

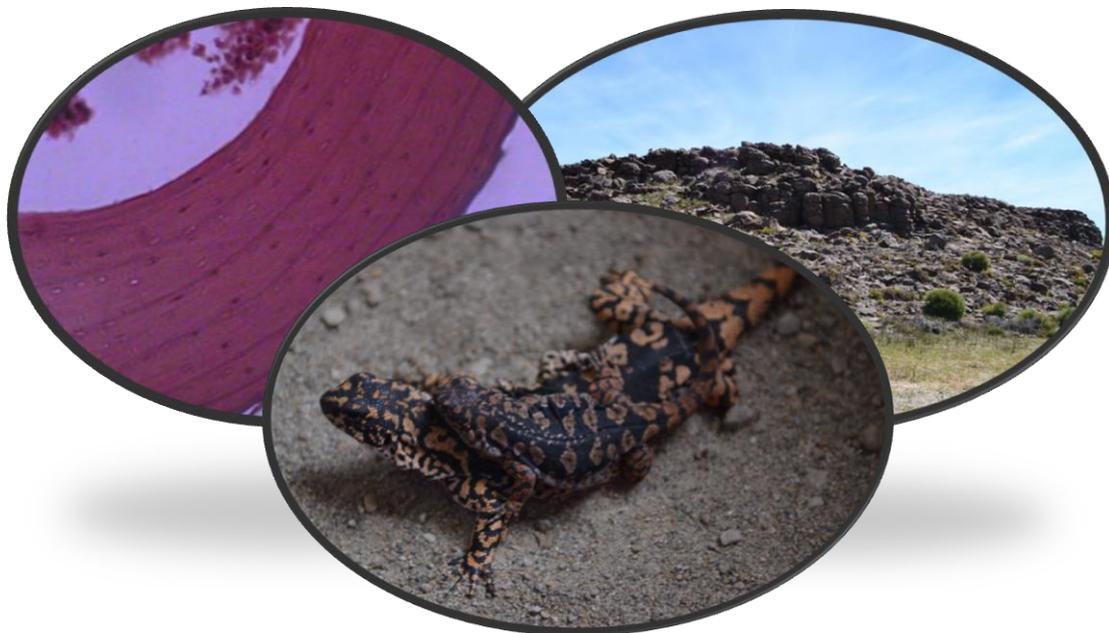


UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE

**“ANÁLISIS COMPARADO DEL CRECIMIENTO,
LONGEVIDAD E INVERSIÓN REPRODUCTIVA EN EL
GÉNERO *PHYMATURUS* EN UN GRADIENTE LATITUDINAL
Y ALTITUDINAL”**

Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Biología



AUTOR: BIÓL. FACUNDO CABEZAS CARTES.

DIRECTORA: DRA. NORA RUTH IBARGÜENGOYTÍA.

CO-DIRECTORA: DRA. JORGELINA MARIELA BORETTO.

FECHA: MARZO 2016.

RESUMEN

Los aspectos de historia de vida de las especies han evolucionado confiriéndoles ventajas adaptativas que se reflejan en su adecuación biológica. Las variaciones interespecíficas en estos caracteres de historia de vida subyacen, principalmente, en las soluciones de compromiso entre el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción. En organismos ectotermos la temperatura ambiental es uno de los principales factores que afectan la evolución de los caracteres de historia de vida, influyendo en las tasas de crecimiento, la edad y talla a la madurez sexual, la frecuencia reproductiva, y el número y tamaño de las crías. Por ejemplo, en las especies que habitan ambientes de climas fríos se observa un crecimiento más lento y madurez sexual a mayor edad y talla corporal que aquellas especies que habitan ambientes cálidos. En ambientes con climas templado-fríos como los de la Cordillera de los Andes y la Patagonia, los lagartos deben realizar un balance muy preciso de la energía destinada al crecimiento y a la reproducción a fin de asegurar su supervivencia. Es de esperar que los diferentes aspectos de historia de vida estén fuertemente influenciados por el ambiente, dado que la rigurosidad climática impone fuertes limitaciones a todos los eventos de la historia de vida de las especies ectotérmicas. Sin embargo, el rol de la filogenia también es importante en especial en taxones con un alto grado de conservación de su ecología y fisiología. Este es el caso de los lagartos del género *Phymaturus*, que agrupa a especies vivíparas, saxícolas y principalmente herbívoras que se distribuyen aisladamente en un gradiente latitudinal y altitudinal desde Catamarca hasta Chubut en Argentina y en el centro de Chile. En esta tesis, se estudió a partir de la técnica de esqueletocronología la edad y el crecimiento de 4 especies de *Phymaturus*, de los dos grupos filogenéticos existentes (*palluma* y *patagonicus*). Además, se estimaron parámetros de historia de vida que relacionan el crecimiento y la reproducción. Esta información fue adicionada a la existente para otras especies de *Phymaturus* y analizada en un marco filogenético mediante regresiones obtenidas a partir de modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) para establecer cuáles son las variables ambientales que presentan mayor influencia en la historia de vida de las especies. Por último, como parte del estudio de la inversión reproductiva de *Phymaturus*, se analizó la existencia de cuidado parental en una de las especies estudiadas, *P. spectabilis*.

Se encontró que las especies que maduran a menor edad (6-7 años) son *P. spectabilis* y *P. antofagastensis* mientras que en *P. aguