema de apareamiento poligínico, donde la estrategia del macho implica mantener un gran territorio exclusivamente que acapare el área de muchas hembras con las que se aparea, lo cual no se ajusta a los resultados registrados para *L. xanthoviridis*. Sin embargo, Stamp (1983), sugiere que en las especies no territoriales podría existir una poliginia alternativa relacionada con la selección epigámica. Supongamos que los machos no territoriales han extendido sus áreas de acción que se solapan ampliamente con el área de acción de las hembras, el resultado sería una mayor variedad de machos por hembra. Las hembras podrían preferir aparearse con machos que posean ciertas características como por ejemplo, gran tamaño corporal, colores brillantes, aromas tentadores o técnicas de cortejo extravagantes. Si los machos fueran suficientemente variables, los machos más "atractivos" podrían alcanzar más apareamientos que los machos menos atractivos. Esto también podría dar lugar a un sistema de apareamiento poligínico (Stamp, 1983). *Liolaemus xanthoviridis* podría ser un caso de este tipo. Los resultados obtenidos en esta tesis indicarían que en esta especie la coloración dorsal y el melanismo no están directamente asociados a la o las estrategias reproductivas que utilizan estos individuos, pero podrían ser un resultado colateral de la selección para individuos de mayor tamaño corporal que tendrían ventajas frente a los más pequeños (presentan áreas de acción más grandes, acaparan mayor cantidad de hembras) o características como tamaño y coloración podría ser seleccionadas por las hembras. Y por lo tanto la preferencia de las hembras al momento de seleccionar a un macho para aparearse podría ser más importante que la competencia entre machos. En lagartijas rara vez se ha registrado la elección de las hembras en función del fenotipo de los machos y

en los casos que esto ha sido probado las especies no eran territoriales (Cooper & Vitt 1993; Censky 1997) excepto por *Urosaurus ornatus* (Hamilton & Sullivan, 2005). Por lo tanto, futuros estudios de selección sexual bajo el enfoque intersexual, donde se analicen las preferencias de las hembras en función de la morfología corporal de los machos serían necesarios, para esclarecer esto y terminar de evaluar si la coloración cumple algún rol reproductivo, en estas lagartijas y podría explicar los resultados registrados a lo largo de esta tesis. Por otro lado los resultados obtenidos podrían ser consecuencia de que la medición e interpretación de la coloración la realicé bajo la percepción visual humana y no desde la percepción visual de las lagartijas. Ya que incluso aunque machos y hembras presenten coloración similar, pueden diferir en las características espectrales UV y por ende ser percibidos de manera diferente por los reptiles. De hecho, se ha registrado que algunas especies son dicromáticas en el espectro visible y en el ultravioleta, mientras que en otras el dicromatismo solo se encuentra en la región ultravioleta. Por lo cual, son necesarios estudios que evalúen si las especies del género *Liolaemus* tiene la capacidad de percibir la coloración UV y si es así, realizar nuevas estudios donde se analice la coloración desde esta perspectiva y se revalúe la relación entre los atributos considerados en esta tesis.

-Finalmente debo destacar los resultados obtenidos respecto a la estructura genética de la población de *Liolaemus xanthoviridis* seguida a lo largo de todo este estudio, la cual mostró una gran diversidad genética, extendiéndose por toda la Bahía de Isla Escondida. Esto es muy interesante, porque la especie presenta una distribución geográfica restringida y dado que el área que abarqué en este trabajo fue de solo 3ha, la alta variabilidad genética observada es relevante, ya que implica que es una población que está bien conservada o que no estaría en peligro su permanencia. Futuros estudios en otras áreas geográficas, son necesarios para analizar los mismos parámetros genéticos y evaluar si todas las poblaciones de esta especie se encuentran en estados similares o si la población de Isla Escondida, es un relicto de la población ancestral que sigue conservando su variación. Avila et al. (2006) sugieren que el área geográfica pequeña que ocupa esta especie podría haber servido como un refugio durante los recientes ciclos glaciales, donde poblaciones aisladas podrían haber alcanzado cierto grado de diferenciación. Evaluar las características genéticas de una población es esencial a la hora de diseñar planes de manejo para la conservación de las especies, tanto sea a modo preventivo como también para recuperar especies amenazadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala CS. 2007. Phylogeny of the boulengeri group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa*, 1538: 1–84.
- Abdala CS; Manuel J; Gómez D; Isabel V & Heredia J. 2012a. From the far reaches of Patagonia: new phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa*, 3301: 34–60.
- Abdala CS; Semhan R V; Azocar DLM; Bonino M; Paz MM & Cruz F. 2012b. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the description of three new taxa. *Zootaxa*, 3163: 1–32.
- Abell AJ. 1997. Estimating paternity with spatial behaviour and DNA fingerprinting in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 217–226.
- Adolph SC. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology*, 71: 315–327.
- Alberts AC. 1989. Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: implications for pheromone detection. *Animal Behaviour*, 38: 129–137.
- Alberts AC; Lemm JM; Perry AM; Morici LA & Phillips JA. 2002. Temporary alteration of local social structure in a threatened population of Cuban iguanas (*Cyclura nubila*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 324–35
- Allen GL. 1999. Spatial abilities, cognitive maps, and wayfinding. En Colledge RC, editor. *Wayfinding Behavior: Cognitive Mapping and Other Spatial Processes*. The Johns Hopkins University Press, USA. Pags.46–80.
- Allendorf FW & Leary RF. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of birds and mammals. En Soulé ME, editor. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, USA. Pags.57–76.
- Altmann J; Alberts S & Haines SA. 1996. Behaviour predicts genetic structure in a wild primate group. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 93:5797–5801
- Amos W; Twiss S; Pomeroy P & Anderson S. 1993. Male mating success and paternity in the grey seal, *Halichoerus grypus*, a study using DNA fingerprinting. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 252: 199–207.
- Anderson RA & Vitt LJ. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84: 145–157
- Andersson M.1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, USA. Pags.599.
- Arago P; López P & Martín J. 2004. The Ontogeny of Spatio-Temporal Tactics and Social Relationships of Adult Male Iberian Rock Lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology*, 1019: 1001–1019.
- Aragón P; Lopez P & Martin J. 2006. Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 762–769.

- Archer J. 1988. The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ariani CV; Pickles RSA; Jordan WC; Lobo-Hajdu G & Rocha CFD. 2013. Mitochondrial DNA and microsatellite loci data supporting a management plan for a critically endangered lizard from Brazil. *Conservation Genetics*, 14: 943–951.
- Arnold SJ. 1983. Morphology, performance, and fitness. *American Zoologist*, 23: 347–61.
- Asai S; Shimoda C; Nishiumi I; Eguchià K & Yamagishi S. 1999. Development and cross-species comparison of microsatellite markers in two lizard species, *Lacerta vivipara* and *Podarcis muralis*. *Molecular ecology*, 8: 513–525.
- Astudillo G V; Acosta JC; Villavicencio HJ & Córdoba MA. 2015. Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional. *Cuadernos de Herpetología*, 29: 1–13.
- Attum OA & Eason PK. 2006. Effects of vegetation loss on a sand lizard. *Journal of Wildlife Management*, 70: 27–30.
- Auffenberg, W. 1978. Social and feeding behavior in *Varanus komodoensis*. En Greenberg N & MacLean PD, editors. Behavior and Neurology of Lizards. National Institute of Mental Health, USA. Pags.301– 330.
- Avila LJ; Montero R & Morando M. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbenas de la Argentina. En Lavilla E; Richard E & G. Scrocchi, editores. Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina, Argentina. Pags.51–74.
- Avila LJ; Morando M & Site JWS Jr. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 89: 241–275.
- Avila LJ; Morando M & Sites Jr. JW. 2008. New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Herpetology*, 42: 186–196.
- Avila LJ; Morando M; Pérez DR & Sites Jr. JW. 2010a. A new species of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Cordillera del Viento, northwestern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa*, 2667: 28–42.
- Avila LJ; Pérez CH & Morando M. 2010b. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata) from southwestern Rio Negro province, northern Patagonia, Argentina. *Zootaxa*, 2434: 47–59.
- Bagnara JT & Hadley ME. 1973. Chromatophores and color change: the comparative physiology of animal pigmentation. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, N.J.
- Baird TA; Acree MA & Sloan CL. 1996. Age and gender-related differences in the social behavior and mating success of free-living collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Copeia*, 1996: 336–347.
- Baird TA; Fox SF & McCoy JK. 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. *Behaviour Ecology*. 8: 506–517.
- Baird TA; Hranitz JM; Timanus DK & Schwartz AM. 2007. Behavioral attributes influence annual mating success more than morphological traits in male collared lizards. *Behavioral Ecology*, 18: 1146–1154.
- Baird TA; Timanus DK & Sloan CL. 2003. Intra and intersexual variation in social behaviour: effects of ontogeny, phenotype, resources and season. En Fox SF; McCoy JK and Baird TA, editors. Lizard social behavior. The Johns Hopkins University Press, USA. Pags.7–46.
- Balloux F & Lugon-Moulin N. 2002. The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11: 155–165
- Bartholomew GA. 1958. The role of physiology in the distribution of vertebrates. En Hubbs CL, editor. Zoogeography. American Association for the Advancement of Science, USA. Pags.81–95.
- Bartholomew GA. 1970. A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*, 24: 546–559.
- Bateman AJ. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349–368.
- Batzli GO & Henttonen H. 1993. Home range and social organization of the singing vole (*Microtus miurus*). *Journal of Mammalogy*, 74: 868–878.
- Bauwens D; Nuijten K; van Wezel H & Verheyen RF. 1987. Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphibia-Reptilia*, 8: 49–57.
- Beletsky LD & Orians GH. 1989. Territoriality among male red-winged blackbirds: III. Testing hypotheses of territorial dominance. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 333–339.
- Benabib M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs*, 8: 160–180.
- Bennett AF & Ruben JA. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science*, 206: 649–654.
- Bennett AF. 1980. The thermal dependence of lizards behavior. *Animal Behavior*, 28: 752–762.
- Bennett AF. 1991. The evolution of activity capacity. *Journal of Experimental Biology*, 160: 1–23.
- Berry K. 1974. The ecology and behavior of the chuckwalla, *Sauromalus obesus*. *University of California Publications in Zoology*, 101: 1–50.
- Biotas™ (2004). Ecological Software Solutions LLC. Hegymagas, Hungary. Version 2.0a 3.8.
- Birkhead TR. & Møller AP. 1992. Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences. Academic Press, UK.
- Blanc CP & Carpenter CC. 1969. Studies on the Iguanidae of Madagascar. III. Social and reproductive behavior of *Chalarodon madagascariensis*. *Journal of Herpetology*, 3: 125–134.
- Böhm M; Wolff I; Scholzen TE; Robinson SJ; Healy E; Luger T; Schwarz T & Schwarz A. 2005. α -melanocyte-stimulating hormone protects from ultraviolet radiation-

- induced apoptosis and DNA damage. *Journal of Biological Chemistry*, 280: 5795–5802.
- Bonine KE & Garland T Jr. 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology*, 248: 255–265.
- Börger L; Franconi N; Ferretti F; Meschi F; De Michele G; Gantz A & Coulson T. 2006. An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level determinants of animal home range size. *The American Naturalist*, 168: 471–85.
- Bórges-Landáez, PA & Shine R. 2003. Influence of toe-clipping on running speed in *Eulamprus quoyii*, an australian scincid lizard. *Journal of Herpetology*, 37: 592–595
- Botstein D; White RL; Skolmick H; Davis RW. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphism. *The American Journal of Human Genetics*, 32: 314–331.
- Bowmaker JK; Loew ER y Ott M. 2005. The cone photoreceptors and visual pigments of chameleons. *Journal of Comparative Physiology A- Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 191: 925-932.
- Bradbury JW & Vehrencamp SL. 1998 Principles of animal communication. Sunderland, USA.
- Brandt Y. 2003. Lizard threat display handicaps endurance. *Proceedings of the Royal Society B*, 270: 1061–1068.
- Brecko J; Huyghe K; Vanhooydonck B; Herrel A; Grbac I & Van Damme R. 2008. Functional and ecological relevance of intraspecific variation in body size and shape in the lizard *Podarcis melisellensis* (Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 94: 251–264.
- Breitman, MF; Morando M & Avila LJ. 2013. Past and present taxonomy of *Liolaemus lineomaculatus* section (Liolaemidae): is the morphological arrangement hypothesis valid? *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 612–668.
- Brown JL & Orians GH. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 1: 239–269.
- Brown JL. 1975. The evolution of behavior. Norton, USA.
- Brown JL. 1987. Helping and communal breeding in birds: Ecology and evolution. Princeton University Press, USA.
- Brown RP & Pérez-Mellado V. 1994. Ecological energetics and food acquisition in dense Menorcan islet populations of the lizard *Podarcis lilfordi*. *Functional Ecology*, 8: 427–434.
- Bull C. 2000. Monogamy in lizards. *Behavioural processes*, 51: 7–20.
- Bull CM & Pamula Y. 1996. Sexually dimorphic head sizes and reproductive success in the sleepy lizard *Tiliqua rugosa*. *Journal of Zoology*, 240: 511–521.
- Bull CM & Pamula Y. 1998. Enhanced vigilance in monogamous pairs of the lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behaviour Ecology*, 9: 452–455.
- Burkart R; Bárbaro NO; Sánchez RO & Gómez DA. 1999. Ecorregiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires.

- Burkhardt D. 1989. UV vision: a bird's eye view of feathers. *Journal of Comparative Physiology A*, 164: 787-796.
- Burt WH. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, 24: 346-352.
- Bustos Zagal MG; Manjarrez J & Castro-Franco R. 2013. Uso de microhábitat y termorregulación en *Scleroporos horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 29: 153-163.
- Butler MA; Sawyer SA & Losos JB. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*, 447: 202-205.
- Cabrera MP & Scrocchi G. 2012. Áreas de acción en *Liolaemus espinozai* (Squamata: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 56: 54-65.
- Calsbeek R; Bonneaud C; Prabhu S; Manoukis N & Smith TB. 2007. Multiple paternity and sperm storage lead to increased genetic diversity in the Cuban anole, *Anolis sagrei*. *Evolutionary Ecology Research*, 9: 495-503.
- Cánovas MG; Acosta JC; Villavicencio HJ & Marinero AJ. 2006. Dimorfismo sexual y morfometría de una población de *Liolaemus olongasta* (Iguania: Liolaeminae) en La Laja, Albardón, San Juan, República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 19: 57-61.
- Carothers JH. 1984 Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 124: 244-254.
- Carpenter CC & Ferguson GW. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. En Ganz C & Tinkle DW, editors. *Biology of the Reptilia: Ecology and Behaviour*. Academic Press, USA. Pags.335-554.
- Carpenter CC. 1978. Ritualistic social behaviors in lizards. En Greenberg, N. & McLean, PD, editors. *Behavior and Neurology of Lizards: an Interdisciplinary Colloquium*. National Institute of Mental Health, USA. Pags.253-267.
- Cary TR & Nickell CD. 1999. Isolation of microsatellite loci from a social lizard, *Egernia stokesii*, using a modified enrichment procedure. *The Journal of Heredity*, 90: 300-327.
- Caujapé-Castells J. 2006. *Brújula para Bótanicos Desorientados en la Genética de Poblaciones*. Exegen Ediciones. Gran Canaria, España.
- Cea D'Ancona MA. 2016. *Análisis discriminante*. CIS, España.
- Cei JM & Scolaro JA. 1980. Two New Subspecies of the *Liolaemus fitzingeri* Complex from Argentina. *Journal of Herpetology*, 14: 37-43.
- Cei JM. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino, Monografie*, 14: 1-949.
- Cei, JM. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, Monographie*, 4: 1-527.
- Censky EJ. 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard, *Ameiva plei*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 221-225.
- Chai B; Li JY; Zhang W; Newman E; Ammori J & Mulholland MW. 2006. Melanocortin-4 receptor-mediated inhibition of apoptosis in immortalized

- hypothalamic neurons via mitogen-activated protein kinase. *Peptides*, 27: 2846–2857.
- Chappell MA; Zuk M; Johnsen TS & Kwan TH. 1997. Mate choice and aerobic capacity in red junglefowl. *Behaviour*, 134: 511–529.
- Cheviron ZA, Hackett SJ & Brumfield RT. 2006. Sequence variation in the coding region of the melanocortin-1 receptor gene (MC1R) is not associated with plumage polymorphism in the Blue-crowned Manakin (*Lepidothrix coronata*). *Proceedings of the Royal Society B*, 273:1613–1618
- Christian KA. & Waldschmidt S.1984. The relationship between lizards home range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*, 40: 68–75.
- Clóvis SB & Verrastro L. 2008. Annual activity of the lizard *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Liolaemidae) in the coastal sand dunes of southern Brazil. *Iheringia*, 98: 156–160.
- Clusella Trullas S; van Wyk JH & Spotila JR. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32: 235–245.
- Collias NE. 1944. Aggressive behavior among vertebrate animals. *Physiological Zoology*, 17: 83–123.
- Coltman DW; Bancroft DR; Robertson A; Smith JA; Clutton-Brock TH & Pemberton JM. 1999. Male reproductive success in a promiscuous mammal: Behavioural estimates compared with genetic paternity. *Molecular Ecology*, 8: 1199–1209.
- Converse SJ & Savidge JA. 2003. Ambient temperature, activity, and microhabitat use by Ornate Box Turtles (*Terrapene ornata ornata*). *Journal of Herpetology*, 37: 665– 670.
- Convey P. 1989. Post-copulatory guarding strategies in the non-territorial dragonfly *Sympetrum sanguineum* (Müller) (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 37: 56–63.
- Cooper SJ; Bull CM & Gardner MG. 1997. Characterization of microsatellite loci from the socially monogamous lizard *Tiliqua rugosa* using a PCR-based isolation technique. *Molecular ecology*, 6: 793–795.
- Cooper WE & Vitt LJ. 1987. Deferred agonistic behavior in a long-lived scincid lizard *Eumeces laticeps*. *Oecologia*, 72: 321–326
- Cooper WE & Vitt LJ. 1993. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 45: 683–693.
- Cooper WE & Vitt LJ. 1997. Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. *Amphibia Reptilia*, 18: 59–73.
- Cooper WE Jr. & Burns N. 1987. Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Animal Behaviour*, 35: 526–532.
- Cooper WE Jr. & Greenberg N. 1992: Reptilian coloration and behavior. En Gans C & Crews D, editors. *Biology of the Reptilia Physiology, Hormones, Brain and Behavior*. University of Chicago Press, USA. Pp. 298–422.

- Cooper WE; Pérez-Mellado V; Baird TA; Caldwell JP & Vitt LJ. 2004. Pursuit deterrent signalling by the Bonaire whiptail lizard *Cnemidophorus murinus*. *Behaviour*, 141: 297–311.
- Cosse M; González S & Maldonado JE. 2007. Cross-amplification tests of ungulate primers in the endangered Neotropical pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Genetics and Molecular Research*, 6: 1118–1122.
- Cott HB. 1940. Adaptive Coloration in Animals. Methuen, UK.
- Cox RM; Skelly SL & John-Alder HB. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57: 1653–69.
- Crook D. 2004. Is the home range concept compatible with the movements of two species of lowland river? *Journal of Animal Ecology*, 73: 353–366.
- Cuadrado M. 1998. The influence of female size on the extent and intensity of mate guarding by males in *Chamaeleo chamaeleon*. *Journal of Zoology*, 246: 351–358.
- Darwin C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. John Murray, UK
- DeYoung RW & Honeycuttthe RL. 2005. Molecular toolbox: genetic techniques in wildlife ecology and management. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1362–1384.
- Dias EJR & Rocha CF. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *The Society for the Study of Amphibians and Reptiles*, 38: 586–588.
- Dodd CK. 1993. The effects of toe-clipping on sprint performance of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Journal of Herpetology*, 27: 209–213.
- Ducrest AL; Keller L & Roulin A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 502–10.
- Ellingson JM; Fleishman LJ & Loew ER. 1995. Visual pigments and spectral sensitivity of the diurnal gecko *Gonatodes albogularis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 177: 559-567.
- Emlen ST & Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215–223.
- Endler JA. 1984 Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22: 187–231.
- Endler JA. 1986. Defense against predators. En M. E. Feder and G. V. Lauder (Eds.), *Predator- Prey Relationships: Perspectives and Approaches from the Study of Lower Vertebrates*. University of Chicago Press, U.S.A. Pp. 109– 134.
- Enquist M & Leimar O. 1983: Evolution of fighting behaviour: decision rules and assessment of relative strength. *Journal of Theoretical Biology*, 102: 387–410.
- Enquist M & Leimar O. 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127: 187–205.
- Enquist M. 1985. Communication during aggressive interactions with particular reference in variation in choice and behaviour. *Animal Behaviour*, 33: 1152–1161.

- Escudero PC; Minoli I; Frutos N; Avila LJ & Morando M. 2012. Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: *Liolaemus*). *Cuadernos de Herpetología*, 26: 79–89.
- Etheridge R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* (Tschudi, 1845), and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates*, 3142: 1–34.
- Evanno G; Regnaut S & Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14: 2611–2620.
- Fairbairn D. 1990. Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *American Naturalist*, 136: 61–86.
- Fairbairn D. 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.
- Falush D, Stephens M & Pritchard JK. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 164: 1567–1587.
- Fisher M & Muth A. 1989. A technique for permanent marking lizards. *Herpetologica Review*, 20: 45–46.
- Fitch HS. 1976. Sexual size differences in the mainland anoles. *Occasional papers of the Museum of Natural History Univ. Kansas*, 50: 1–21.
- Fitch HS. 1981. Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous publication Museum of Natural History Univ. Kansas*, 70: 1–72
- Fitze PS; Le Galliard JF; Federici P; Richard M & Clobert J. 2005. Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards. *Evolution*, 59: 2451–2459.
- Fleishman LJ & Persons M. 2001. The influence of stimulus and background colour on signal visibility in the lizard *Anolis cristatellus*. *Journal of Experimental Biology*, 204: 1559–1575.
- Fleishman LJ; Bowman N; Saunders D; Miller WE; Rury MJ & Loew ER. 1997. The visual ecology of Puerto Rican anoline lizards: habitat light and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*, 181: 446–460.
- Fleishman LJ; Loew ER & Leal M. 1993. Ultraviolet vision in lizards. *Nature*, 365: 397.
- Fleming TH & Hooker RS. 1975. *Anolis cupreus*: the response of a lizard to tropical seasonality. *Ecology*, 56: 1243–1261.
- Font E & Molina-Borja M. 2004. Ultraviolet reflectance of color patches in *Gallotia galloti* from Tenerife, Canary Islands. En: Pérez-Mellado V; Riera N & Perera A, editors. *The Biology of Lacertid Lizards*. Institut Menorquí d'Estudis, Menorca. Pp. 201–221.
- Fox DL. 1976. *Animal biochromes and structural colours: physical, chemical, distributional and physiological features of coloured bodies in the animal world*. University of California Press, USA.

- Fox F; Rose E & Myers R. 1981. Dominance and the acquisition of superior home ranges in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*, 62: 888–893.
- Fox SF & Shipman PA. 2003. Social behavior at high and low elevations: environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus*. En Fox SF; McCoy JK & Baird TA, editors. Lizard Social Behavior. The John Hopkins University Press, USA. Pags.310–354.
- Fox SF; McCoy JK & Baird TA. 2003. Lizard social behavior. John Hopkins University Press, USA.
- Freeland JR. 2005. Molecular Ecology. Wiley. Canada
- Frutos N & Belver LC. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, Provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 21: 83–92.
- Frutos N. 2009. Dominio vital, movimiento y ritmo de actividad en una comunidad de saurios patagónicos del clado Liolaemini: un análisis evolutivo. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- Frutos N; Camporro LA & Avila LJ. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana*, 71: 142–149.
- Futuyma DJ. 2005. Evolution. Sinauer Associates, USA.
- Galan M; Cosson JF; Aulagnier S; Maillard JC; Thévenon S & Hewison AJM. 2003. Cross-amplification tests of ungulate primers in roe deer (*Capreolus capreolus*) to develop a multiplex panel of 12 microsatellite loci. *Molecular Ecology Notes*, 3: 142–146.
- Garcia TS & Sih A. 2003. Color change and color-dependent behavior in response to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Oecologia*, 137: 131–9.
- García-Berthou E. 2001. On the misuse of residuals in ecology: testing regression residual vs the analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology*, 70: 708–711.
- Garland Jr T; Hankins E & Huey RB. 1990. Locomotor capacity and social dominance in male lizards. *Functional Ecology*, 4: 243–250.
- Garland T Jr. 1993. Locomotor performance and activity metabolism of *Cnemidophorus tigris* in relation to natural behaviors. En JW Wright & Vitt JL, editors. Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*). Oklahoma Museum of Natural History, USA. Pags.163–210.
- Garrigós Esquer YS. 2008. Variación y estructura genética en la lagartija de cola rayada *Aspidoscelis hyperythra* (Sauria: Teiidae) mediante en el uso de marcadores microsatélites. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, México.
- Gaulin S & Hoffman HA.1988. Evolution and development of sex difference in spatial ability. En Betzig L; Muldr MB & Turke P, editors. Human Reproductive Behaviour: a Darwinian perspective. Cambridge University Press, UK. Pags.129 – 152.
- Gautestad AO & Mysterud I. 2005. Intrinsic scaling complexity in animal dispersion and abundance. *American Naturalist*, 165: 44– 55

- Getting SJ. 2006. Targeting melanocortin receptors as potential novel therapeutics. Se incluyen resultados de *Pharmacology & Therapeutics*, 111: 1–15.
- Ginsberg J & Huck U. 1989. Sperm competition in mammals. *Tree*, 4: 74–79.
- Gnu General Public License Version 2, June 1991. Copyright (C) 1989, 1991 Free Software Foundation, Inc. 59 Temple Place, Suite 330, Boston, MA 02111–1307 USA
- Götmark F; Winkler DW & Andersson M. 1986. Flock-feeding on fish schools increases individual success in gulls. *Nature*, 319: 589–591.
- Greenberg B & Noble GK. 1944. Social behavior of the American chameleon (*Anolis carolinensis* Voigt). *Physiological Zoology*, 17:191–201.
- Griffith SC; Parker, TH & Olson VA. 2006. Melanin versus carotenoid based sexual signals: is the difference really so black and red? *Animal Behaviour*, 71: 749–763.
- Gullberg A; Olsson M & Tegelstrom H. 1997. Male mating success, reproductive success and multiple paternity in a natural population of sand lizards: behavioural and molecular genetics data. *Molecular Ecology*, 6: 105–112.
- Gullberg A; Tegelstrom H & Olsson M. 1997. Microsatellites in the Sand Lizard (*Lacerta agilis*): description, variation, inheritance, and applicability. *Biochemical Genetics*, 35: 281–295.
- Gunn, A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African Armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 86: 125–13
- Hadley ME.1997. Comparative aspects of non-mammalian pigmentation: regulation of pigment cells. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 10: 114.
- Haenel GJ; Smith LC & Johnalder HB. 2003. Home range analysis in *Sceloporus undulatus* (Eastern Fence Lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *The American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, 2003: 99–112.
- Halloy M & Robles C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 38: 118–129.
- Halloy M. 1996. Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropiduridae), a South American lizard. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 32: 43–57.
- Halloy M; Etheridge R & Burghardt G. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the *boulengeri* group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12: 1–37.
- Halloy, 1996JW. 1974. Home-range size and overlap in *Sceloporus undulatus erythrocheilus* (Reptilia: Iguanidae). *Copeia*, 1974: 332–337.
- Hamilton PS & Sullivan BK. 2005. Female mate attraction in ornate tree lizards, *Urosaurus ornatus*: a multivariate analysis. *Animal Behaviour*, 69: 219–224.
- Hammond KA; Chappell MA; Cardullo RA., Lin RS & Johnsen TS. 2000. The mechanistic basis of aerobic performance variation in red junglefowl. *Journal of Experimental Biology*, 203: 2053–2064.

- Hancock JM. 1999. Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. En Goldstein DB & Schlötterer C, editors. *Microsatellites, Evolution and Applications*. Oxford University Press, UK. Pags.1–10.
- Hanna N; Brown D; Avila LJ; Sites JW; Morando M & Fontanella FM. 2012. Characterization of 10 polymorphic microsatellite loci in the South American lizard *Liolaemus fitzingerii* with cross-amplification in *L. chehuachekenk*. *Conservation Genetics Resources*, 4: 105–107.
- Harosi FI. 1985. The visual system. En Fein A & Levine JS, editors. Liss Press, EEUU. Pp. 41-55
- Harris VA. 1964. *The Life of the Rainbow Lizard*. Hutchison & Co, UK.
- Hartl DL & Clark AG. 1997. *Principles of Population Genetics*. Third Edition. Sinauer Associates, USA.
- Healey M; Uller T & Olsson M. 2007: Seeing red: morph specific contest success, and survival rates, in a colour polymorphic agamid lizard. *Animal Behaviour*, 74: 337–341.
- Healey M; Uller T & Olsson M. 2008. Variety is the spice of life: female lizards choose to associate with colour polymorphic male dyads. *Ethology*, 114: 231–237.
- Heatwole H. 1977. Vital limit and evaporative water loss in lizards (Reptilia, Lacertilia): a critique of new data. *Journal of Herpetology*, 11: 341–348.
- Hendry AP; Kelly ML; Kinnison MT & Reznick DN. 2006. Parallel evolution of the sexes? Effects of predation and habitat features on the size and shape of wild guppies. *Journal Evolutionary Biology*: 19: 741–754.
- Herrel A; Spithoven L; Van Damme R & DeVree F. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology*, 13: 289–297.
- Hertz PE; Huey RB & Nevo E. 1982. Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, 30: 676–679.
- Hews DK. 1993. Food resources affect female distribution and male mating opportunities in the iguanid lizard *Uta palmeri*. *Animal Behaviour*, 46: 279–29.
- Hoekstra HE; Hirschmann RJ; Bunday RA; Insel PA & Crossland JP. 2006. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern. *Science*, 313: 101–104
- Hofer R & Mokri C. 2000. Photoprotection in tadpoles of the common frog, *Rana temporaria*. *Journal of photochemistry and photobiology, Biology*, 59: 48–53.
- Holt RD. 1987. Population dynamics and evolutionary processes: the manifold roles of habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1: 331–347.
- Hover EL. 1985. Differences in aggressive behavior between two throat color morphs in a lizard, *Urosaurus ornatus*. *Copeia*, 4: 933–940.
- Huey RB & Stevenson RD. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19: 357–366.
- Huey RB. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En Gans C & Pough FH, editors. *Biology of Reptilia*. Academic Press, UK. Pags.25–91.

- Huey RB. 1983. Natural variation in body temperature and physiological performance in a lizard (*Anolis cristatellus*). En Rhodin AGJ & Miyata K, editors. *Advances in Herpetology and Evolutionary Biology*. Museum of Comparative Zoology, USA. Pags.484–490.
- Huey RB. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137: 91–115.
- Huey RB; Partridge L & Fowler K. 1991. Thermal sensitivity of *Drosophila melanogaster* responds rapidly to laboratory natural selection. *Evolution*, 45: 751–6.
- Huey RB; Pianka ER; Schoener TW. 1983. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, USA.
- Hughes C. 1998. Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behaviour: a revolution results. *Ecology*, 79: 383–399.
- Hunt DM; Wilkie SE; Bowmaker JK & Poopalasundaram S. 2001. Vision in the ultraviolet. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 58: 1583–1598.
- Hunt S; Bennett ATD; Cuthill IC & Griffiths R. 1998. Blue tits are ultraviolet tits. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 265: 451–455.
- Hurtado-Gonzales JL & Uy JAC. 2009. Alternative mating strategies may favour the persistence of a genetically based colour polymorphism in a pentamorphic fish. *Animal Behaviour*, 77: 1187–1194.
- Husak JF & Fox SF. 2006. Field use of maximal sprint speed by collared lizards (*Crotaphytus collaris*): compensation and sexual selection. *Evolution*, 60: 1888–1895.
- Husak JF & Fox SF. 2008. Sexual selection on locomotor performance. *Evolutionary Ecology Research*, 10: 213–228.
- Husak JF & Rouse MN. 2006. Population variation in escape behavior and limb morphology of collared lizards (*Crotaphytus collaris*) in Oklahoma. *Herpetologica*, 62: 156–163.
- Husak JF. 2006. Does survival depend on how fast you can run or how fast you do run? *Functional Ecology*, 20: 1080–1086.
- Husak JF; Fox SF; Lovern MB & Van Den Bussche R. 2006a. Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole animal performance. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 60: 2122–30.
- Husak JF; Irschick DJ; McCormick SD & Moore IT. 2009. Hormonal regulation of whole animal performance: implications for selection. *Integrative and Comparative Biology*, 49: 349–53.
- Husak JF; Lappin KA; Fox SF & Lemos-Espinal JA. 2006b. Bite-force performance predicts dominance in male venerable Collared lizards (*Crotaphytus antiquus*). *Copeia*, 2006: 301–306.
- Huyghe K; Vanhooydonck B; Herrel A; Tadic Z & Van Damme R. 2007. Morphology, performance, behavior and ecology of three color morphs in males of the lizard *Podarcis melisellensis*. *Integrative and Comparative Biology*, 47: 211–20.

- 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.
- Irschick DJ & Lailvaux SP. 2006. Age-specific forced polymorphism: implications of ontogenetic changes in morphology for male mating tactics. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79: 73–82.
- Jaksić FM & Schwenk K. 2008. Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica*, 39: 457–461.
- Jaksic FM; Nuñez H & Ojeda FP. 1980. Body proportions, microhabitat selection, and adaptative radiation in *Liolaemus* lizards in Central Chile. *Oecología*, 45: 178–181.
- Jarman PJ. 1974. Social-organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215–269.
- Jarne P & Lagoda PJJ. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 424–429.
- Jawor JM & Breitwisch R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk*, 120: 249–265.
- Jenssen TA. 1970. Female response to filmed displays of *Anolis nebulosus* (Sauria, Iguanidae). *Animal Behaviour*, 18: 640–647.
- Jenssen TA; Orrell KS & Lovern MB. 2000. Sexual dimorphisms in aggressive signal structure and use by a polygynous lizard, *Anolis carolinensis*. *Copeia*, 2000: 140–149.
- Johansson H; Surget-Groba Y & Thorpe RS. 2008. Microsatellite data show evidence for male-biased dispersal in the Caribbean lizard *Anolis roquet*. *Molecular Ecology*, 17: 4425–4432.
- Johnsson JI & Forser A. 2002. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 282–286.
- Jones CM; Braithwaite VA & Healy SD. 2003. The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavioral Neuroscience*, 117: 403–411.
- Kacoliris F; Guerrero E; Molinari A & Williams J. 2009c. Nadando debajo de la arena: observaciones sobre un peculiar comportamiento en *Liolaemus multimaculatus*. *Cuadernos de Herpetología*, 23: 97–100.
- Kacoliris FP; Celsi CE & Monserrat AL. 2009a. Microhabitat use by the sand dune lizard *Liolaemus multimaculatus* in a pampean coastal area in Argentina. *Herpetological Journal*, 19: 61–67.
- Kacoliris FP; Williams JD; Quiroga S & Molinari A. 2011. Ampliación del conocimiento sobre uso de hábitat en *Liolaemus multimaculatus*, sitios de fuga. *Cuadernos de Herpetología*, 25: 5–10.
- Kacoliris FP; Williams JD; Ruiz de Arcaute C & Cassino C. 2009b. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 4: 229–234.
- Kaufmann JH. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, 58: 1–2.

- Kemp DJ & Wiklund C. 2004. Residency effects in animal contests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271: 1707–1711.
- Kerr GD & Bull CM. 2006. Movement patterns in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*): effects of gender, drought, time of year and time of day. *Journal of Zoology*, 269: 137–147.
- Kerr GD. 2006. Exclusive core areas in overlapping ranges of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behavioral Ecology*, 17: 380–391.
- Kettlewell HBD. 1973. The evolution of melanism: the study of a recurring necessity, with special reference to industrial melanism in the Lepidoptera. Oxford University Press, UK.
- Kiester AR; Gorman GC & Arroyo DC. 1975. Habitat selection behavior of three species of *Anolis* lizards. *Ecology*, 56: 220–225.
- Kingsolver JG & Wiernasz DC. 1991. Seasonal polyphenism in wing melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *American Naturalist*, 137: 816–830.
- Knowlton N. 1979. Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. *Animal Behaviour*, 27: 1022–1033.
- Kokko H. 1998. Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolution*, 17: 739–750.
- Kokko H; Brooks R; Jennions MD & Morley J. 2003. The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings Biological sciences The Royal Society*, 270: 653–64.
- Kozykariski LM. 2010. Organización social y dispersión en reptiles patagónicos: evaluando los efectos de la filogenia y el ambiente. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Córdoba.
- Kunz TH & Orrell KS. 2004. Reproduction, energy costs of. *Encyclopedia of Energy*, 5: 423–442.
- Kwiatkowski MA & Sullivan BK. 2002. Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*). *Evolution*, 56: 2039–2051.
- Kwiatkowski MA. 2003. Variation in conspicuousness among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (= *ater*). *Copeia*, 2003: 481–492.
- Labra A. 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology*, 112: 993–999.
- Lailvaux SP; Herrel A; Vanhooydonck B; Meyers JJ & Irschick DJ. 2004. Performance capacity, fighting tactics and the evolution of life-stage male morphs in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*). *Proceedings Biological sciences The Royal Society*, 271: 2501–2508.
- Laloi D; Richard M; Lecomte J; Massot M & Clobert J. 2004. Multiple paternity in clutches of common lizard *Lacerta vivipara*: data from microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 13: 719–723.
- Langkilde T; Schwarzkopf L & Alford R. 2003. An ethogram for adult male rainbow skinks, *Carlia jarnoldae*. *Herpetologica Journal*, 13: 141–148.
- Lanham EJ & Bull CM. 2004. Enhanced vigilance in groups in *Egernia stokesii*, a lizard with stable social aggregations. *Journal of Zoology*, 263: 95–99.

- Lappin AK & Husak JF. 2005. Weapon performance, not size, determines mating success and potential reproductive output in the collared lizard (*Crotaphytus collaris*). *American Naturalist*, 166, 426–436.
- Laspiur A & Acosta JC. 2007. Dimorfismo sexual de *Liolaemus cuyanus* Cei & Scolaro, 1980 (Iguania: Liolaemidae) en una población de San Juan, Argentina. *Revista Peruana de Biología*, 14: 47–50.
- Lassevich D. 2014. Utilización de microsatélites para el estudio de poblaciones silvestres de zorro de monte (*Cerdocyon thous*, Linnaeus, 1766). Tesis de Licenciatura. Universidad de la República, Uruguay.
- Lebas NR. 2001. Microsatellite determination of male reproductive success in a natural population of the territorial ornate Dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Molecular Ecology*, 10: 193–203.
- Leimar O & Enquist M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 111: 475–491.
- Loew ER; Govardovskii VI; Rohlich P & Szel A. 1996. Microspectrophotometric and immunocytochemical identification of ultraviolet photoreceptors in geckos. *Visual Neuroscience*, 13: 247- 256.
- Loew, E. R. 1994. A third, ultraviolet-sensitive, visual pigment in the Tokay gecko (*Gekko gekko*). *Vision Research*, 34: 1427-1431.
- López P & Martín J. 2001. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 49: 111–116.
- López P & Martín J. 2002a. Effects of Female Presence on Intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. *Aggressive Behavior*, 28: 491–498.
- López P & Martín J. 2002b. Locomotor capacity and dominance in male lizards *Lacerta monticola*: A trade-off between survival and reproductive success? *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 201–209.
- Losey GS. 2003. Crypsis and communication functions of UV-visible coloration in two coral reef damselfish, *Dascyllus aruanus* and *D. reticulatus*. *Animal Behaviour*, 66: 299-307.
- Lovern MB & Janssen T a. 2003. Form emergence and fixation of head bobbing displays in the green anole lizard (*Anolis carolinensis*): A reptilian model of signal ontogeny. *Journal of Comparative Psychology*, 117: 133–141.
- Luke CA. 1994. Evolution of color change in desert lizards. En Brown PR & Wrights JW, editors. *Herpetology of North American Deserts*. Proceedings of a Symposium. Southwestern Herpetologists Society, Excelsior, Minn. Pp. 143–158.
- Lythgoe JN. 1979. *The Ecology of Vision*. Oxford University Press, UK.
- Macedonia JM & Clark DL. 2003. Headbob display structure in the naturalized *Anolis* lizards of Bermuda : sex, context and population effects. *Journal of Herpetology*, 37: 266–276.
- Macedonia JM; James S; Wittle LW & Clark DL. 2000. Skin pigments and coloration in the Jamaican radiation of *Anolis* lizards. *Journal of Herpetology*, 34: 99-109.

- Mackintosh J. 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. *Journal of Theoretical Biology*, 211: 101–113.
- MacNab B. 1963. Bioenergetics and determination of home range size. *American Naturalist*, 97: 133–139.
- Mahrt LA. 1998a. Response to intruders and the dear enemy phenomenon in female tree lizards, *Urosaurus ornatus*, in relation to age and reproductive condition. *Journal of Herpetology*, 32: 162–168.
- Mahrt LA. 1998b. Territorial establishment and maintenance by female tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Journal of Herpetology*, 32: 176–182.
- Maia-Carneiro T & Rocha CF. 2013. Influences of sex, ontogeny and body size on the thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a restinga remnant in Southeastern Brazil. *Journal of Thermal Biology*, 38: 41–46.
- Manteuffel VM & Eiblmaier M. 2008. The influence of competitor density on space use in juvenile striped plateau lizards (*Sceloporus virgatus*). *Acta Oecologica*, 33: 365–371.
- Manzur MI & Fuentes ER. 1979. Polygyny and agonistic behavior in the tree-dwelling lizard *Liolaemus tenuis* (Iguanidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6: 23–28.
- Marshall TC; Slate J; Kruuk LEB & Pemberton JM. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7: 639–655.
- Martín J & López P. 1998. Shifts in microhabitat use by the lizard *Psammmodromus algirus*. Responses to seasonal changes in vegetation structure. *Copeia*, 1998: 780–786.
- Martin J & Lopez P. 1999. An experimental test of the costs of antipredatory refuge use in the wall lizard, *Podarcis muralis*. *Oikos*, 84: 499–505.
- Martins EP & Lacy KE. 2004. Complex behavior and ecology in rock iguanas. I. Evidence for an appeasement display. En Alberts A; Carter R; Hayes W & Martins E, editors. *Biology and Conservation of Iguanas*. University of California Press, USA. Pp. 101–108.
- Martins EP. 1991. Individual and sex differences in the use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour*, 41: 403–416.
- Martins EP. 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour*, 45: 25–36.
- Martins EP. 1994. Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. En Vitt LJ & Pianka ER, editors. *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. Princeton University, USA. Pags.117–144.
- Mason RT. 1992. Reptilian pheromones. En Gans C, Crews D, editors. *Biology of the Reptilia: Brain, hormones, and behavior*. University of Chicago Press, USA. Pags.114–228.
- Maudet C; Miller C; Bassano B; Breitenmoser-Würsten C; Gauthier D; Obexer-Ruff G; Michallet J; Taberlet P & Luikart G. 2002. Microsatellite DNA and recent

- statistical methods in wildlife conservation management: applications in *Alpine ibex* [*Capra ibex* (ibex)]. *Molecular Ecology*, 11: 421–436.
- Maynard Smith J & Price GR. 1973: The logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15–18.
- Maynard Smith J. 1982. Evolution and theory of games. Cambridge University Press, UK.
- Mays HLJ; McGraw KJ; Ritchison G; Cooper S; Rush V & Parker RS. 2004. Sexual dichromatism in the yellowbreasted chat *Icteria virens*: spectrophotometric analysis and biochemical basis. *Journal of Avian Biology*, 35: 125–134.
- Mcconnachie S & Whiting MJ. 2003. Costs associated with tail autotomy in an ambush foraging lizard, *Cordylus melanotus melanotus*. *African Zoology*, 38: 57–65.
- Medina CD; Avila LJ & Morando M. 2013. Hacia una taxonomía integral : poniendo a prueba especies candidatas relacionadas a *Liolaemus buergeri* Werner 1907 (Iguania: Liolaemini) mediante análisis morfológicos. *Cuadernos de Herpetología*, 27: 1–8.
- Melville J & Schulte II JA. 2001. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology*, 26: 660–669.
- Merilaita S. 1998. Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 265: 1059–1064.
- Merilaita S; Tuomi J & Jormalainen V. 1999. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67:151–161.
- Miles DB; Snell HL & Snell HM. 2001. Intrapopulation variation in endurance of Galápagos lava lizards (*Microlophus albemarlensis*): evidence for an interaction between; natural and sexual selection. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 795–804
- Miller RG. 1981. Simultaneous Statistical Inference. Second Edition. Springer Verlag, Alemania.
- Milstead WW. 1970. Late summer behavior of the lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. *Herpetológica*, 26: 343–354.
- Minoli I. 2015. Determinación de límites de especies en lagartijas del grupo *fitzingerii* del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemini). Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Córdoba.
- Mitton JB & Grant MC. 1984. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis. En Johnston RF, editor. Annual Review of Ecology and Systematics. Annual reviews, USA. Pags.479–499.
- Mitton JB. 1993. Theory and data pertinent to the relationship between heterozygosity and fitness. En Tornhill NW, editor. The Natural History of Inbreeding and Outbreeding. University of Chicago Press, USA. Pags.17–41.
- Moermond TC. 1979. Habitat constraints on the behavior, morphology, and community structure of *Anolis* lizards. *Ecology*, 60: 152–164.
- Molina-Borja M; Font E & Mesa Avila G. 2006. Sex and population variation in ultraviolet reflectance of colour patches in *Gallotia galloti* (Fam. Lacertidae) from Tenerife (Canary Islands). *Journal of Zoology*, 268: 193-206.

- Moreno Azócar DL. 2013. Relaciones entre distribución geográfica, melanismo y tamaño corporal en *Liolaemus* del grupo *goetschi*. Reevaluación de la regla de Bergmann, patrones y procesos. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Comahue.
- Moreno Azócar L & Acosta JC. 2011. Feeding habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology*, 45: 283–286.
- Morris DW. 1988. Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology*, 2: 253–269.
- Morrison ML; Kuenzi AJ; Brown CF & Swann DE. 2002. Habitat use and abundance trends of rodents in southeastern Arizona. *The Southwestern Naturalist Journal*, 47: 519–526
- Morrison RL; Rand MS & Frost-Mason SK. 1995. Cellular basis of color differences in three morphs of the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Copeia*, 1995: 397–408.
- Moyer KF. 1976. The psychobiology of aggression. Harper and Row, USA.
- Noble GK. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56: 263–273.
- Norris KS. 1967. Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. En Milstead WW, editor. *Lizard Ecology: a Symposium*. University of Missouri Press, USA. Pags.162–229.
- Olave M; Avila LJ; Sites JC & Morando M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (Liolaemini, *Liolaemus*). *Zoologica Scripta*, 43: 323–337.
- Olave M; Martinez LE; Avila LJ; Sites JW & Morando M. 2011. Evidence of hybridization in the Argentinean lizards *Liolaemus gracilis* and *Liolaemus bibronii* (Iguania: Liolaemini): an integrative approach based on genes and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 381–91.
- Olsson M & Madsen T. 1995. Female choice on male quantitative traits in lizards -why is it so rare? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 179–184.
- Olsson M. 1993a. Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Animal Behaviour*, 46: 408–409.
- Olsson M. 1993b. Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 337–341.
- Olsson M; Gullberg A & Tegelström H. 1996. Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour*, 133: 367–386.
- Osterwalder K; Klingeböck A & Shine R. 2004. Field studies on a social lizard: home range and social organization in an Australian skink, *Egernia major*. *Austral Ecology*, 29: 241–249.
- Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525–567.
- Parker GA. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223–243.

- Pemberton JM; Albon SD; Guinness FE; Clutton-Brock TH & Dover GA. 1992. Behavioural estimates of male mating success tested by DNA fingerprinting in a polygynous mammal. *Behavioral Ecology*, 3: 66–75
- Pérez i de Lanuza, G. y Font, E. 2007. Ultraviolet reflectance of male nuptial colouration in sand lizards (*Lacerta agilis*) from the Pyrenees. *Amphibia-Reptilia*, 28: 438-443.
- Perry G & Garland T. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet habitat, and phylogeny. *Ecology*, 83: 1870–1885.
- Perry G; LeVering K; Girard I & Garland T. 2004. Locomotor performance and social dominance in male *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour*, 67: 37–47.
- Peterson C & Husak J. 2006. Locomotor performance and sexual selection: Individual variation in sprint speed of collared lizards (*Crotaphytus collaris*). *Copeia*, 2006: 216–224.
- Petrie M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? *Animal Behaviour*, 43: 173–175
- Pincheira-Donoso D; Scolaro JA & Sura P. 2008 A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa*, 1800: 1–85.
- Pough FH. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology*, 54: 837–844.
- Powell RA. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. En Boitani L & Fuller TK, editors. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. Columbia University Press, USA. Pags.65–110.
- Preest MR. 1994. Sexual size dimorphism and feeding energetics in *Anolis carolinensis*: why do females take smaller prey than males? *Journal of Herpetology*, 28: 292–298.
- Pritchard JK; Stephens M & Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155: 945–959.
- Pulliam HR. & Danielson BJ. 1991. Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 137: 50–66.
- R version 3.0.3 (2014-03-06). Copyright (C) 2014. The R Foundation for Statistical Computing.
- Radder RS; Saidapur SK; Shine R & Shanbhag B. 2006. The language of lizards: interpreting the function of visual displays of the Indian rock lizard, *Psammophilus dorsalis* (Agamidae). *Journal of Ethology*, 24: 275–283.
- Ramírez-Bautista A & Pavón NP. 2009. Sexual dimorphism and reproductive cycle in the arboreal spiny lizard *Sceloporus formosus* Wiegmann (Squamata: Phrynosomatidae) from central Oaxaca, Mexico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 553–563.
- Ramírez-Bautista A; García-Collazo R & Guillette Jr. LJ. 2006. Reproductive, fat and liver cycles of male and female Rose-Bellied lizards, *Sceloporus variabilis*, from Coastal areas of Southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist*, 51: 163–171.
- Rand AS. 1964. Inverse relationship between temperature and shyness in the lizard *Anolis lineatopus*. *Ecology*, 45:863–864.

- Rand AS. 1967. Ecology and social organization in the iguanid lizard *Anolis lineatopus*. *Proceedings of the United States National Museum*, 122: 1–79.
- Rasband W. 1997. *ImageJ: Image Processing and Analysis in Java. Version 1.47*. Available at: <http://imagej.nih.gov/ij/>
- Reed WL; Clark ME; Parker PG; Raouf SA; Arguedas N; Monk DS; Snajdr E; Nolan V Jr. & Ketterson ED. 2006. Physiological effects on demography: a long-term experimental study of testosterone's effects on fitness. *American Naturalist*, 167: 667–683.
- Richard M & Thorpe RS. 2001. Can microsatellites be used to infer phylogenies? Evidence from population affinities of the Western Canary Island lizard (*Gallotia galloti*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 351–360.
- Riechert SE. 1998. Game theory and animal contests. En Dugatkin LA & Reeve HK, editors. *Game Theory and Animal Behavior*. Oxford University Press, UK. Pags.64–93.
- Riobo A; Rey J; Puente M; Miramontes C & Vences M. 1999. Ontogenetic increase dorsal pattern in *Rana temporaria*. *British Herpetological Society Bulletin*, 76: 1–6.
- Robertson JM & Rosenblum EB. 2010. Male territoriality and “sex confusion” in recently adapted lizards at white sands. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 1928–36.
- Robles CI & Halloy M. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes*: relationship with territoriality and reproductive strategy. *Herpetological Journal*, 20: 243–248.
- Robles CI & Halloy M. 2012. Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, colour and familiarity. *Salamandra*, 48: 115–121.
- Robson MA & Miles DB. 2000. Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 14: 338–344.
- Rocha CF. 1991. Composição do habitat e uso do espaço por *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae) em uma área de restinga. *Revista Brasileira de Biologia*, 51: 839–845.
- Rocha CF. 1995. Ecologia termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropicuridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55: 481–489.
- Rocha CF. 1999. Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 125–130.
- Rose B. 1982. Lizard home ranges: methodology and functions. *Journal of Herpetology*, 16: 253–269.
- Rosenblum EB. 2005. The role of phenotypic plasticity in color variation of Tularosa Basin lizards. *Copeia*, 2005: 586–596.
- Rosenzweig ML. 1991. Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist*, 137: 5–28.
- Roulin A & Anne-Lyse D. 2011. Association between melanism, physiology and behaviour: A role for the melanocortin system. *European Journal of Pharmacology Journal*, 660: 226–233.

- Roulin A. 2004. The evolution, maintenance and adaptive function of genetic colour polymorphism in birds. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 79: 815–48.
- Rowe G; Dickinson H; Gibson R; Funk SM & Fa JE. 2002. St Lucia Whiptail Lizard *Cnemidophorus vanzoi* (Sauria: Teiidae) microsatellite primers. *Molecular Ecology Notes*, 2: 124–126.
- Ruby DE. 1976. The Behavioral Ecology of the Viviparous Lizard, *Sceloporus jarrovi*. Ph.D. thesis. University of Michigan. USA.
- Ruby DE. 1981. Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard, *Sceloporus jarrovi*. En Alexander RD & Tinkle DW, editors. *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*. Chiron Press, USA. Pags.96–107.
- Ruibal R. 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution*, 15: 98–111.
- Sacchi R; Pupin F; Gentili A; Rubolini D; Scali S; Fasola M & Galeotti P. 2009. Male-male combats in a polymorphic lizard: Residency and size, but not color, affect fighting rules and contest outcome. *Aggressive Behavior*, 35: 274–283.
- Sakaluk SK. 1991. Post-copulatory mate guarding in decorated crickets. *Animal Behaviour*, 41: 207–216.
- Salica MJ & Halloy M. 2010. Presencia de coloración ultravioleta en lagartijas del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Jornada; XXVII Jornadas Científicas de la Asociación de Biología de Tucumán*.
- Samuel MD; Pierce DJ & Garton, EO. 1985. Identifying areas of concentrated use within the home range. *Journal of Animal Ecology*, 54: 711–719.
- Schlötterer C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109: 365–371.
- Schoener T; Slade J & Stinson C. 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus, *Leiocephalus*, of the Bahamas. *Oecologia*, 53: 160–169.
- Schoener TW & Gorman GC. 1968. Some niche differences in three lesser Antillean lizards of the genus *Anolis*. *Ecology*, 49: 819–830.
- Schoener TW & Schoener A. 1971. Structural habitats of West Indian *Anolis* lizards. II. Puerto Rican uplands. *Breviora*, 35:1–39.
- Schoener TW & Schoener A. 1980. Ecological and demographic correlates of injury rates in some Bahamian *Anolis* lizards. *Copeia*, 1980: 839–850.
- Schoener TW & Schoener A. 1982. Interspecific variation in home-range size in some *Anolis* lizards. *Ecology*, 63: 809–882
- Schoener TW. 1967. Ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474–476.
- Schoener TW. 1967. The ecological significance of sexual size dimorphism in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474–477.
- Schoener TW. 1977. Competition and the niche. En Gans C & Tinkle DW, editor. *Biology of the Reptilia*. Academic Press, UK. Pags.35–136.
- Schoener TW. 1987. Time budgets and territory size: some simultaneous optimization models for energy maximizers. *American Zoologist*, 27: 259–91.

- Schötterer C & Pemberton J. 1998. The use of microsatellites for genetic analysis of natural populations a critical review. En DeSalle R & Chierwater B, editors. *Molecular Approaches to Ecology and Evolution*. Birkhäuser Verlag, Suiza. Pags.71–87.
- Schuelke M. 2000. An economic method for the fluorescent labeling of PCR fragments. *Nature Biotechnology*, 18:233–234
- Schutz L; Stuart-Fox D & Whiting M. 2007. Does the lizard *Platysaurus broadleyi* aggregate because of social factors? *Journal of Herpetology*, 41: 354– 359.
- Schwagmeyer PL. 1994. Competitive mate-searching in thirteen-lined ground squirrels (Mammalia, Sciuridae): potential roles of spatial memory. *Ethology*, 98: 265–276.
- Schulte JA II; Macey JR; Espinoza RE & Larson A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 75–102.
- Selander RK. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds . En Campbell BG, editor. *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971*. Aldine, USA. Pp136-179.
- Semhan RV; Halloy M & Abdala CS. 2013. Diet and reproductive states in a high altitude neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology*, 8: 102–108.
- Sheldahl LA & Martins EP. 2000. Territorial behavior in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Herpetologica*, 56: 192–207.
- Sheldon BC. 1993. Sexually transmitted disease in birds: occurrence and evolutionary significance. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 339: 491–497.
- Shine R. 1986. Sexual differences in morphology and niche utilization in an aquatic snake, *Acrochordus arafurae*. *Oecologia*, 69: 260–267.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419–461.
- Shine R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *American Naturalist*, 138: 103–122.
- Shuster SM & Wade MJ. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350: 606–610.
- Shuster SM. & Wade MJ. 2003: *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press, USA.
- Siitari H; Honkavaara J; Huhta E & Viitala J. 2002 Ultraviolet reflection and female mate choice in the pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*, 63, 97–102.
- Simon CA. 1983. A review of lizard chemoreception. En Huey RB, Pianka ER & Schoener TW, editors. *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, USA. Pp. 119–133.
- Simonetti J & Ortiz JC. 1980. Dominio en *Liolaemus kuhlmani* (Reptilia: Iguanidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, 13: 167–172.

- Sinervo B & Lively C. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380: 240–243.
- Sinervo B. 1997–2006. Chapter 8 : The Games Animals Play. En Behavioral Ecology Inédito. USA. Pp. 157–181.
- Sinervo B. 1997-2007a. Chapter 9 : Alternative Reproductive Strategies. En Behavioral Ecology Inédito. USA. Pags.182–207.
- Sinervo B. 1997-2007b. Chapter 10: Sexual Ornaments and Mate Choice. En Behavioral Ecology Inédito. USA. Pags.208–233.
- Sinervo B; Heulin B; Surget–Groba Y; Clobert J; Miles DB; Corl A; Chaine A & Davis A. 2007. Models of density-dependent genic selection and a new rock-paper-scissors social system. *The American Naturalist*, 170: 663–80.
- Sinervo B; Miles DB; Frankino W; Klukowski M & DeNardo DF. 2000. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, 38: 222–33.
- Skulason S & Smith TB. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 366–370.
- Slatkin M. 1994. Gene flow and population structure. En Real LA, editor. Ecological Genetics. Princeton University Press. Pp 3-17.
- Slodki D & Valdecantos S. 2011. Un paseo por el Dimorfismo Sexual. *Temas BGNoa*, 1: 96–104.
- Sosa P; Batista F; González MA & Bouza N. 2002. La Conservación Genética de las Especies Amenazadas. En: Bañares, Á, editor. Biología de la Conservación de Plantas Amenazadas: Técnicas de diagnóstico del estado de conservación. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. España. Pp. 133-160.
- Spritzer MD & Meikle DB. 2005b. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Animal Behaviour*, 69: 1121–1130.
- Spritzer MD; Solomon NC & Meikle DB. 2005a. Influence of scramble competition for mates upon the spatial ability of male meadow voles. *Animal Behaviour*, 69: 375–386.
- Stamps JA & Krishnan VV. 1994. Territory acquisition in lizards: II. Establishing social and spatial relationships. *Animal Behaviour*, 47: 1387–1400.
- Stamps JA & Krishnan VV. 1997 Functions of fights in territory establishment. *American Naturalist*, 150: 393–405.
- Stamps JA. 1977. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology*, 58: 349–358.
- Stamps JA. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. En Huey RB, Pianka ER & Schoener TW, editors. Lizard Ecology: Studies of a Model Organism. Harvard University Press, USA. Pp 169–204.
- Stamps JA. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 123–145.
- Stamps JA. 1995. Motor learning and the value of familiar space. *American Naturalist*, 146: 41–58.

- Stapley J & Whiting MJ. 2006. Ultraviolet signals fighting ability in a lizard. *Biology Letters*, 2: 169–172.
- Stapley J. 2006. Individual variation in preferred body temperature covaries with social behaviours and colour in male lizards. *Journal of Thermal Biology*, 31: 362–369.
- Stellatelli OA; Block C; Vega LE; Isacch JP & Cruz FB. 2016. Factors affecting the spatial ecology of the lizard *Liolaemus wiegmanni* in the pampasic coastal dunes of Argentina. *Herpetological Journal*, 25: 11–19.
- Stone PA & Baird TA. 2002. Estimating lizard home range : the rose model revisited. *Journal of Herpetology*, 36: 427–436.
- Stow J; Sunnucks P; Briscoe D & Gardner MG. 2001. The impact of habitat fragmentation on dispersal of Cunningham's skink (*Egernia cunninghami*): Evidence from allelic and genotypic analyses of microsatellites. *Molecular Ecology*, 10: 867–878.
- Stradiotto A; Cagnacci F; Delahay R; Tioli S; Nieder L & Rizzoli A. 2009. Spatial organization of the yellow-necked mouse: effects of density and resource availability. *Journal of Mammalogy*, 90: 704–714.
- Temeles EJ; Pan IL; Brennan JL & Horwitt JN. 2000. Evidence for ecological causation of sexual dimorphism in a hummingbird. *Science*, 289: 441–443.
- Thompson CW & Moore MC. 1991a. Throat color reliably signals status in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Animal Behaviour*, 42: 745–753.
- Thompson CW & Moore MC. 1991b. Syntopic occurrence of multiple dewlap color morphs in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Copeia*, 1991: 493–503.
- Thornhill R. & J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, USA.
- Thornhill R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, 122:765-788.
- Thorpe RS & Richard M. 2001. Evidence that ultraviolet markings are associated with patterns of molecular gene flow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 3929–3934.
- Tinkle DW. 1967. The life and demography of the side-blotched Lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, 132: 1–182.
- Tokarz RR. 1985 Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*). *Animal Behaviour*, 33: 746–753.
- Tokarz RR. 1995. Mate choice in lizards: a review. *Herpetological Monographs*, 9: 17–40.
- Trigoso-Venario R; Labra A & Niemeyer HM. 2002. Interactions between males of the lizard *Liolaemus tenuis*: roles of familiarity and memory. *Ethology*, 1064: 1057–1064.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En Campbell BG, editor. *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Aldine, USA. Pp. 136–179.
- Trivers RL. 1976. Sexual selection and resource-accurring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, 30: 253–269.

- True JR. 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends in Ecology & Evolution*, 18: 640–647.
- Turner FB; Jennrich RI & Weintraub JD. 1969. Home ranges and body size lizards. *Ecology*, 50: 1076–1081.
- Turner JRG. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology*, 10: 163–206.
- Uller T & Olsson M. 2004. Multiple copulations in natural populations of lizards: evidence for the fertility assurance hypothesis. *Behaviour*, 142: 45–56.
- Valdecantos MS; Arias F & Espinoza RE. 2012. Herbivory in *Liolaemus poecilochromus*, a small, cold climate lizard from the Andes of Argentina. *Copeia*, 2012: 203–210.
- Valencia J; Veloso A & Sallaberry M. 1982. Nicho trófico de las especies de los herpetozoos del transecto Arica Chungara. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. En Veloso A & Bustos E, editores. *El Hombre y los Ecosistemas de Montaña*. Oficina Regional de Ciencias y Tecnología de la UNESCO. Pp 269–291.
- Vences M; Galán P; Vieites DR; Puente M; Oetter K & Wanke S. 2002. Field body temperatures and heating rates in a montane frog population: the importance of black dorsal pattern for thermoregulation. *Annales Zoologici Fennici*, 39: 209–220.
- Vercken E & Clobert J. 2008. Ventral colour polymorphism correlates with alternative behavioural patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience*, 15: 320–326.
- Vidal M; Ortiz JC & Labra A. 2002. Sexual and age differences in ecological variables of the lizard *Microlophus atacamensis* (Tropiduridae) from northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 283–292.
- Villavicencio HJ; Acosta JC; Cánovas MG & Marinero JA. 2003. Dimorfismo sexual de *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemidae) en el centro-oeste de Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 17: 87–92.
- Vitt LJ; Colli G; Caldwell JP; Mesquita D; Garda AA & França FG. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41: 654–663.
- Vroonen J; Vervust B & Van Damme R. 2013. Melanin-based colouration as a potential indicator of male quality in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Amphibia-Reptilia*, 34: 539–549.
- Wagner WE. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. *Animal Behaviour*, 44: 449–462.
- Walton BM & Bennett AF. 1993. Temperature dependent color change in Kenyan chamaleons. *Physiological Zoology*, 66: 270–287.
- Wang J. 2012. Computationally efficient sibship and parentage assignment from multilocus marker data. *Genetics*, 191: 183–194.
- Weiss SL. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behavioral Ecology*, 17: 726–732.

- Werner DI. 1978. On the biology of *Tropidurus delanonis*, Baur (Iguanidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 47: 337–395.
- Werner DI. 1982. Social organization and ecology of land iguanas, *Conolophus subcristatus*, on Isla Fernandina, Galápagos. En Burghardt GM & Rand AS, editors. Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation. Noyes, USA. Pp 342–365.
- Westneat DF & Webster MF. 1994. Molecular analysis of kinship in birds: Interesting questions and useful techniques. En Schierwater B, Streit B, Wagner GP & DeSalle, R, editors. *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Birkhäuser Verlag, Suiza. Pp. 91–128.
- While GM; Uller T & Wapstra E. 2009. Family conflict and the evolution of sociality in reptiles. *Behavioral Ecology*, 20: 245–250.
- Whitehead H. 1997. Analysing animal social structure. *Animal Behaviour*, 53: 1053–1067.
- Whiting MJ; Stuart-Fox DM; O'Connor D, Firth D; Bennett NC & Blomberg SP. 2006. Ultraviolet signals ultra-aggression in a lizard. *Animal Behaviour*, 72: 353–363.
- Wilson DS. 1975. A Theory of Group Selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72: 143–146.
- Wilson K; Cotter SC; Reeson AF & Pell JK. 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters*, 4: 637–649.
- Wolff JO & Macdonald DW. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology & Evolution*, 19:127–134.
- Woodley SK & Moore MC. 1999. Aggression in free-living female Mountain Spiny lizards. *Hormones and Behavior*, 214: 205–214.
- Yandell BS. 1997. *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. Chapman & Hall, UK.
- Yokoyama S & Shi Y. 2000. Molecular genetics and the evolution of ultraviolet vision in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 11731–11736.
- Zahavi A & Zahavi A. 1997. *The Handicap Principle*. Oxford University Press, UK.
- Zahavi A. 1981. The lateral display of fishes: bluff or honesty in signaling? *Behaviour Analysis Letters*, 1: 233–235.
- Zamudio KR & Sinervo B. 2000. Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 14427–14432.
- Zane L; Bargelloni L & Patarnello T. 2002. Strategies for microsatellite isolation: a review. *Molecular Ecology*, 11: 1–16.

Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (Liolaemini: *Liolaemus*)

Paula Cecilia Escudero¹, Ignacio Minoli¹, Nicolás Frutos², Luciano Javier Avila¹, Mariana Morando¹

¹ Grupo de Herpetología Patagónico. Centro Nacional Patagónico - CONICET. Puerto Madryn, Bld. Alte. Brown 2915, (U9120ACD), Puerto Madryn, Argentina.

² Cátedra de Cartografía e Introducción al SIG. Departamento de Geografía. Facultad de Filosofía y Humanidades. Universidad Nacional de Córdoba. Casa Verde - 1º piso - Ciudad Universitaria - Córdoba (5000).

Recibido: 18 Abril 2012

Revisado: 16 Julio 2012

Aceptado: 28 Agosto 2012

Editor Asociado: R. Espinoza

RESUMEN

Los patrones de coloración y melanismo, han sido foco de estudios evolutivos en una amplia variedad de grupos taxonómicos, incluidas las lagartijas, y generalmente se los encuentra asociados a ciertos aspectos ecológicos. Sin embargo, dentro del género *Liolaemus* solo se han estudiado algunos aspectos particulares del melanismo en pocas especies del grupo *L. fitzingerii*. Las poblaciones de estas especies presentan diferentes grados de melanismo en cuanto a intensidad y a ubicación, y esto en algunos casos se ha utilizado como carácter diagnóstico en diferentes especies de este grupo. El objetivo de este estudio fue evaluar el grado de polimorfismo en el melanismo ventral corporal y dorsal de la cabeza en lagartijas patagónicas pertenecientes a los cinco haploclados del grupo *L. fitzingerii* (que incluyen todas las especies descritas, excepto *L. dumerili* y *L. camarones*), determinar la variación geográfica de los mismos y evaluar su utilidad como carácter diagnóstico. Se observó un alto grado de polimorfismo en el melanismo ventral corporal y dorsal de la cabeza en los cinco haploclados y en las diferentes zonas geográficas analizadas. En este grupo, los caracteres melánicos deberían ser utilizados con precaución y en conjunto con otros, como caracteres diagnósticos para diferenciar especies.

Palabras clave: Patrones Melánicos; Comparación; Grupo *Liolaemus fitzingerii*.

ABSTRACT

Color patterns and melanism have been focus of evolutionary studies in a wide variety of taxa, including lizards, and are often associated with certain ecological attributes. However, within the genus *Liolaemus*, only some particular aspects of melanism have been studied in a few species of the *L. fitzingerii* group. Populations of these species show different degrees of melanism with respect to both the intensity and location of black pigment, that in some cases have been used as diagnostic characters in different species of this group. The aim of this study was to assess the degree of polymorphism in ventral body and dorsal head melanism in Patagonian lizards from the five haploclades of the *L. fitzingerii* group (which includes all described species, except *L. dumerili* and *L. camarones*), to determine patterns of geographic variation and evaluate their usefulness as diagnostic characters. Our results show a high degree of polymorphism in both, ventral body and dorsal head melanism in the five haploclades, and in the different geographic regions analyzed. In this group, the melanic characters should be used with caution and in combination with others for diagnostic characters for species delimitation and diagnosis.

Key words: Melanic Patterns; Comparison; *Liolaemus fitzingerii* Group.

Introducción

Los rasgos que varían en forma visible entre los individuos o poblaciones de una especie son fundamentales para el estudio de la evolución. El polimorfismo del color en general, y el melanismo en particular, figuran en muchos estudios sobre la adaptación evolutiva (e.g. Norris y Lowe, 1964; Wiens *et al.*, 1999;

Cox *et al.*, 2005; Janse van Rensburg *et al.*, 2009). El melanismo es la aparición de individuos que son más oscuros en pigmentación, ya sea como polimorfismos dentro de las especies o como variación constante entre especies estrechamente relacionadas (True, 2003). En lagartijas el melanismo también ha dado

un importante enfoque para estudiar la evolución de algunos caracteres y su interrelación con aspectos ecológicos y biológicos (e.g. Norris y Lowe, 1964; Hoekstra, 2006; Hoekstra *et al.*, 2006). Varios trabajos han encontrado que en organismos ectotermos el melanismo está asociado a aspectos ecológicos, tales como la termorregulación (Kettlewell, 1973; Kingsolver y Wiernasz, 1991), coloración críptica (Kettlewell, 1973; Endler, 1984), aposemantismo (Turner, 1977), diferentes estrategias reproductivas (Sinervo y Lively, 1996), resistencia a enfermedades (Wilson *et al.*, 2001) y protección contra la radiación ultravioleta (Gunn, 1998), entre otras. Sin embargo, dentro del género *Liolaemus* los patrones de melanismo han sido escasamente estudiados y algunas de sus características solo se han utilizado para la descripción de especies, particularmente dentro del grupo *L. fitzingerii* (Cei, 1975; Scolaro *et al.*, 1985; Scolaro y Cei, 1987; Cei, 1998; Abdala *et al.*, 2012 b).

El grupo *Liolaemus fitzingerii* (*sensu* Avila *et al.*, 2006; equivalente al “*fitzingerii* clade” de Abdala, 2007) se extiende desde el centro-norte de Neuquén y norte de Río Negro hasta el sur de Santa Cruz (Avila *et al.*, 2006; Abdala, 2007), e incluye dos complejos de especies: *fitzingerii* y *melanops* (Fig. 1; Avila *et al.*, 2006). Dentro del complejo *melanops*, están definidos dos haploclosos: *melanops* norte y *melanops* sur, correspondiendo sus distribuciones aproximadamente al norte y sur de la Meseta de Somuncurá (Avila *et al.*, 2006). Incluidas dentro del haplocloso *melanops* norte, están las localidades tipo de cuatro especies descritas dentro del mismo, *L. goetschi*, *L. martorii*, *L. morenoi* y *L. casamiquelai*; mientras que dentro del haplocloso *melanops* sur, están incluidas *L. melanops* y *L. canqueli*. El complejo *fitzingerii* incluye tres especies descritas, *L. xanthoviridis*, *L. fitzingerii* y *L. chehuachekenk* (Avila *et al.*, 2008), y las poblaciones del área de distribución de cada una, conforman respectivos haploclosos (Morando *et al.*, datos sin publicar); por lo que el grupo *L. fitzingerii* incluye cinco haploclosos; *fitzingerii*, *xanthoviridis*, *chehuachekenk*, *melanops* norte, y *melanops* sur. Se han propuesto hipótesis de relaciones filogenéticas para este grupo en base a datos de secuencias moleculares y morfológicas (Avila *et al.*, 2006, 2008, 2010a; Abdala, 2007; Abdala 2012 a,b); mientras que Avila *et al.* (2006, 2008, 2010a) encuentra evidencia de monofilia para este grupo incluyendo las nueve especies descritas; Abdala (2007) recupera dentro del clado *fitzingerii* a seis de estas especies (sin muestras de *L. chehuachekenk*) y recupera *L. goetschi*

dentro del “*cuyanus* clade”. Estos trabajos dejan en claro que aún quedan especies candidatas, algunas de las cuales fueron descritas en años posteriores (Avila *et al.*, 2008; Avila *et al.*, 2010a). Recientemente Abdala *et al.* (2012a,b) describieron tres nuevas especie dentro del grupo *L. fitzingerii*, *Liolaemus dumerili* (el cuál, pertenecería al haplocloso *melanops* norte), *L. shehuen* (haplocloso *chehuachekenk*) y *L. camarones* (haplocloso *fitzingerii*). Debido a que aún no se conoce el número de especies que conforman el grupo *L. fitzingerii*, ni los límites de las mismas y considerando que hay evidencia de flujo génico en áreas parapatricas de algunas de estas especies (Morando *et al.*, datos no publicados), tomamos la aproximación conservadora de utilizar como unidad de comparación los cinco grandes haploclosos, ya que es necesario intenso trabajo taxonómico detallado para dilucidar aspectos de la sistemática a nivel de especie.

Los complejos de especies del grupo *L. fitzingerii* presentan diferentes grados de melanismo en cuanto a intensidad y a la ubicación por lo cual, los objetivos de este trabajo fueron analizar el grado de polimorfismo en el melanismo ventral corporal y en el melanismo dorsal de la cabeza de lagartijas patagónicas del grupo *L. fitzingerii*, determinar la variación geográfica y evaluar su utilidad como carácter diagnóstico, a través de un estudio comparativo a macro escala.

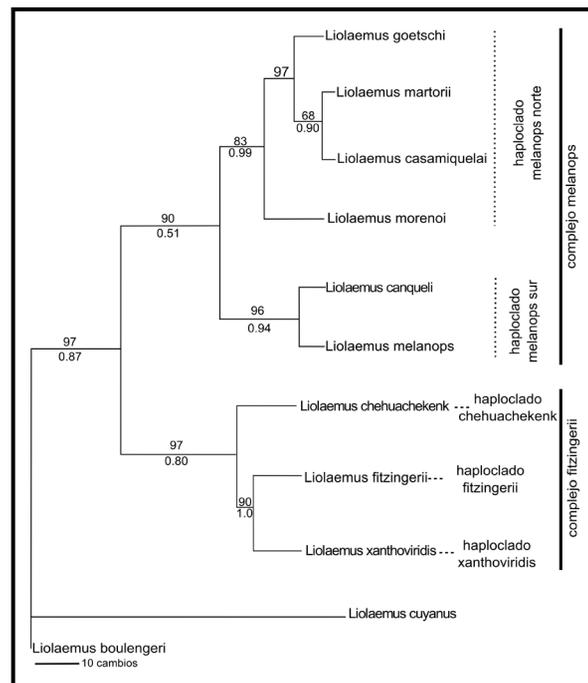


Figura 1. Hipótesis filogenética del grupo *Liolaemus fitzingerii*. Modificado de Avila *et al.* (2010).

Materiales y Métodos

Para este estudio se utilizaron especímenes colectados por el Grupo de Herpetología Patagónica en campañas desarrolladas desde 1999 al 2008 en 181 localidades distribuidas en las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz entre los meses de octubre a marzo. Todos los especímenes se encuentran depositados en la colección herpetológica LJAMM-CNP, del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina.

Se estudiaron 523 individuos adultos (206 hembras y 317 machos), pertenecientes a los cinco haploclados del grupo *Liolaemus fitzingerii* (*fitzingerii*, *xanthoviridis*, *melanops* norte, *melanops* sur y *chehuachekenk*) sin incluir a ejemplares de las espe-

cies *L. dumerili* y *L. camarones*, ya que no se disponía de ejemplares de sus localidades tipo. La condición de adultez se definió en base al largo hocico cloaca (LHC), considerando que para el complejo *melanops* fue de 50 mm y para el *fitzingerii* de 60 mm (Minoli *et al.*, en preparación), no obstante hubo 8 individuos que si bien presentaban un largo hocico cloaca inferior a este límite, mostraban otras características que demostraban su estado de adultez, como por ejemplo presencia de huevos, poros precloacales completamente desarrollados y ensanchamiento de la zona cloacal (Tabla 1). Los haploclados están definidos en base al gen mitocondrial citocromo b. Para cada individuo observado se registró el sexo y dos variables de melanismo: melanismo dorsal de la cabeza, con tres estados: ausente, parcial y total (Fig.

Tabla 1. Largo hocico cloaca promedio de las especies analizadas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (haploclados: 1 *fitzingerii*, 2 *xanthoviridis*, 3 *chehuachekenk*, 4 *melanops* sur, 5 *melanops* norte; \bar{X} : media, SE: desvío estándar, n: número de individuos, entre paréntesis se indican los valores mínimos y máximos).

Especie	Haploclado	Hembras LHC $\bar{x} \pm SE$	n	Machos LHC $\bar{x} \pm SE$	n	General LHC $\bar{x} \pm SE$	n
<i>Liolaemus aff. chehuachekenk</i>	3	68,42 \pm 9,55	2	-	-	68,42 \pm 9,55 (61,67-75,17)	2
<i>Liolaemus aff. goetschi</i>	5	70,23 \pm 9,52	20	71,70 \pm 3,92	11	70,75 \pm 7,94 (59,19-91,34)	31
<i>Liolaemus aff. shehuen</i>	3	83,38 \pm 13,14	8	85,94 \pm 7,38	16	85,08 \pm 9,47 (62,98-103,69)	24
<i>Liolaemus aff. xanthoviridis</i>	2	73,71 \pm 26,66	2	84,40 \pm 15,55	5	81,34 \pm 17,02 (56,27-96,66)	7
<i>Liolaemus aff. martorii</i>	5	70,08 \pm 5,32	6	70,70 \pm 4,57	8	70,44 \pm 4,71 (64,36-77,58)	14
<i>Liolaemus canqueli</i>	4	73,32 \pm 10,89	9	81,99 \pm 11,52	16	79,10 \pm 11,84 (59,03-95,44)	25
<i>Liolaemus casamiquelai</i>	5	88,04 \pm 12,36	5	91,49 \pm 8,49	8	90,16 \pm 9,80 (72,62-102,82)	13
<i>Liolaemus chehuachekenk</i>	3	75,55 \pm 18,20	12	91,33 \pm 10,03	21	85,59 \pm 15,37 (42,55-103-46)	33
<i>Liolaemus fitzingerii</i>	1 y 2	80,93 \pm 11,81	50	86,53 \pm 12,42	56	83,89 \pm 12,40 (50,79-104,44)	106
<i>Liolaemus goetschi</i>	5	59,91 \pm 6,90	4	67,00 \pm 9,34	11	65,11 \pm 9,11 (53,28-80,22)	15
<i>Liolaemus martorii</i>	5	64,74 \pm 2,31	7	71,38 \pm 3,75	8	68,28 \pm 4,59 (61,84-75,29)	15
<i>Liolaemus melanops</i>	3, 4 y 5	67,83 \pm 6,81	18	75,88 \pm 6,17	55	73,89 \pm 7,19 (54,58-89)	73
<i>Liolaemus morenoi</i>	5	65,73 \pm 2,78	4	72,50 \pm 9,72	6	69,79 \pm 8,20 (60,96-87,69)	10
<i>Liolaemus shehuen</i>	3	74,78 \pm 8,34	28	79,92 \pm 7,85	40	77,82 \pm 8,39 (69,12-99,84)	68
<i>Liolaemus xanthoviridis</i>	2	79,28 \pm 13,06	11	85,85 \pm 9,60	17	83,27 \pm 11,33 (47,45-99,98)	28



Figura 2. Patrones de melanismo dorsal de la cabeza en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii*. a: ausente (hembra de *Liolaemus martorii*), b: parcial (macho de *L. canqueli*) y c: total (macho de *L. melanops*).

2) y melanismo ventral corporal, con cinco estados: ausente, gular, gular-ventral escaso, gular-ventral-femoral parcial y gular-ventral-femoral total (Fig. 3). Para cada haploclado se seleccionaron una serie de localidades, las cuales fueron agrupadas en diferentes zonas (norte-centro-sur para el haploclado *fitzingerii* y este-oeste para los cuatro restantes), con el fin de facilitar las comparaciones a través de un análisis descriptivo (Fig. 4). El grado de polimorfismo se analizó por haploclado, zona y sexo.

Se realizaron análisis de asociación chi-cuadrado (Chi-cuadrado de Pearson y Chi-cuadrado de Pearson con permutaciones, cuando los valores esperados fueron menores a cinco), para observar si había algún grado de asociación entre los haploclosos y los diferentes tipos de melanismo, considerando a los sexos tanto juntos como separados. Se utilizó el programa R 2.10.0.

Resultados

Al analizar ambos sexos juntos, se observó un alto grado de polimorfismo en el melanismo ventral y dorsal de la cabeza en los individuos de los cinco haploclosos en las diferentes zonas geográficas.

El melanismo ventral fue muy variable en todos los haploclosos y zonas. En general, todas las zonas presentaron al menos cuatro estados de melanismo. No obstante, se observó una asociación significativa ($X^2=257.52$, g.l.=16, $p < 0.05$), entre el melanismo ventral corporal y los haploclosos. En el haploclado *fitzingerii* el mayor porcentaje de individuos presentó melanismo gular-ventral escaso; en *xanthoviridis* y *chehuachekenk* gular-ventral-femoral parcial; en *melanops* sur gular-ventral-femoral total y *melanops* norte melanismo ventral ausente (Tabla 2).

El melanismo dorsal de la cabeza en la ma-

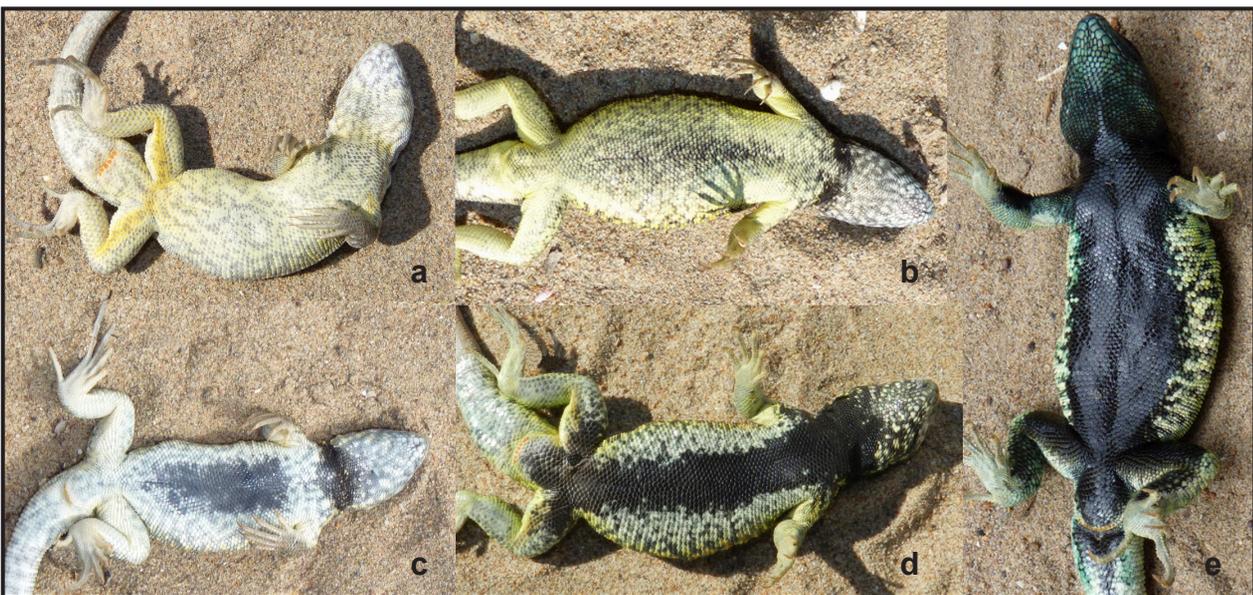


Figura 3. Patrones de melanismo ventral en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii*. a: ausente (macho de *Liolaemus martorii*), b: gular (hembra de *L. xanthoviridis*), c: gular-ventral escaso (macho de *L. fitzingerii*), d= gular-ventral-femoral parcial (macho de *L. xanthoviridis*) y e= gular-ventral-femoral total (macho de *L. melanops*).

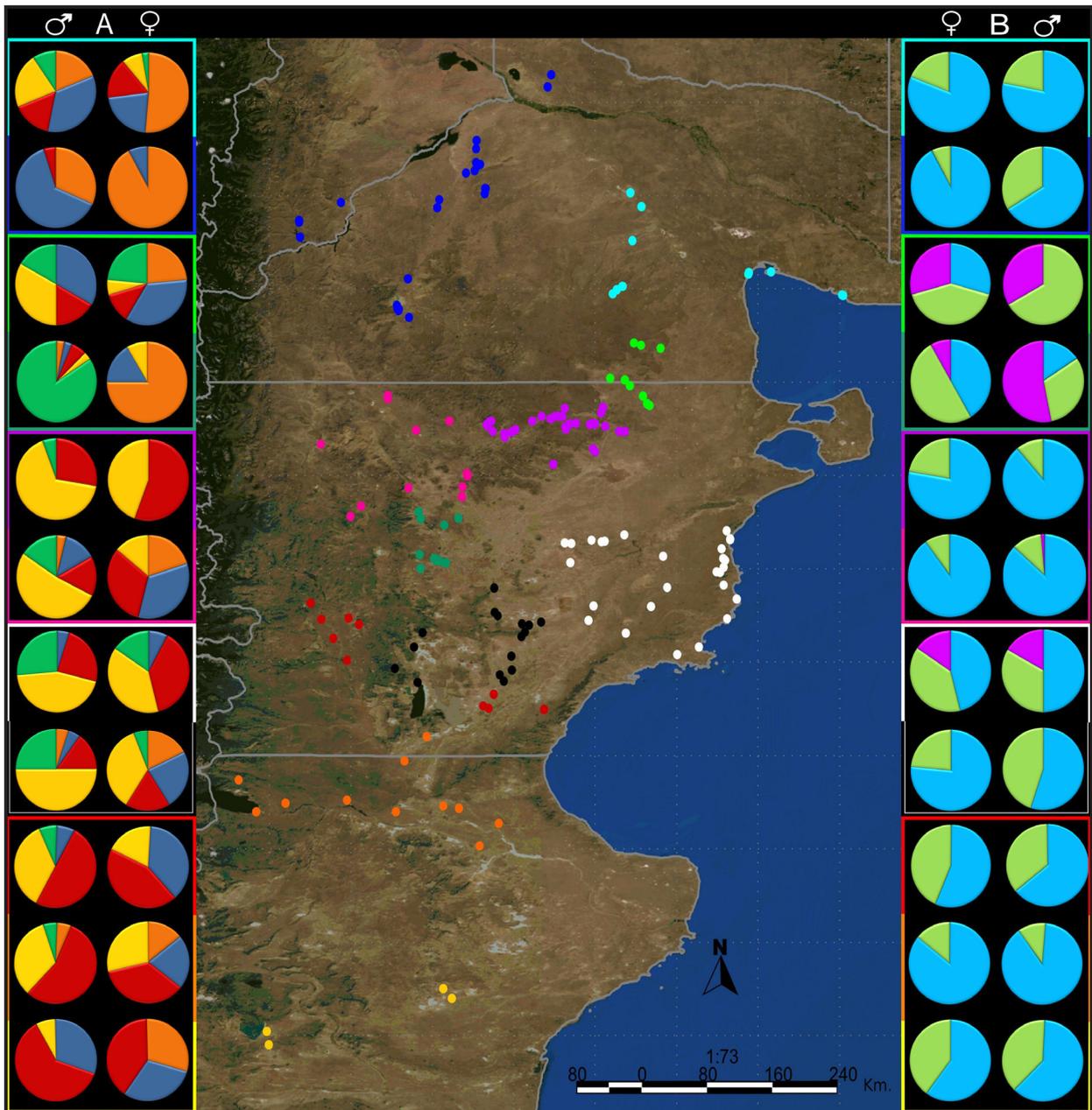


Figura 4. Variación geográfica del melanismo ventral y dorsal de la cabeza (columnas A y B respectivamente) en machos y hembras del grupo *Liolaemus fitzingerii*. Los gráficos muestran la proporción de cada tipo de melanismo por sexo, haploclado y dentro de estos por zona (norte/centro/sur y este/oeste). Los recuadros de colores, representan cada haploclado con sus respectivas zonas geográficas: celeste = *melanops* norte, zona oeste; azul = *melanops* norte, zona este; verde claro = *melanops* sur, zona oeste; verde oscuro = *melanops* sur, zona este; violeta = *chehuachekenk*, zona oeste; fucsia = *chehuachekenk*, zona este; blanco = *xanthoviridis*, zona oeste; negro = *xanthoviridis*, zona este; rojo = *fitzingerii*, zona norte; naranja = *fitzingerii*, zona centro y amarillo = *fitzingerii*, zona sur. En los gráficos de la columna A: naranja = ausencia de melanismo, azul = gular, rojo = gular, ventral escaso, amarillo = gular, ventral, femoral parcial y verde = gular ventral femoral total. En los gráficos de la columna B: celeste = ausente, verde claro = parcial y violeta = total.

yoría de los individuos de todos los haploclados en las diferentes zonas, es ausente o parcial (Tabla 3). El melanismo total, se observó en tres haploclados y con un alto porcentaje en *melanops* sur. El análisis de asociación chi-cuadrado, fue significativo ($X^2=211.62$, g.l.=8, $p < 0.05$), confirmando esta asociación de los haploclados *fitzingerii*, *xanthoviridis*, *chehuachekenk* y *melanops* norte al melanismo dorsal

de la cabeza ausente o parcial, mientras que, *melanops* sur presenta los tres estados de melanismo en proporciones similares.

Al analizar cada sexo por separado, en general, en el melanismo dorsal de la cabeza, no se observaron diferencias entre hembras y machos en todos los haploclados y en las diferentes zonas (Fig. 4). El chi-cuadrado fue significativo para ambos sexos

Tabla 2. Porcentaje de individuos de cada haploclado con cada estado de melanismo ventral.

Melanismo ventral corporal	Haploclado				
	<i>fitzingerii</i>	<i>xanthoviridis</i>	<i>chehuachekenk</i>	<i>melanops sur</i>	<i>melanops norte</i>
Ausente	7,06%	5,19%	9,04%	18,60%	45,65%
Gular	20,00%	11,69%	18,67%	18,60%	34,06%
Gular-ventral escaso	48,24%	22,08%	22,89%	9,30%	9,42%
Gular-ventral-femoral parcial	22,35%	41,56%	40,36%	11,63%	7,97%
Gular-ventral-femoral total	2,35%	19,48%	9,04%	41,86%	2,90%

Tabla 3. Porcentaje de individuos de cada haploclado con cada estado de melanismo dorsal de la cabeza.

Melanismo dorsal de la cabeza	Haploclado				
	<i>fitzingerii</i>	<i>xanthoviridis</i>	<i>chehuachekenk</i>	<i>melanops sur</i>	<i>melanops norte</i>
Ausente	70,59%	55,84%	86,75%	19,77%	77,54%
Parcial	29,41%	36,36%	12,65%	40,70%	22,46%
Total	0%	7,79%	0,60%	39,53%	0%

($X^2 = 52.6277$, g.l. = NA, $p < 0.05$; $X^2 = 141.2169$, g.l. = NA, $p < 0.05$; para hembras y machos respectivamente), mostrando que en todos los haploclados excepto *melanops sur*, tanto en machos como en hembras, la mayoría de los individuos presentaron melanismo ausente (Tablas 4 y 5). En *melanops sur*, la mayoría de las hembras presentaron melanismo ausente o parcial, mientras que la mayoría de los machos exhibieron melanismo parcial o total de la cabeza, y esta asociación fue más notable en la zona este (Tabla 5).

El melanismo ventral, en general, muestra un gran polimorfismo tanto en machos como en hembras en todos los haploclados y zonas (Fig. 4). Al igual que para el melanismo dorsal, para el melanismo ventral el chi-cuadrado también fue significativo en ambos sexos ($X^2 = 89.2666$, g.l. = NA, $p < 0.05$; $X^2 = 211.0883$, g.l. = NA, $p < 0.05$ para hembras y machos respectivamente). En el haploclado *fitzingerii*, la mayoría de los individuos presentaron melanismo gular-ventral escaso, tanto machos como hembras en las tres zonas (Fig. 4, amarillo, naranja y rojo; Tabla 6). En *xanthoviridis*, en cambio, ambos sexos presentaron principalmente melanismo gular-ventral-femoral parcial, y en general hembras y machos de la zona este fueron más polimórficos que los de la zona oeste. Cabe destacar que en las dos zonas hubo un mayor número de machos con melanismo gular-ventral-femoral total que de hembras. En el haploclado *chehuachekenk*, los especímenes presentaron más frecuentemente melanismo gular-ventral-femoral parcial en ambos sexos (Fig.

4, violeta y fucsia). Sin embargo la zona este, como en el haploclado anterior, es más polimórfica que la oeste y en ambas zonas sólo se encontraron machos con el mayor grado de melanismo ventral (gular-ventral-femoral total). En *melanops sur* oeste (Fig. 4, verde oscuro), mientras los machos poseen en su mayoría el estado de mayor melanismo, gular, ventral, femoral total, las hembras, en general presentan ausencia de melanismo ventral. En la zona este (Fig. 4, verde claro), los machos presentaron cualquiera de los cuatro estados de melanismo, mientras que las hembras presentaron cualquiera de los estados, incluyendo un relativamente alto porcentaje de ausencia de melanismo ventral. En el haploclado

Tabla 4. Porcentajes de cada estado de melanismo dorsal de la cabeza en el haploclado *fitzingerii*, en las diferentes zonas (norte, centro y sur) por sexo.

		Haploclado <i>fitzingerii</i>		
		Melanismo dorsal de la cabeza	Hembras	Machos
Norte	Ausente		85,71%	80%
	Parcial		14,29%	20%
	Total		0%	0%
Centro	Ausente		56,25%	47,37%
	Parcial		43,75%	52,63%
	Total		0%	0%
Sur	Ausente		60%	44,44%
	Parcial		40%	55,56%
	Total		0%	0%

Tabla 5. Porcentajes de cada estado de melanismo dorsal de la cabeza en los haploclados *xanthoviridis*, *chehuachekenk*, *melanops* norte y *melanops* sur, en las diferentes zonas (este/oeste) por sexo.

Melanismo dorsal de la cabeza		Haploclado							
		<i>xanthoviridis</i>		<i>chehuachekenk</i>		<i>melanops sur</i>		<i>melanops norte</i>	
		Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Este	Ausente	76,47%	55%	90%	87,01%	41,67%	15,63%	92%	65,85%
	Parcial	23,53%	45%	10%	11,69%	50%	31,25%	8%	34,15%
	Total	0%	0%	0%	1,30%	8,33%	53,13%	0%	0%
Oeste	Ausente	46,15%	50%	77,78%	88,89%	29,41%	0%	81,08%	78,13%
	Parcial	38,46%	33,33%	22,22%	11,11%	41,18%	66,67%	18,92%	21,88%
	Total	15,38%	16,67%	0%	0%	29,41%	33,33%	0%	0%

melanops norte oeste (Fig. 4, azul), mientras la mayoría de los machos posee melanismo gular, la gran mayoría de las hembras no posee melanismo ventral (Tabla 7). En el haploclado *melanops* norte este (Fig. 4, celeste), tanto machos como hembras presentan los cinco estados de melanismo, con predominancia de melanismo ausente o gular.

Tabla 6. Porcentajes de cada estado de melanismo ventral en el haploclado *fitzingerii*, en las diferentes zonas (norte, centro y sur) por sexo.

		Haploclado <i>fitzingerii</i>	
		Sexo	
	Melanismo ventral corporal	Hembras	Machos
Norte	Ausente	14,29%	5,56%
	Gular	21,43%	0%
	Gular-ventral escaso	35,71%	55,56%
	Gular-ventral-femoral parcial	28,57%	33,33%
	Gular-ventral-femoral total	0%	5,56%
Centro	Ausente	0%	0%
	Gular	37,50%	7,14%
	Gular-ventral escaso	43,75%	50%
	Gular-ventral-femoral parcial	18,75%	35,71%
	Gular-ventral-femoral total	0%	7,14%
Sur	Ausente	30%	0%
	Gular	30%	30,77%
	Gular-ventral escaso	40%	61,54%
	Gular-ventral-femoral parcial	0%	7,69%
	Gular-ventral-femoral total	0%	0%

Discusión y Conclusión

A nivel de todo el género *Liolaemus*, el melanismo parece haber evolucionado repetidas veces en diferentes grupos monofiléticos dentro del mismo (eg: Müller y Hellmich, 1938; Cei y Ortiz, 1983; Avila *et al.*, 2010b); específicamente dentro del grupo *L. fitzingerii*, los resultados de este trabajo ilustran una gran variación de los patrones de melanismo ventral corporal y dorsal de la cabeza dentro y entre los haploclados.

Muchas hipótesis funcionales, no necesariamente excluyentes entre sí, se han propuesto para explicar la presencia de este polimorfismo, por ejemplo, resistencia a las enfermedades, la elección de pareja, el camuflaje y la termoregulación (Kettlewell, 1973; Turner, 1977; Endler, 1984; Kingsolver y Wiernasz, 1991; Sinervo y Lively, 1996; Gunn, 1998; Wilson *et al.*, 2001). Sin embargo, coloraciones oscuras también se han desarrollado como un efecto pleiotrópico de la selección de otras funciones de la melanina, melanocortinas, inmunocompetencia, la resistencia al estrés y el equilibrio energético (e.g. Hoekstra, 2006). Además, alternativamente el melanismo podría estar en función de la clase de edad de los individuos así como de la estación del año, o condición reproductiva. No obstante, en estudios ecológicos a nivel poblacional, que se están realizando en *L. xanthoviridis*, se ha observado que dentro de la misma población, individuos del mismo sexo, edad y en el mismo momento de año, presentan diferentes tipos de melanismo corporal ventral (Escudero, datos sin publicar); por lo que probablemente el melanismo no esté asociado al sexo, a la clase de edad y la estación. No obstante, futuros estudios cuantitativos más detallados y a menor escala (intra

Tabla 7. Porcentajes de cada estado de melanismo ventral en los haploclados *xanthoviridis*, *chehuachekenk*, *melanops* norte y *melanops* sur, en las diferentes zonas (este/oeste) por sexo.

Melanismo ventral corporal	Haploclado								
	<i>xanthoviridis</i>		<i>chehuachekenk</i>		<i>melanops</i> sur		<i>melanops</i> norte		
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	
Este	Ausente	17,65%	5,88%	20%	2,63%	75%	3,13%	92%	31,71%
	Gular	23,53%	5,88%	34%	13,16%	16,67%	3,13%	8%	63,41%
	Gular-ventral escaso	17,65%	17,65%	32%	15,79%	0%	6,25%	0%	4,88%
	Gular- ventral-femoral parcial	35,29%	58,82%	14%	52,63%	8,33%	3,13%	0%	0%
	Gular-ventral-femoral total	5,88%	11,76%	0%	15,79%	0%	84,38%	0%	0%
Oeste	Ausente	0%	0%	0%	0%	23,53%	0%	51,35%	18,75%
	Gular	7,69%	8,33%	0%	0%	35,29%	33,33%	21,62%	34,38%
	Gular-ventral escaso	38,46%	20,83%	55,56%	27,78%	11,76%	16,67%	16,22%	15,63%
	Gular- ventral-femoral parcial	38,46%	41,67%	44,44%	66,67%	5,88%	33,33%	8,11%	21,88%
	Gular-ventral-femoral total	15,38%	29,17%	0%	5,56%	23,53%	16,67%	2,70%	9,38%

e interpopulacionales), son necesarios para evaluar la importancia y el rol de estos tipos de melanismo en las especies de lagartijas del grupo *L. fitzingerii*.

Si bien este grupo es complejo en cuanto al estatus sistemático de sus especies y especies candidatas, de las cuales se desconoce sus límites precisos (Avila *et al.*, 2006, 2008, 2010; Abdala, 2007; Abdala *et al.*, 2012); a partir de estos resultados, es evidente que los caracteres melánicos aquí descritos, por su alto grado de polimorfismo, deberían ser utilizados con precaución y en conjunto con otros, como caracteres diagnósticos, dado que todos los estados de melanismo, tanto dorsal de la cabeza como ventral corporal, estuvieron presentes en al menos tres haploclados diferentes.

En un trabajo recientemente publicado (Abdala *et al.*, 2012b), se describe y asigna estados de melanismo diferentes para seis especies consideradas por el autor como parte de este grupo, tres de las cuales (*L. fitzingerii*, *L. xanthoviridis*, *L. shehuen*) pertenecen a tres de los haploclados analizados en este trabajo (*fitzingerii*, *xanthoviridis* y *chehuachekenk* respectivamente). Nuestros resultados no coinciden con esta asignación y consideramos que es necesario la integración de enfoques comportamentales, ecológicos y moleculares a los patrones de melanismo, lo que permitirá una mejor comprensión tanto de los mecanismos evolutivos que producen y mantienen estos rasgos en este clado de lagartijas, como de su utilidad taxonómica.

Agradecimientos

Agradecemos a C. H. F. Pérez, M. L. Kozykariski, N. Feltrin, M. F. Breitman, C. D. Medina, J. Goldman, C. A. Durante, L. Camporro por la asistencia en campo y a la Dra. M. L. Kozykariski por las sugerencias realizadas y revisión del manuscrito. Los trabajos de campo fueron posibles por los subsidios de los proyectos NSF PIRE (OISE 0530267) y FONCYT-PICT 06-00506.

Literatura citada

- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group Iguania: Liolaemidae, (*Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Abdala, C.S.; Semhan, R.V.; Moreno Azócar, D.L.; Bonino, M.; Paz, M.M. & Cruz, F. 2012a. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1-32.
- Abdala, C.S.; Díaz Gómez, J.M. & Juárez Heredia, V.I. 2012b. From the far reaches of Patagonia: new phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3301: 34-60.
- Avila, L.J.; Morando, M. & Sites Jr, J.W. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Avila, L.J.; Morando, M. & Sites Jr, J.W. 2008. New species of the iguanian lizard genus *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 186-196.
- Avila, L.J.; Pérez, C.H. & Morando, M. 2010a. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata) from southwestern Rio Negro province, northern Patagonia, Argentina. *Zootaxa*

- 2434: 47-59.
- Avila, L.J.; Morando, M.; Pérez, D.R. & Sites, J.W. Jr. 2010b. A new species of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Cordillera del Viento, northwestern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa* 2667: 28-42.
- Cei, J.M. 1975. *Liolaemus melanops* Burmeister and the subspecific status of the *Liolaemus fitzingerii* group (Sauria: Iguanidae). *Journal of Herpetology* 9: 217-222.
- Cei, J.M. 1998. La mélanocéphalie chez les Lézards liolaemines et redécouverte de l'holotype de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 longtemps considéré comme perdu (Reptilian: Squamata: Iguania: Tropiduridae). *Revue Française de Aquariologie* 25: 59-62.
- Cei, J.M. & Ortiz, J. C. 1983. Descripción de una especie de lagarto *Liolaemus coeruleus* N. sp. para Argentina (Sauria, Iguanidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile* 54:35-41.
- Cox, R.M.; Skelly, S.L.; Leo, A. & John-Alder, H.B. 2005. Testosterone regulates sexually dimorphic coloration in the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 2005: 597-608.
- Endler, J. 1984. Progressive background matching in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 22: 187-231.
- Gunn, A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 86: 125-133.
- Hoekstra, H.E. 2006. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heredity* 97: 222-234.
- Hoekstra, H.E.; Hirschmann, R.J.; Bunday, R.A.; Insel, P.A. & Crossland J.P. 2006. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern. *Science* 313: 101-104.
- Janse van Rensburg, D.A.; Mouton, P. le F. N. & van Niekerk, A. 2009. Why cordylid lizards are black at the south-western tip of Africa. *Journal of Zoology* 278: 333-341.
- Kettlewell, H.B.D. 1973. The Evolution of Melanism: The Study of a Recurring Necessity, with Special Reference to Industrial Melanism in the Lepidoptera. Clarendon Press, Oxford.
- Kingsolver, J.G. & Wiernasz, D.C. 1991. Seasonal polyphenism in wing melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *American Naturalist* 137: 816-830.
- Müller, L. & Hellmich, W. 1938. *Liolaemus*- Arten aus dem westlichen Argentinien. Ergebnisse de Argentinienreise von Prof. Dr. W. Goetsch, Breslau. II. Über eine neue *Liolaemus altissimus* -Rasse von Volcan Copahue. *Zoologischer Anzeiger* 125: 113-119.
- Norris, K. & Lowe, C.H. 1964. An analysis of background color-matching in Amphibians and Reptiles. *Ecology* 45: 565-580.
- Scolaro, J.A. & Cei, J.M. 1987. A multivariate analysis of morphometric and exomatic characters of iguanid lizards of the patagonian *Liolaemus kingi* complex. *Journal of Herpetology* 21: 343-348.
- Scolaro, J.A.; Cei, J.M. & Arias de Reyna, L. 1985. La identidad de las especies del grupo *Liolaemus fitzingerii-melanops* por medio del análisis discriminante de caracteres morfológicos (Sauria: Iguanidae). *Historia Natural* 5: 13-22.
- Sinervo, B. & Lively, C.M. 1996. The rock-scissor-paper game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380: 240-243.
- True, J.R. 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 640-647.
- Turner, J.R.G. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evolutionary Biology* 10: 163-206.
- Wilson, K.; Lotter, S.C.; Reeson, A.F. & Pell, J.K. 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters* 4: 637-649.
- Wiens, J. J. 1999. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B Biology* 266: 1529-1536.

Apéndice 1

- Liolaemus aff. chehuachekenk*: Provincia de Chubut. Departamento Telsen. Ruta Provincial 4, 24 km E Telsen: LJAMM-CNP 5470, 5471.
- Liolaemus aff. goetschi*: Provincia de Río Negro. Departamento El Cuy. Ruta Provincial 74, 10 km SW Cerro Policía, 35,7 km NE Aguada Guzmán: LJAMM-CNP 5685. Ruta Provincial 74 (camino a Renteria), 34,3 km N empalme Ruta Provincial 71: LJAMM-CNP 7004 – 7016, 7041 7050. Ruta Provincial 74, 20 km SW Aguada Guzmán: LJAMM-CNP 7018 – 7021. Ruta Provincial 71, 41.7 km SW empalme Ruta Provincial 6: LJAMM-CNP 7051 – 7056.
- Liolaemus aff. melanops*: Provincia de Río Negro. Departamento Valcheta. Ruta Provincial 60, 10 km SW Chipauquíl (meseta Somuncurá): LJAMM-CNP 4777.
- Liolaemus aff. shehuen*: Provincia de Chubut. Departamento Telsen. Ruta Provincial 61, 40.3 km empalme Ruta Provincial 11, entre Estancia Ranquilhuao y Estancia San Manuel: LJAMM-CNP 6136, 6137.
- Liolaemus aff. xanthoviridis*: Provincia de Chubut. Departamento Paso de Indios. Ruta Provincial 27, 6.9 km S El Sombrero y empalme Ruta Provincial 53: LJAMM-CNP 3738. Ruta Provincial 27, 42.8 km S El Sombrero y empalme Ruta Provincial 53: LJAMM-CNP 3743 – 3745. Ruta Provincial 27, 78.1 km S El Sombrero y Ruta Provincial 53: LJAMM-CNP 3760, 3761. Departamento Escalante. Ruta Provincial 27, 65.4 km S empalme Ruta Provincial 29 (a Garayalde): LJAMM-CNP 3868.
- Liolaemus canqueli*: Provincia de Chubut. Departamento Paso de Indios. Ruta Provincial 27, 6.9 km S El Sombrero y empalme Ruta Provincial 53: LJAMM-CNP 3742. Ruta Provincial 27, 35.8 km NW empalme Ruta Provincial 29 (en Bosque Petrificado): LJAMM-CNP 11081. Ruta Provincial 53, entre 7-20 Km SE Paso de Indios: LJAMM-CNP 2199, 2230 – 2232, 2270, 2271. Ruta Provincial 12, 6 Km S Cerro Cóndor: LJAMM-CNP 2930. Ruta Nacional 25, 8 km W Paso de Indios: LJAMM-CNP 4725 – 4727. Ruta Provincial 12, 6 km N Cerro Cóndor: LJAMM-CNP 4889. Ruta Provincial 12, 6.2 km N Cerro Cóndor cerca Cañadón de Los Loros: LJAMM-CNP 8811 – 8815. Ruta Provincial 24, 24.4 km N Laguna de La Bombilla: LJAMM-CNP 9102 – 9108. Ruta Provincial 53, entre 7-20 Km SE Paso de Indios: FML 13047. Ruta Provincial 12, 6 Km S Cerro Cóndor: BYU 47280, 47281, MLPS 2472.
- Liolaemus casamiquelai*: Provincia de Río Negro. Departamento 25 de Mayo. Laguna Cari Lafquen Chica, 7 Km N Ingeniero Jacobacci: LJAMM-CNP 2948, 2949. Ruta Provincial 6, 64 Km NE ingeniero Jacobacci: LJAMM-CNP 2973 – 2976.

Laguna Cari Lafquen Chica y Ruta Provincial 6, 10 km N empalme Ruta Nacional 23: LJAMM-CNP 11090 – 1092. Ruta Nacional 23, 22.3 km E Ingeniero Jacobacci: LJAMM-CNP 11101, 11102. Departamento El Cuy. Ruta Provincial 74, 33.2 km N Chasicó (camino a Aguada Guzmán), 33.2 km N empalme Ruta Provincial 6: LJAMM-CNP 11099, 11100.

Liolaemus chehuachekenk: Provincia de Chubut. Departamento Telsen. Laguna Sepaucal, orilla sur, por huella entrando desde camino a Colonia Agrícola Sepaucal (Estancia Osvaldo Williams): LJAMM-CNP 3223, 3224. Laguna de Vaca: LJAMM-CNP 3225. Ruta Provincial 67, 7.5 km N de Gan Gan: LJAMM-CNP 3412 – 3414. Ruta Provincial 67, 12.5 km N Gan Gan: LJAMM-CNP 3418 – 3420. 10 km N Gan Gan, entrando por el primer desvío desde Ruta Provincial 67: LJAMM-CNP 3854, 3855, 3872. Ruta Provincial 4, 0,8 Km E Gan Gan: LJAMM-CNP 5425. Ruta Provincial 4, 20.4 Km E Gan Gan: LJAMM-CNP 5436, 5463. Ruta Provincial 4, 74 km E Gan Gan: LJAMM-CNP 5465. Ruta Provincial 4, 65,5 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5520 – 5525, 5665. Ruta Provincial 4, 2 Km E Gan Gan: LJAMM-CNP 5593. Ruta Provincial 4, 18 km E empalme Ruta Provincial 11, 15 km E Gan Gan: LJAMM-CNP 6096 – 6099. Ruta provincial 4, 53.5 km W Telsen, Estancia Mallin Grande: LJAMM-CNP 6738, 6739. Ruta provincial 67, 7 km N Gan Gan: LJAMM-CNP 6750. Ruta provincial 4, 62.3 km W empalme entrada Colonia Sepaucal (Lag. Verde), 28 km E Gan Gan: LJAMM-CNP 6753, 6754. Ruta provincial 67, 11.2 km N Gan Gan: LJAMM-CNP 6758, 6759. Ruta provincial 4, 80 km W Telsen: LJAMM-CNP 6883. Ruta provincial 67, 16 km N Gan Gan: LJAMM-CNP 6886. Ruta provincial 4, 25.9 km W Telsen: LJAMM-CNP 6935, 6936. Desvío Laguna de Vaca, 3.5 km S empalme Ruta Provincial 4: LJAMM-CNP 6943 – 6952, 6961. Camino a Laguna de Vaca desde Ruta Provincial 4, 4 km S desvío: LJAMM-CNP 7852 – 7869. Camino a Laguna de Vaca, desvío desde Ruta Provincial 4: LJAMM-CNP 8171 – 8173. Departamento Cushamen. Ruta Provincial 13, 8 km N El Molle: LJAMM-CNP 5926 – 5932, MLPS 2535, 2536, FML15105, 15106. Departamento Gastre. Ruta Provincial 50, 10 km N El Escorial. LJAMM-CNP 5961 – 5965. Ruta Provincial 49, 30 km S Gastre: LJAMM-CNP 5936 – 5939. Ruta provincial 4, 47.6 km W Gan Gan: LJAMM-CNP 6742, 6743. Ruta Provincial 58, 23 km SW empalme Ruta Provincial 59, arenales en zanjón El Colorado: LJAMM-CNP 8825 – 8827. Ruta Provincial 58, 39,6 km NE empalme Ruta Provincial 40, subida a Sierra de la Cicuta: LJAMM-CNP 8832, 8833.

Liolaemus fitzingerii: Provincia de Santa Cruz. Departamento Río Chico. Ruta Nacional 40, 99.6 km N Tres Lagos, 3 km N estancia La Siberia, arenal costa lago Cardiel: LJAMM-CNP 7340, 7342, 7343. Ruta Nacional 40, 15.2 km S empalme Ruta Provincial 29, cerca Estancia La Siberia, E Lago Cardiel: LJAMM-CNP 9282-9284. Ruta Provincial 73, 8.6 km E empalme Ruta Nacional 40, camino a Estancia San Miguel: LJAMM-CNP 9292-9298. Departamento Magallanes. Ruta Provincial 77, 47.4 km NW empalme Ruta Provincial 25: LJAMM-CNP 9987-9992. Ruta Provincial 77, 66.6 km NW empalme Ruta Provincial 25, 9.1 km SE Estancia Vega Grand: LJAMM-CNP 10027-10030. Departamento Lago Buenos Aires. Ruta Provincial 43, 19 Km W Perito Moreno: BYU 47286, 47287, LJAMM-CNP 2875-2877. Ruta Provincial 43, El Pluma: LJAMM-CNP 2913, 2914, BYU 47292. Ruta Nacional 40, 71 km S límite Santa Cruz/Chubut:

LJAMM-CNP 4634, 4635, 4636, 4655, 4656, 4657, 4658. Ruta Provincial 45, 7.7 km SE empalme Ruta Provincial 72, 6.3 km NW Estancia Bahía: LJAMM-CNP 9265. Departamento Deseado. Ruta Provincial 43, 16 Km E Las Heras: LJAMM-CNP 2882-2887. Ruta Provincial 43, 3 km E Koluel Kaike: LJAMM-CNP 4618-4620. Destacamento Policial Las Sierras, 85 km NW Pico Truncado: LJAMM-CNP 6482. Camino a Yacimiento Los Perales, 3 km S empalme Ruta Nacional 26 hacia Ruta Provincial 18: LJAMM-CNP 9137, 9138. Ruta Provincial 43, 12 km E empalme Ruta Provincial 39: LJAMM-CNP 9631. Provincia de Chubut. Departamento Sarmiento. 24 Km SE Sarmiento, Camino a Bosque Petrificado: MLPS 2459, LJAMM-CNP 2215, FML 13049. Ruta Provincial 26, 6.9 km W empalme Ruta Provincial 25 (cerca de Cerro Guacho): LJAMM-CNP 3865. Buen Pasto: LJAMM-CNP 9079, 9080, 9081. Ruta Provincial 23, 31.8 km SE Buen Pasto, 7.5 km NW empalme R Provincial 24: LJAMM-CNP 9139 – 9144. Laguna Seca, margen norte, Ruta Provincial 24, 53.1 km N empalme Ruta Provincial 23: LJAMM-CNP 9145 – 9147, 9149, 9150. Departamento Río Senguer. Ruta Provincial 20, 3 Km N La Laurita, 30 Km S Nueva Lubecka: LJAMM-CNP 2888. Ruta Provincial 20, 5 km N Los Tamariscos: LJAMM-CNP 4576. Ruta Provincial 20, 30 km S Nueva Lubecka, 3 km al N La Laurita: LJAMM-CNP 4890. Departamento Tehuelches. Ruta Nacional 40, 7.9 Km SW empalme Ruta Provincial 20: LJAMM-CNP 2921, 2922, 2925, BYU 47308, 47291. Ruta Provincial 23, 44.2 km E Ruta Provincial 20, camino a Estancia Los Flamencos, a 1 km E Estancia Los Guindos: LJAMM-CNP 9007 – 9011. Ruta Provincial 23, camino a Estancia Los Flamencos, a 30 km E empalme Ruta Provincial 20, al pie de Co. Ferraroti: LJAMM-CNP 9017. Ruta Provincial 23, camino a Estancia Los Flamencos, a 3.6 km E empalme Ruta Provincial 20: LJAMM-CNP 9020. Departamento Escalante. Ruta Provincial 26, empalme Ruta Provincial 25, 36 km NW empalme Ruta Provincial 37, Pampa Vaca: LJAMM-CNP 10214. Ruta Provincial 27 (camino a Puente Nollman sobre el Río Chico), 3.4 km NW empalme Ruta Nacional 3: LJAMM-CNP 11074 – 11077. Ruta Provincial 27, 46.5 km S empalme Ruta Provincial 29 (a Garayalde): LJAMM-CNP 3768 – 3771, 3844 – 3846, 3867. Ruta Provincial 27, 46.5 km S empalme Ruta Provincial 29 (a Garayalde): LJAMM-CNP 3880, 3881. Pampa Pelada, 8.1 km empalme Ruta Provincial 25, camino a Sierra Chaira. 14.8 km SW Ruta Provincial 27: LJAMM-CNP 10243. Departamento Paso de Indios. Ruta Provincial 24, 83.9 km N empalme Ruta Provincial 23: LJAMM-CNP 9117 – 9119. Provincia de Chubut. Departamento Florentino Ameghino. Ruta Provincial 32, 4 Km antes del cruce Ruta Provincial 2: LJAMM-CNP 2204, FML13048. 2.5 Km N Dos Pozos, Ruta Provincial 1: LJAMM-CNP 2221, 2222. 20 Km S cruce Rutas Provinciales. 32 y 1, 26: MLPS2460. Cabo Raso: LJAMM-CNP 2492 – 2495. Ruta Provincial 31, 36 km Sur Dique Florentino Ameghino: LJAMM-CNP 6121 – 6123. Ruta: Provincial 31, 4 km N empalme Ruta Nacional 3: LJAMM-CNP 6124.

Liolaemus goetschi: Provincia de Río Negro. Departamento Valcheta. 10.5 km NE Bajo Rico: LJAMM-CNP 7027 – 7040. Camino vecinal a bajo Santa Rosa, entre Ruta provincial 62 y 63, 3 km SE Santa Rosa: LJAMM-CNP 8367, 8415 – 8423. Departamento General Roca. 38 Km N Ruta 23 altura rotonda cruce a Casa de Piedra, cartel Chevron. 4.5 Km a

la derecha: LJAMM-CNP 5199 – 5202. 25 Km N de Roca: LJAMM-CNP 5203.

Liolaemus martorii: Provincia de Río Negro. Departamento San Antonio. Las Grutas. Playa Piedra Colorada: LJAMM-CNP 2560 – 2570. Las Grutas: LJAMM-CNP 4567 – 4570. Departamento Adolfo Alsina. Bahía Creek: LJAMM-CNP 2584 – 2586. Departamento Valcheta. Ruta provincial 62, 4 km N Nahuel Niyeu: LJAMM-CNP 8322, 8413.

Liolaemus melanops: Provincia de Chubut. Departamento Telsen. Ruta Provincial 11, 6km NW Bajada del Diablo: LJAMM-CNP 5941 – 5943. Ruta Provincial 61, 40,3 km empalme Ruta Provincial 11, entre Estancia Ranquihuao y Estancia San Manuel: LJAMM-CNP 5948 – 5951. Ruta provincial 4, 63,2 km W Sierra Chata, 30 km E Telsen: LJAMM-CNP 6931, 6933. Ruta Provincial 8, en Quele Cura o Sierra Colorada: LJAMM-CNP 2934, 2939 – 2941. Ruta Provincial 8, 49 km S empalme Ruta Provincial 5: LJAMM-CNP 8109 – 8112. LJAMM-CNP 8113 – 8116. Ruta Provincial 8, 28 km S empalme Ruta Provincial 5. Ruta Provincial 8, 112 km NW empalme Ruta Provincial 4, 1 km S Estancia Aguada Malaespina: LJAMM-CNP 11153 – 11157, 11161 - 11163. Ruta Provincial 8, en Quele Cura o Sierra Colorada: BYU 48152, MLPS 2474. Departamento Valcheta. Camino Vecinal, subida a Meseta de Somuncurá por Puesto Luis Ovejero, a 51,1 km W desde pueblo Arroyo de la Ventana: LJAMM-CNP 3270. Camino vecinal a 12 km NW Arroyo de la Ventana: LJAMM-CNP 3275, 3276. Camino vecinal, 8,4 km S Establecimiento La Polvareda (Valerio Calfin): LJAMM-CNP 3304. Ruta Provincial 8 (de Chubut, continuación en Río Negro): LJAMM-CNP 6001 – 6008. Camino entre Cona Niyeu y Telsen, 8,4 km S empalme Ruta Provincial 8 (en Río Negro): LJAMM-CNP 11180 – 11188. Ruta Provincial 60, 10 km SW Chipauquil: LJAMM-CNP 2951, 2955 – 2957, MLPS 2475, 2476, BYU 47307. Ruta Provincial 60, 10 km S Chipauquil: LJAMM-CNP 4883 – 4885. 1,5 km del destacamento policial El Rincón, subida a Somuncurá: LJAMM-CNP 6874 – 6876. Departamento Paso de Indios. Ruta Provincial 40, 15 km NE empalme Ruta Provincial 12: LJAMM-CNP 8837, 8839 – 8843. Departamento Adolfo Alsina. Bahía Creek: LJAMM-CNP 2461, 2659, 2660, MLPS 2456, 2457. Departamento El Cuy. El Cuy: LJAMM-CNP 1841, 2429 – 2432. Ruta Provincial 8, 6 km S El Cuy: LJAMM-CNP 11231.

Liolaemus morenoi: Provincia de Neuquén. Departamento Collon Cura. Ruta Provincial 237, empalme con ruta a Dique Piedra del Águila: LJAMM-CNP 5440, 5441. Ruta Nacional 237, empalme con ruta a Dique Piedra del Águila: LJAMM-CNP 5451 – 5456. Ruta Nacional 40, 2 km S Cerro Piñón: LJAMM-CNP 6477, 6478.

Liolaemus shehuen: Provincia de Chubut. Departamento Telsen. 45,2 Km W Telsen. LJAMM-CNP 5475 – 5480. 9 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5466. Ruta Provincial 4, 5,4 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5495, 5496. Ruta Provincial 4, 9 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5577 – 5579. Ruta Provincial 4, 5,4 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5580, 5581. Ruta Provincial 4, 41,6 Km W Telsen: LJAMM-CNP 5596 – 5599. Desvío Laguna De Vaca, 16,2 km Ruta Provincial 4, al borde de laguna, pasando por puesto de Elio Calfuquir: LJAMM-CNP 8937, 8940, 8942– 8958. Ruta Provincial 4, 3 km W Telsen: LJAMM-CNP 5971 – 5978.

Liolaemus xanthoviridis: Provincia de Chubut. Departamento de Rawson. Bahía Isla Escondida: LJAMM-CNP 2201 – 2203, 2487, 2551, MLPS 2461, BYU 48118. Departamento Florentino Ameghino. Ruta Provincial 1, 12 Km Sur Estancia Dos Naciones: LJAMM-CNP 2418, MLPS 2463, 2458, FML 13051. LJAMM-CNP 2552. Cabo Raso. 24 msnm. Ruta Provincial 1. 12 Km S Estancia Dos Naciones: LJAMM-CNP 2689. Departamento Mártires. Ruta Provincial 29, 45 Km W Garayalde: BYU 47289, 47290, LJAMM-CNP 2907 – 2909. Ruta Provincial 48 (de Las Plumas a Garayalde), 86,7 km S Las Plumas, primera bajada al Valle del Río Chico, cerca Estancia La Madreselva: LJAMM-CNP 11068 – 11072. Ruta Provincial 29, 15,5 km E empalme Ruta Provincial 27 (camino a Garayalde): LJAMM-CNP 10304 – 10306. Departamento Paso de Indios. Bosque Petrificado, Cruce Ruta Provincial 29 y 27, 106 Km W Garayalde: LJAMM-CNP 2911, 2912. Ruta Provincial 27, 67,9 km N empalme Ruta Provincial 25, entre meseta Cuadrada y sierra Cuadrada, 7,9 km S empalme Ruta Provincial 29: LJAMM-CNP 10267, 10268. Bosque Petrificado, Cruce Ruta Provincial 29 y 27, 106 Km W Garayalde: BYU 47282, 46769. Departamento Escalante. Ruta Provincial 27, 33,1 km N empalme Ruta Provincial 25, 55,1 km NW Puente Nollman sobre el Río Chico: LJAMM-CNP 11078 – 11080.

Melanism and ontogeny: a case study in lizards of the *Liolaemus fitzingerii* group (Squamata: Liolaemini)

P.C. Escudero, I. Minoli, M.A. González Marín, M. Morando, and L.J. Avila

Abstract: Color polymorphisms in general and melanism in particular have been the focus of many evolutionary adaptation studies. In lizards of the genus *Liolaemus* Wiegmann, 1834, patterns of melanism have been poorly studied, although they have been used as diagnostic characters for identifying and describing new species. We investigated the relationships between melanism, body size, sex, and time in a population of Rawson Lizard (*Liolaemus xanthoviridis* Ceí and Scolaro, 1980) with extensive ventral melanism. The study took place in Bahía Isla Escondida, Chubut (Argentina), during three summer seasons (2012 to 2014). We tagged each individual, recorded body measurements and sex, and took ventral photographs to estimate the proportion of melanism. Our results showed that ventral melanism increased over time as each individual increased its snout–vent length (SVL). Body size explained 44% of the variation in melanism and males were more melanistic than females. Previous comparative studies of lizards in this species group showed no relationship between melanism and different taxonomic units or with thermal functionality. Here, we present evidence suggesting that melanism might be a character with an ontogenetic origin that is strongly associated with sex and body size. This pattern could be shared among species of this group of lizards, and even more importantly, it may be related to variable selection forces occurring throughout ontogeny.

Key words: *Liolaemus xanthoviridis*, Rawson Lizard, image analysis, sex, size, ventral melanism.

Résumé : Les polymorphismes de la couleur en général et le mélanisme en particulier ont fait l'objet de nombreuses études sur l'adaptation évolutive. Chez les lézards du genre *Liolaemus* Wiegmann, 1834, les motifs de mélanisme ont fait l'objet de peu d'études, bien qu'ils aient été utilisés comme caractères diagnostiques pour l'identification et la description de nouvelles espèces. Nous avons examiné les relations entre le mélanisme, la taille du corps, le sexe et le temps dans une population du lézard de Rawson (*Liolaemus xanthoviridis* Ceí et Scolaro, 1980) présentant un important mélanisme ventral. L'étude a été menée à Bahía Isla Escondida (Chubut, Argentine) durant trois saisons estivales (de 2012 à 2014). Nous avons marqué chaque individu, enregistré des mesures du corps ainsi que le sexe et avons pris des photos ventrales afin d'estimer la proportion de mélanisme. Nos résultats montrent que le mélanisme ventral augmente avec le temps, parallèlement à la longueur du museau au cloaque (LMC) d'un individu. La taille du corps expliquait 44 % de la variation du mélanisme et les mâles étaient plus mélanistiques que les femelles. Des études comparatives antérieures de lézards dans ce groupe d'espèces n'ont relevé aucune relation entre le mélanisme et différentes unités taxinomiques ou avec la fonction thermique. Nous présentons des données qui donnent à penser que le mélanisme pourrait être un caractère ayant une origine ontogénétique fortement associée au sexe et à la taille du corps. Ce motif pourrait être commun à différentes espèces de ce groupe de lézards et, fait encore plus important, il pourrait être lié à des forces de sélection variables intervenant durant toute l'ontogenèse. [Traduit par la Rédaction]

Mots-clés : *Liolaemus xanthoviridis*, lézard de Rawson, analyse d'images, sexe, taille, mélanisme ventral.

Introduction

Color polymorphisms in general and melanism in particular have been the focus of many studies on evolutionary adaptation (e.g., Norris and Lowe 1964; Wiens 1999; Cox and John-Alder 2005; Janse van Rensburg et al. 2009). Populations with melanistic animals have been used to study the relationships between ecology and evolution, such as background color-matching (e.g., Norris and Lowe 1964; Hoekstra 2006; Hoekstra et al. 2006). In animals, melanin is involved in a wide range of nonmutually exclusive vital adaptive functions that are associated with different aspects of life history. For example, melanism is associated with reproductive signaling at the recognition level among individuals (Jawor and Breitwisch 2003; Griffith et al. 2006), and with reproductive strategies where males of different color have distinct reproductive success associated with the use of different mating strategies (Sinervo and Lively 1996; Ducrest et al. 2008). Melanin has also

been implicated with various physiological functions: (i) thermo-regulation, given that darker animals are able to warm faster and maintain higher body temperatures (Kettlewell 1973; Kingsolver and Wiernasz 1991; Vences et al. 2002); (ii) protection from ultraviolet radiation by screening out harmful wavelengths with dark pigments (Gunn 1998; Hofer and Mokri 2000); (iii) immune function as a consequence of the physical and biochemical properties of melanin (Mackintosh 2001; Wilson et al. 2001); (iv) pleiotropic effect of selection on other functions of melanin, melanocortins, immunocompetence, stress resistance, and energy balance (e.g., Hoekstra 2006; Ducrest et al. 2008). Also, it has been proposed that melanism has a role in animal defense, because it has been related with crypsis in response to predation risk (Kettlewell 1973; Ender 1984; Vroonen et al. 2012; Fulgione et al. 2014) and aposematism (Turner 1977).

Melanism can occur either as a polymorphism within species (defined as the presence of different morphological forms within

Received 28 May 2015. Accepted 21 December 2015.

P.C. Escudero, I. Minoli, M.A. González Marín, M. Morando, and L.J. Avila. Grupo de Herpetología Patagónica, Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales, Centro Nacional Patagónico-CONICET, Puerto Madryn, Bld. Alte. Brown 2915, (U9120ACD), Chubut, Argentina.

Corresponding author: P.C. Escudero (email: paulaescudero2@gmail.com).

Fig. 1. Ventral melanism in lizards of the *Liolaemus fitzingerii* group: (a) *Liolaemus martorii* male, (b) Rawson Lizard (*Liolaemus xanthoviridis*) female, (c) *L. fitzingerii* male, (d) *L. xanthoviridis* male, and (e) *Liolaemus melanops* male. Modified from Escudero et al. 2012; ©2012 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 2.5 Argentina de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/> | ©2012 by the authors, licensed by the Herpetological Association Argentina. This article is open source and distributed under the terms of access and conditions of an Attribution-NonCommercial 2.5 Argentina Creative Commons license. To view a copy of this license visit <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/2.5/ar/>. Figure appears in color on the Web.



a particular class of age and (or) sex), as a fixed difference between closely related species (True 2003), or as a continuum with different amounts of dark pigmentation within a population (Riobó et al. 1999; Cheviron et al. 2006; Escudero et al. 2012). Reptile melanism is produced by a pigment cell layer containing melanophores that produces melanin (Bagnara and Hadley 1973; Morrison et al. 1995). Unlike mammals and birds, which produce two types of melanin (i.e., pheomelanin (light, yellow and red pigment) and eumelanin (dark, brown and black pigment)), reptile melanophores are known to only produce eumelanin (Bagnara and Hadley 1973), and changes in the production and dispersion of these granules are ultimately responsible for changes in the dorsal color of reptiles (Hadley 1997). Physiological color change has been documented in reptiles and is frequently associated with the hypothesis that relates melanism with thermal physiological characters, referred to as the “thermal melanism hypothesis”, or stress responses (Waring 1963; Moreno Azócar 2013).

The ecological and evolutionary forces that maintain or produce changes in melanism are of interest for the evolution of alternative phenotypes and have important impacts on many biological aspects of organisms (Monti et al. 2013). Although it has been scarcely studied in reptiles (Rosenblum 2005; Raia et al. 2010), ontogenetic color change is known to be important for melanin-based characters in other taxa (Fernandez and Collins 1988; Riobó et al. 1999; Garcia and Sih 2003; Rosenblum 2005). For example, in male and female European Common Frogs (*Rana temporaria* L., 1758), black dorsal pattern increases with body size, which is correlated with age (Riobó et al. 1999). The ontogenetic changes can occur in response to long-term environmental stimuli as melanin production increases (darkening) or decreases (lightening) (Rosenblum 2005), whereas physiological (rapid) color change can occur in response to short-term stimuli (Nery and Castrucci 1997) as existing melanin becomes dispersed (darkening) or aggregated (lightening). At the same time, these environmental stimuli might be responding to different selection pressures through ontogeny. For example, Garcia and Sih (2003) found that shifts in the melanism of larvae of the Small-mouthed Salamander (*Ambystoma texanum* (Matthes, 1855)) and the Streamside Salamander (*Ambystoma barbouri* Kraus and Petranka, 1989)

could be due to predictable changes in environmental selection pressures (predation risk, habitat ephemerality, risk of UV damage) over the spring growing season. In invertebrates, melanin production can be affected by temperature, photoperiod, and population density (Hazel 2002; Solensky and Larkin 2003). Alternatively, melanism patterns might arise from a correlation with an adaptive trait or from entirely nonadaptive environmental plasticity (Alho et al. 2010; Fulgione et al. 2015).

In *Liolaemus* lizards, melanism patterns have been poorly studied despite some of their features being used as diagnostic characters for species descriptions, particularly within the *Liolaemus fitzingerii* (Duméril and Bibron, 1873) group (Fitzinger's Tree Iguana; sensu Avila et al. 2006; partially equivalent to the “*fitzingerii* clade” of Abdala 2007). This group contains 12 species that have a wide geographic distribution that extends from north-central Neuquén and northern Río Negro to southern Santa Cruz provinces, Argentina (Ceï 1986; Avila et al. 2006; Abdala 2007). Populations of these species exhibit variation in the intensity and location of melanism (Figs. 1a–1e; Escudero et al. 2012). Furthermore, melanism is concentrated in the ventral region; the adaptive significance of this location (if any) is unclear. Variation in melanism at the intra- and inter-population level has not been studied in detail in these lizards, and this precludes any studies of the role of melanism with other aspects of the life history (but see Moreno Azócar 2013).

To begin to study the ecological and evolutionary implications of ventral melanism in *Liolaemus*, we first need to understand its relationship with sex and body-size changes. The objective of this work was to study ventral melanism in relation to body size over time and sex in the Rawson Lizard (*Liolaemus xanthoviridis* Ceï and Scolaro, 1980) (Ceï and Scolaro 1980). We tested if ventral melanism is static within the population and within the same individual (as has been considered by taxonomists of this gender), and evaluated different hypotheses that could explain the presence of this feature in terms of its dynamics in the population.

Materials and methods

Focal species

Liolaemus xanthoviridis is distributed over an area of approximately 50 km × 200 km located around the Plateau of Montemayor (Rawson,

Fig. 2. Patterns of melanism in Rawson Lizard (*Liolaemus xanthoviridis*): (a) polymorphism of the ventral melanism in the study population and (b) ventral melanism increase in male No. 71 over time (between January and December 2013). Figure appears in color on the Web.



Gaiman, and Florentino Ameghino departments) in Chubut Province, Argentina. This species is arenicolous and sexually dimorphic in size; males are larger and most robust than the females (adult male snout-vent length (SVL) = 82.34 ± 7.75 mm (mean \pm SD); adult female SVL = 78.39 ± 6.48 mm; P.C. Escudero, unpublished data). In both sexes, individuals show polymorphism in dorsal coloration (yellow-green to orange) and in ventral melanism (Figs. 2a, 2b). The period of activity of these lizards begins in late September to early October and continues until mid- to late March (depending on environmental temperature).

Study area

The study area is located in the Patagonian Steppe ecoregion (Burkart et al. 1999), a homogeneous plant community dominated by low shrubs. Climate is cold and dry, with a mean annual precipitation of 250 mm. Winds are strong and mean annual temperature range between 5 and 14 °C. In spring (October to December), temperatures range between 10 and 20 °C, and in summer (January to March), it reaches 38 °C.

The studied population is near the coastline of Bahía Isla Escondida, a marine coastal dune environment located 50 km south of Playa Unión village, Rawson Department (43°40'38.49"S, 65°20'26.54"W; datum WGS84; 6 m above sea level), Chubut Province, Argentina. This area has an extension of about 3 ha and is limited by a rocky intertidal barrier to the east, a temporary streambed to the north, sedimentary cliffs to the west, and a bushy area of rocky soil to the south. The environment has a

heterogeneous structure, with patches of sand dunes with abundant shrubs and others patches without vegetation.

Field methodology

We collected data during three sampling seasons (January to March 2012, November 2012 to February 2013, and October 2013 to March 2014), which correspond to periods of lizard activity. In the study site, we demarcated a grid of 100 m \times 100 m. The animal handling procedures do not require permission from provincial fauna authority for this activity and they are in agreement with regulations detailed in the Argentinian National Law N° 14346. We marked the captured individuals with colored beads following the method of Fisher and Muth (1989) and by toe clipping using the method of Ferner (1979) prior to releasing them in the same captured location. Each time we captured an individual, we recorded SVL with a Mitutoyo® caliper to the nearest 0.01 mm; we also registered the mass with a Pesola® scale to the nearest 0.1 g. We determined sex through hemipenial eversion or by comparing the relative width at the tail base or by the presence of precloacal pores. Only adult individuals were included in the analyses. We also took a ventral photo using a Nikon COOLPIX P510 semi-professional digital camera. In all cases, we tried to maintain the same lizard position and at the same distance for each photograph to reduce the scaling error in calculating the melanic area.

The digital photographs were processed with the software ImageJ version 1.47 (National Institutes of Health (NIH), Bethesda, Maryland, USA; Rasband 1997). Although we did not use color calibration, we could clearly distinguish melanic and nonmelanic areas in the images (Figs. 3a–3d). As a first step, we selected the total ventral area of each individual using polygon selections and then cleared the rest. This allowed us to calculate the total ventral area (measured as the number of pixels). Next, we transformed the color picture to a black and white image of 8 bit and used the threshold adjust to select the precise area of melanism. We used the freehand selection tool to improve the final details of the selection and we calculated again the melanic area (measured as the number of pixels). Finally, we estimated the proportion of ventral melanism based on these two measurements (defined as a percentage of melanin in the belly area) for each lizard.

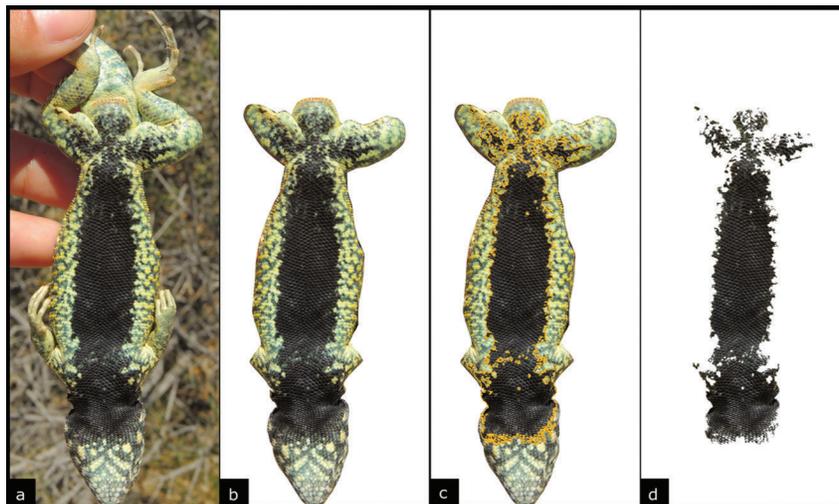
Statistical analyses

We used the residual of the regression of body mass on SVL³ as a body condition index (Weiss, 2006). Then, we analyzed the relationship between melanic area and sex, body condition index, and SVL² (we used the squared of SVL because the relationship of proportionality to the area fits better with length squared).

We analyzed the relationship between proportion of melanism and body condition index and between melanism and SVL² with a simple linear regression. We examined differences in the proportion of melanism by sex by implementing an ANCOVA using SVL² as covariate. Additionally, we performed a multiple linear regression to analyze how much variation in the proportion of ventral melanism was explained by sex and SVL together.

To analyze the variation in melanism at the individual level and its relationship with the time factor (defined as the time between a capture and the following capture), we used a linear mixed model of repeated measures in a subset of the data set of recaptured specimens (36 individuals, totaling 110 recaptures). This allowed us to test whether melanic changes were due to SVL, sex, and (or) time. For this model, we included time factor as the number of successive days between recaptures, to analyze if time represented something else besides the individual age (represented by SVL). If time remained statistically significant after removal of the SVL variable, then it means that time was capturing another, unmeasured, variable that change with time and affects melanism, such as diet and environmental temperature among others.

Fig. 3. Photograph of ventral melanism in an adult male Rawson Lizard (*Liolaemus xanthoviridis*) with successive modifications to quantify the melanic area. The figure illustrates how we measured the melanic area using the software ImageJ: (a) original photograph; (b) extraction of the total ventral area; (c) selection of the melanic area, in orange, using the threshold adjust freehand selection tool; (d) extraction to the melanic area.



We used the `lme` function of the `nlme` package in R (Pinheiro et al. 2009). This function implements the restricted maximum-likelihood (REML) approach. We used sex, time (in days), and SVL (as covariate) as fixed effects, and individuals as a random effect nested within sex. We used an ANOVA type II with the `car` package in R (Fox and Weisberg 2010). These type II tests are calculated according to the principle of marginality, testing each term after all others. For all necessary cases, we tested the assumptions of normality and homogeneity of variances and we transformed the data with logarithm or square-root function; we used R version 3.0.3 for all statistical analyses (R Core Team 2014).

Results

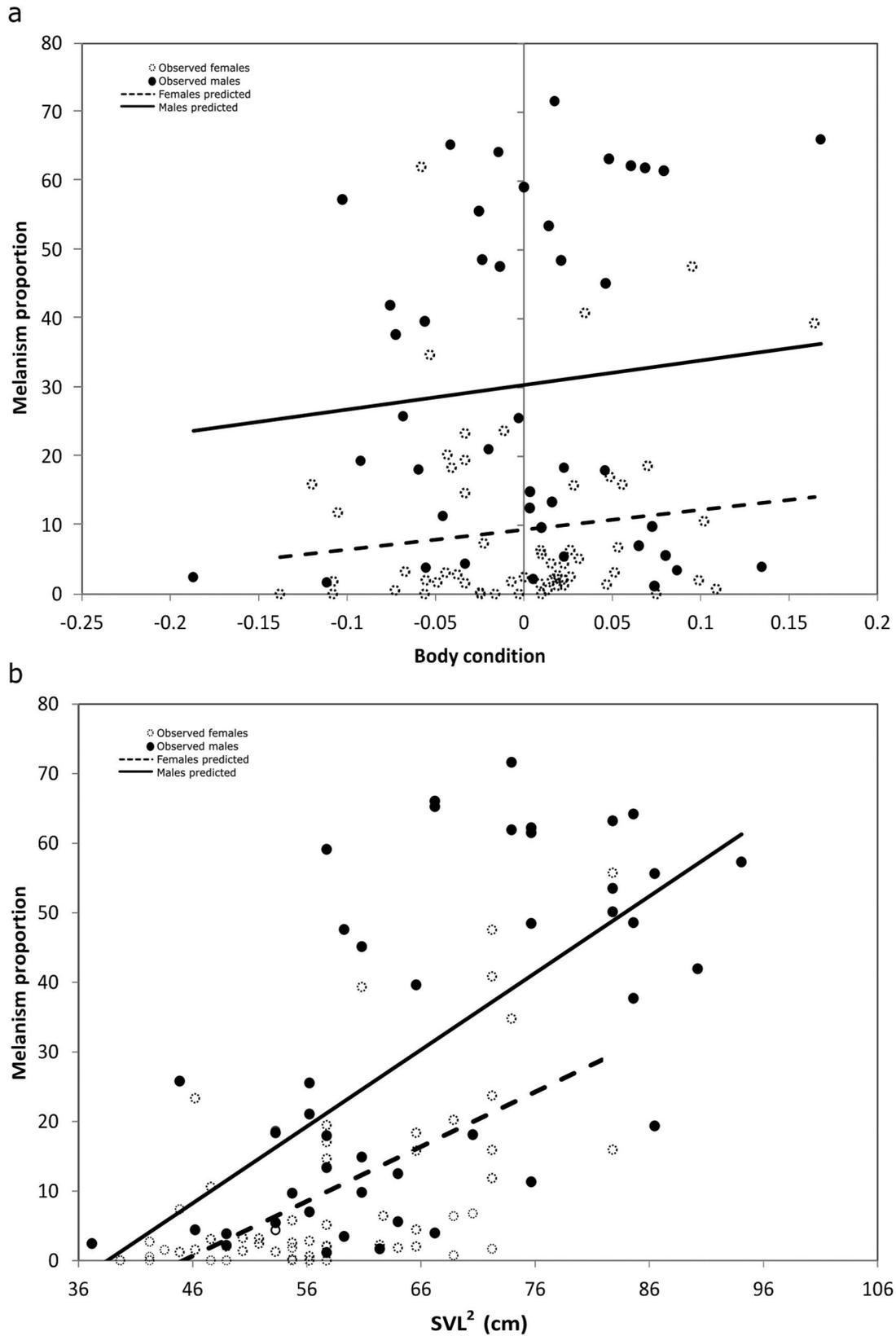
We found significant differences in the proportion of ventral melanism between males and females ($F_{[1,100]} = 16.063$, $p = 0.0001181$). We analyzed body measurements and melanism from 103 *L. xanthoviridis* individuals (59 females and 44 males), from which 36 individuals had multiple catches (16 females and 20 males). We did not find a relationship between the proportion of ventral melanism and the body condition index ($F_{[1,99]} = 1.20$, $p = 0.28$, $R^2 = 0.001$; Fig. 4a) considering both sexes together. When we considered sexes separately, this relationship was also not significant (female: $F_{[1,56]} = 0.87$, $p = 0.35$, $R^2 = -0.002$; male: $F_{[1,41]} = 0.55$, $p = 0.46$, $R^2 = -0.01$). However, we found a significant, positive linear relationship between SVL and proportion of melanism ($F_{[1,101]} = 81.31$, $p = 1.309 \times 10^{-14}$, $R^2 = 0.44$). When we considered the two sexes together, the SVL explained 44% of the variability in the proportion of melanism in *L. xanthoviridis*. When we considered the sexes separately, we found that the linear relationship held for both sexes (female: $F_{[1,57]} = 34.96$, $p = 1.997 \times 10^{-7}$, $R^2 = 0.37$; male: $F_{[1,42]} = 27.96$, $p = 4.161 \times 10^{-6}$, $R^2 = 0.38$; Fig. 4b). Moreover, when we analyzed SVL and sex together, the results showed that these combined variables explained 54% of the variability in the proportion of melanism ($F_{[2,100]} = 61.31$, $p = <2.2 \times 10^{-16}$, $R^2 = 0.54$). Finally, results of variation in the ventral melanism within each individual with the mixed repeated-measures model showed that SVL, sex, and time had effects on the proportion of melanism (SVL: $\chi^2_{[1]} = 20.555$, $p = 5.794 \times 10^{-6}$; sex: $\chi^2_{[1]} = 10.059$, $p = 1.516 \times 10^{-3}$; time: $\chi^2_{[1]} = 20.597$, $p = 5.667 \times 10^{-6}$).

Discussion

Our study showed that individuals from the same population of *L. xanthoviridis* had different degrees of ventral melanism that were mainly explained by SVL and sex. Specifically, melanic area increased with SVL and males had a higher proportion of ventral melanism than females. We observed that as individuals increased in size (SVL) over time, the proportion of melanic area also increased (Fig. 2b). The results also revealed that even after removing the effect of SVL (because SVL and time were highly correlated), the melanic area significantly changed over time. Therefore, there must be one or more latent variables that we did not record in the field but were indirectly reflected in the time factor, and might also be affecting the degree of melanism in these lizards. On the contrary, when we analyzed if melanism was related to the body condition index of the individual, we found no relationship. Unlike the SVL, the mass of an individual body can vary greatly within and between activity seasons as a consequence of several factors, such as diet or pregnancy in the case of females, among others. Thus, this lack of a relationship may be reflecting these types of fluctuations over time.

The evidence drawn from this study allows us to suggest that melanism might be an ontogenetic character, as it has been observed in at least one other lizard (Leaché et al. 2010) and some amphibians (Riobó et al. 1999; Garcia and Sih 2003; Rosenblum 2005). This, however, does not mean that it is not associated with an adaptive function. Ontogenetic variation in melanism as an adaptive trait has been documented in salamanders. For example, Garcia and Sih (2003) found that in two species of salamanders, color changes throughout development may be associated with seasonal changes in environmental factors such as temperature. Our results showed differences in the proportion of ventral melanism between males and females, suggesting that this character could be under sexual selection; for example, males with higher proportion of melanism could have a higher level of reproductive success than those with less melanism. In fact, in several taxa, a correlation was found between color polymorphisms and different mating strategies that generated differences in reproductive success (Shuster and Wade 1991; Sinervo and Lively 1996; Healey et al. 2007, 2008; Vercken and Clobert 2008; Hurtado-Gonzales and Uy 2009). Ducrest et al. (2008) analyzed the pleiotropic effects of the melanocortin system, a system that controls the synthesis

Fig. 4. Effects of body condition and body length on the melanic area of adult Rawson Lizards (*Liolaemus xanthoviridis*): (a) relationship between body condition and proportion of melanism and (b) relationship between squared of snout-vent length (SVL²) and proportion of melanism. The straight line in both panels describes the predicted line based on the fitted model.



Can. J. Zool. Downloaded from www.nrcresearchpress.com by CSP Customer Service on 03/04/16
For personal use only.

of eu- and pheo-melanin, and found that melanocortins enhance fertility, female sexual receptivity, and male sexual motivation and performance. They analyzed studies of nine different species of vertebrates, and in all species, darker males were more sexually active than lighter colored male conspecifics. This could explain the presence of melanin in females in our population of lizards, because this type of color could represent an increase in female fertility. Also, it has been shown that in different species, coloration could be involved in reproduction because it is involved in recognition between individuals (Cooper and Burns 1987; Kwiatkowski and Sullivan 2002; Robertson and Rosenblum 2010). For example, male Eastern Fence Lizards (*Sceloporus undulatus* (Bosc and Daudin in Sonnini and Latreille, 1801)) generally have prominent blue ventral patches, whereas females have reduced or absent ventral coloration, and sexual recognition is based on the extent of ventral patch coloration (Cooper and Burns 1987). Another lizard study showed that male Viviparous Lizards (*Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787)) use coloring to identify females, although not exclusively (Bauwens et al. 1987). And more recently, Vroonen et al. (2013) concluded that in male *Z. vivipara*, melanin-based ventral coloration may signal an aspect of immune capacity to sexual rivals or potential partners.

Many studies have found that melanin is involved in immune function (Mackintosh 2001; Wilson et al. 2001; Ducrest et al. 2008). The melanocortin system reduces acute, allergic, and systemic inflammation, septic shock, and also improves recovery after ischaemia (Getting 2006). Furthermore, melanocortins reduce apoptosis (Chai et al. 2006), oxidative stress, and DNA damage induced by UV radiation in the skin (Böhm et al. 2005). Jawor and Breitwisch (2003) revealed how complex and costly the process of melanin production is for an individual, hence the amount of melanin pigment could provide information related to health, genetic quality, and condition of an individual. All these characteristics are related to fitness and are subjected to natural and (or) sexual selection.

We have ruled out some of the various hypotheses proposed to explain adaptive melanism because the melanism pattern of *L. xanthoviridis* does not fit what one would expect. For instance, the thermal melanism hypothesis has been widely studied and favored to explain melanism for ectothermic animals (e.g., Kettlewell 1973; Kingsolver and Wiernasz 1991; Vences et al. 2002; Clusella Trullas et al. 2007). It postulates that under the same environmental conditions (e.g., solar radiation, ambient temperature, substrate characteristics), assuming a similar body size, melanic ectothermic individuals should heat faster and reach higher equilibrium temperatures than lighter ones (Gates 1980). This hypothesis has been validated for some cases (Norris 1967; Walton and Bennett 1993; Luke 1994), but not for others (Norris 1967; Moreno Azócar 2013), and in most instances, it was tested as a function of dorsal body coloration, not ventral body coloration. The Moreno Azócar (2013) study is the only one that analyzed dorsal and ventral melanism and its effects on heating and cooling rates in the species that we studied here (*L. xanthoviridis*), as well as in other closely related species (*Liolaemus canqueli* Cei, 1975; *Liolaemus casamiquelai* Avila, Perez, Morando and Sites, 2010; *Liolaemus dumerili* Abdala, Semhan, Moreno Azocar, Bonino, Paz and Cruz, 2012; *L. fitzingerii*; *Liolaemus goetschi* Müller and Hellmich, 1938; *Liolaemus martorii* Abdala, 2003; *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888; *Liolaemus morenoi* Etheridge and Christie, 2003). But that study did not find a significant relationship between melanism and thermoregulation. Although more detailed studies are needed to further examine this lack of a relationship, the hypothesis of thermal melanism in *L. xanthoviridis* is not supported (Moreno Azócar 2013). Another proposed explanation for the presence of melanic individuals in a population is crypsis (Kettlewell 1973; Endler 1984), where melanism is associated with a strategy to evade predators. Nonetheless, it is unlikely that this occurs in

L. xanthoviridis, because in this species melanism is ventral, thus invisible to predators.

Alternatively, the observed melanic pattern in our study could be related to diet. However, although the pattern that we observed is one of increasing melanism over time, this is not necessarily at a constant rate; in the same short period of time, some individuals increased in size considerably more than others. Although melanin is a pigment that is synthesized internally using the nonessential amino acid tyrosine, the synthesis of this amino acid requires phenylalanine, which is obtained directly from the diet (Mackintosh 2001). Thus, diet could be influencing the amount of melanin production and could be one of the latent variables that contribute to its increase over time in these lizards. Because these lizards are omnivorous, their diet depends on the availability of fruits and insects in each season, which in turn depend heavily on environmental conditions, such as rainfall and months before the start of lizard activity.

In summary, this study is the first to provide clear evidence that demonstrates ventral melanism in *L. xanthoviridis* may change ontogenetically and is significantly different between sexes. Our study shows that when analyzing this type of character, it is necessary to design medium- to long-term population studies with an individual tracking system. The analyses of few individuals collected from a population at a specific moment in time can lead to erroneous conclusions about the role of a character within a species, because it does not take into account the total variation of the trait, within both populations and individuals. Nevertheless, the proportion of ventral melanism may be a result of the interaction among several different variables not considered in this work. More studies are needed to understand the potential role of developmental constraints, selective pressures through ontogeny, potential correlation as an adaptive trait, or nonadaptive environmental plasticity. Additionally, comparative studies including other closely related species of the *L. fitzingerii* group where ventral melanism polymorphism is present would contribute to a better understanding of this character in an evolutionary context.

Acknowledgements

We thank R. Blum, C.D. Medina, M. Olave, and L.J. Natali for field assistance, and P. Fiorda for statistical support. Financial support was provided by CONICET graduate fellowships (P.C.E., I.M., M.A.G.M.) and the following grants: FONCYT PICT-2011-0784 (issued to L.J.A.) and CONICET-PIP 0336/13 and FONCYT-PICT-2011-1397 (issued to M.M.). We thank A. Leaché and J. Grummer for helpful comments.

References

- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa*, **1538**: 1–84.
- Alho, J.S., Herczeg, G., Söderman, F., Laurila, A., Jönsson, K.I., and Merilä, J. 2010. Increasing melanism along a latitudinal gradient in a widespread amphibian: local adaptation, ontogenetic or environmental plasticity? *BMC Evol. Biol.* **10**: 317. doi:10.1186/1471-2148-10-317. PMID:20964816.
- Avila, L.J., Morando, M., and Sites, J.W.S., Jr. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biol. J. Linn. Soc.* **89**: 241–275. doi:10.1111/j.1095-8312.2006.00666.x.
- Bagnara, J.T., and Hadley, M.E. 1973. Chromatophores and color change: the comparative physiology of animal pigmentation. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, NJ.
- Bauwens, D., Nuijten, K., van Wezel, H., and Verheyen, R.F. 1987. Sex recognition by males of the lizard *Lacerta vivipara*: an introductory study. *Amphib.-Reptilia*, **8**: 49–57. doi:10.1163/156853887X00045.
- Böhm, M., Wolff, I., Scholzen, T.E., Robinson, S.J., Healy, E., Luger, T.A., Schwarz, T., and Schwarz, A. 2005. α -Melanocyte-stimulating hormone protects from ultraviolet radiation-induced apoptosis and DNA damage. *J. Biol. Chem.* **280**: 5795–5802. doi:10.1074/jbc.M406334200. PMID:15569680.
- Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O., and Gómez, D.A. 1999. Ecorregiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.

- Cei, J.M. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino, Monographie, 4: 1–527.
- Cei, J.M., and Scolaro, J.A. 1980. Two new subspecies of the *Liolaemus fitzingeri* complex from Argentina. *J. Herpetol.* **14**: 37–43. doi:10.2307/1563873.
- Chai, B., Li, J., Zhang, W., Newman, E., Ammorio, J., and Mulholland, M.W. 2006. Melanocortin-4 receptor-mediated inhibition of apoptosis in immortalized hypothalamic neurons via mitogen-activated protein kinase. *Peptides*, **27**: 2846–2857. doi:10.1016/j.peptides.2006.05.005. PMID:16806584.
- Cheviron, Z.A., Hackett, S.J., and Brumfield, R.T. 2006. Sequence variation in the coding region of the melanocortin-1 receptor gene (MC1R) is not associated with plumage variation in the blue-crowned manakin (*Lepidophrax coronata*). *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **273**: 1613–1618. doi:10.1098/rspb.2006.3499.
- Clusella Trullas, S., van Wyk, J.H., and Spotila, J.R. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *J. Therm. Biol.* **32**: 235–245. doi:10.1016/j.jtherbio.2007.01.013.
- Cooper, W.E., Jr., and Burns, N. 1987. Social significance of ventrolateral coloration in the fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Anim. Behav.* **35**: 526–532. doi:10.1016/S0003-3472(87)80277-4.
- Cox, R.M., and John-Alder, H.B. 2005. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. *J. Exp. Biol.* **208**: 4679–4687. doi:10.1242/jeb.01948. PMID:16326949.
- Ducrest, A.L., Keller, L., and Roulin, A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. *Trends Ecol. Evol.* **23**: 502–510. doi:10.1016/j.tree.2008.06.001. PMID:18644658.
- Endler, J.A. 1984. Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biol. J. Linn. Soc.* **22**: 187–231. doi:10.1111/j.1095-8312.1984.tb01677.x.
- Escudero, P.C., Minoli, I., Frutos, N., Avila, L.J., and Morando, M. 2012. Estudio comparativo del melanismo en lagartijas del grupo *Liolaemus fitzingerii* (*Liolaemini*: *Liolaemus*). *Cuad. Herpetologica*, **26**: 79–89.
- Fernandez, P.J., Jr., and Collins, J.P. 1988. Effect of environment and ontogeny on color pattern variation in Arizona Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum nebulosum* Hallowell). *Copeia*, **1988**: 928–938. doi:10.2307/1445716.
- Ferner, J. 1979. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *SSAR Herpetol. Circ.* **9**: 42.
- Fisher, M., and Muth, A. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetol. Rev.* **20**: 45–46.
- Fox, J., and Weisberg, S. 2010. An R companion to applied regression. Sage Publications, Inc., Thousand Oaks, Calif.
- Fulgione, D., Monti, D.M., and Raia, P. 2014. Seeing through the skin: dermal light sensitivity provides cryptism in moorish gecko. *J. Zool. (Lond.)*, **294**: 122–128. doi:10.1111/jzo.12159.
- Fulgione, D., Lega, C., Trapanese, M., and Buglione, M. 2015. Genetic factors implied in melanin-based coloration of the Italian wall lizard. *J. Zool. (Lond.)*, **296**: 278–285. doi:10.1111/jzo.12242.
- García, T.S., and Sih, A. 2003. Color change and color-dependent behavior in response to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Oecologia*, **137**: 131–139. doi:10.1007/s00442-003-1314-4. PMID:12838403.
- Gates, D.M. 1980. Biophysical ecology. Springer, New York.
- Getting, S.J. 2006. Targeting melanocortin receptors as potential novel therapeutics. *Pharmacol. Ther.* **111**: 1–15. doi:10.1016/j.pharmthera.2005.06.022. PMID:16488018.
- Griffith, S.C., Parker, T.H., and Olson, V.A. 2006. Melanin- versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Anim. Behav.* **71**: 749–763. doi:10.1016/j.anbehav.2005.07.016.
- Gunn, A. 1998. The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomol. Exp. Appl.* **86**: 125–133. doi:10.1046/j.1570-7458.1998.00273.x.
- Hadley, M.E. 1997. Comparative aspects of non-mammalian pigmentation: regulation of pigment cells. *Pigm. Cell Melanoma Res.* **10**: 114.
- Hazel, W.N. 2002. The environmental and genetic control of seasonal polyphenism in larval color and its adaptive significance in a swallowtail butterfly. *Evolution*, **56**: 342–348. doi:10.1111/j.0014-3820.2002.tb01344.x. PMID:11926502.
- Healey, M., Uller, T., and Olsson, M. 2007. Seeing red: morph-specific contest success and survival rates in a colour-polymorphic agamid lizard. *Anim. Behav.* **74**: 337–341. doi:10.1016/j.anbehav.2006.09.017.
- Healey, M., Uller, T., and Olsson, M. 2008. Variety is the spice of life: female lizards choose to associate with colour-polymorphic male dyads. *Ethology*, **114**: 231–237. doi:10.1111/j.1439-0310.2007.01469.x.
- Hoekstra, H.E. 2006. Genetics, development and evolution of adaptive pigmentation in vertebrates. *Heredity*, **97**: 222–234. doi:10.1038/sj.hdy.6800861. PMID:16823403.
- Hoekstra, H.E., Hirschmann, R.J., Bunday, R.A., Insel, P.A., and Crossland, J.P. 2006. A single amino acid mutation contributes to adaptive beach mouse color pattern. *Science*, **313**: 101–104. doi:10.1126/science.1126121. PMID:16825572.
- Hofer, R., and Mokri, C. 2000. Photoprotection in tadpoles of the common frog, *Rana temporaria*. *J. Photochem. Photobiol. B*, **59**: 48–53. doi:10.1016/S1011-1344(00)00136-6.
- Hurtado-Gonzales, J.L., and Uy, J.A.C. 2009. Alternative mating strategies may favour the persistence of a genetically based colour polymorphism in a pen- tamorphic fish. *Anim. Behav.* **77**: 1187–1194. doi:10.1016/j.anbehav.2008.12.032.
- Janse van Rensburg, D.A., Mouton, P.leF.N., and van Niekerk, A. 2009. Why cordyloid lizards are black at the south-western tip of Africa. *J. Zool. (Lond.)*, **278**: 333–341. doi:10.1111/j.1469-7998.2009.00581.x.
- Jawor, J.M., and Breitwisch, R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *Auk*, **120**: 249–265. doi:10.1642/0004-8038(2003)120[0249:MOHASS]2.0.CO;2.
- Kettlewell, B. 1973. The evolution of melanism: the study of a recurring necessity, with special reference to industrial melanism in the Lepidoptera. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Kingsolver, J.G., and Wiernasz, D.C. 1991. Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *Am. Nat.* **137**: 816–830. doi:10.1086/285195.
- Kwiatkowski, M.A., and Sullivan, B.K. 2002. Geographic variation in sexual selection among populations of an iguanid lizard, *Sauromalus obesus* (=ater). *Evolution*, **56**: 2039–2051. doi:10.1111/j.0014-3820.2002.tb00130.x. PMID:12449491.
- Leaché, A.D., Helmer, D.S., and Moritz, C. 2010. Phenotypic evolution in high-elevation populations of western fence lizards (*Sceloporus occidentalis*) in the Sierra Nevada Mountains. *Biol. J. Linn. Soc.* **100**: 630–641. doi:10.1111/j.1095-8312.2010.01462.x.
- Luke, C.A. 1994. Evolution of color change in desert lizards. In *Herpetology of North American deserts. Proceedings of a Symposium. Edited by P.R. Brown and J.W. Wrights*. Southwestern Herpetologists Society, Excelsior, Minn. pp. 143–158.
- Mackintosh, J.A. 2001. The antimicrobial properties of melanocytes, melanosomes and melanin and the evolution of black skin. *J. Theor. Biol.* **211**: 101–113. doi:10.1006/jtbi.2001.2331. PMID:11419954.
- Monti, D.M., Raia, P., Vroonen, J., Maselli, V., Van Damme, R., and Fulgione, D. 2013. Physiological change in an insular lizard population confirms the reversed island syndrome. *Biol. J. Linn. Soc.* **108**: 144–150. doi:10.1111/j.1095-8312.2012.02019.x.
- Moreno Azócar, D.L. 2013. Relaciones entre distribución geográfica, melanismo y tamaño corporal en *Liolaemus* del grupo *goetschi*. Re-evaluación de la regla de Bergmann, patrones y procesos. Thesis, Comahue Nacional University, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Morrison, R.L., Rand, M.S., and Frost-Mason, S.K. 1995. Cellular basis of color differences in three morphs of the lizard *Sceloporus undulatus erythrocheilus*. *Copeia*, **1995**: 397–408. doi:10.2307/1446903.
- Nery, L.E., and Castrucci, A.M.L. 1997. Pigment cell signalling for physiological color change. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Physiol.* **118**: 1135–1144. doi:10.1016/S0300-9629(97)00045-5.
- Norris, K.S. 1967. Color adaptation in desert reptiles its thermal relationships. In *Lizard ecology: a symposium. Edited by W.W. Milstead*. University of Missouri Press, Columbia, Mo. pp. 162–229.
- Norris, K.S., and Lowe, C.H. 1964. An analysis of background color-matching in amphibians and reptiles. *Ecology*, **45**: 565–580. doi:10.2307/1936109.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Core Team. 2009. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3:1–96 [computer program]. Available from <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme/index.html>.
- R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. Version 3.0.3 [computer program]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Raia, P., Guarino, F.M., Turano, M., Polese, G., Rippha, D., Carotenuto, F., Monti, D.M., Cardi, M., and Fulgione, D. 2010. The blue lizard spandrel and the island syndrome. *BMC Evol. Biol.* **10**: 289. doi:10.1186/1471-2148-10-289. PMID:20854657.
- Rasband, W. 1997. ImageJ: image processing and analysis in Java. Version 1.47 [computer program]. National Institutes of Health (NIH), Bethesda, Md. Available from <http://imagej.nih.gov/ij/>.
- Riobo, A., Rey, J., Puente, M., Miramontes, C., and Vences, M. 1999. Ontogenetic increase dorsal pattern in *Rana temporaria*. *Br. Herpetol. Soc. Bull.* **76**: 1–6.
- Robertson, J.M., and Rosenblum, E.B. 2010. Male territoriality and “sex confusion” in recently adapted lizards at White Sands. *J. Evol. Biol.* **23**: 1928–1936. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02063.x. PMID:20695966.
- Rosenblum, E.B. 2005. The role of phenotypic plasticity in color variation of Tularosa Basin Lizards. *Copeia*, **2005**: 586–596. doi:10.1643/CP-04-154R1.
- Shuster, S.M., and Wade, M.J. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, **350**: 608–610. doi:10.1038/350608a0.
- Sinervo, B., and Lively, C. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, **380**: 240–243. doi:10.1038/380240a0.
- Solensky, M.J., and Larkin, E. 2003. Temperature-induced variation in larval coloration in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **96**: 211–216. doi:10.1603/0013-8746(2003)096[0211:TIVLCI]2.0.CO;2.
- True, J.R. 2003. Insect melanism: the molecules matter. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 640–647. doi:10.1016/j.tree.2003.09.006.
- Turner, J.R.G. 1977. Butterfly mimicry: the genetical evolution of an adaptation. *Evol. Biol.* **10**: 163–206.
- Vences, M., Galán, P., Vieites, D.R., Puente, M., Oetter, K., and Wanke, S. 2002. Field body temperatures and heating rates in a montane frog population:

- the importance of black dorsal pattern for thermoregulation. *Ann. Zool. Fenn.* **39**: 209–220.
- Vercken, E., and Clobert, J. 2008. Ventral colour polymorphism correlates with alternative behavioural patterns in female common lizards (*Lacerta vivipara*). *Ecoscience*, **15**: 320–326. doi:10.2980/15-3-3135.
- Vroonen, J., Vervust, B., Fulgione, D., Maselli, V., and Damme, R. 2012. Physiological colour change in the Moorish gecko, *Tarentola mauritanica* (Squamata: Gekkonidae): effects of background, light and temperature. *Biol. J. Linn. Soc.* **107**: 182–191. doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01915.x.
- Vroonen, J., Vervust, B., and Van Damme, R. 2013. Melanin-based colouration as a potential indicator of male quality in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Amphib.-Reptilia*, **34**: 539–549. doi:10.1163/15685381-00002916.
- Walton, B.M., and Bennett, A.F. 1993. Temperature-dependent color change in Kenyan chameleons. *Physiol. Zool.* **66**: 270–287. doi:10.1086/physzool.66.2.30163690.
- Waring, H. 1963. Color change mechanisms of cold-blooded vertebrates. Academic Press, New York.
- Weiss, S.L. 2006. Female-specific color is a signal of quality in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Behav. Ecol.* **17**: 726–732. doi:10.1093/beheco/arl001.
- Wiens, J.J. 1999. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* **266**: 1529–1535. doi:10.1098/rspb.1999.0811.
- Wilson, K., Cotter, S.C., Reeson, A.F., and Pell, J.K. 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecol. Lett.* **4**: 637–649. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00279.x.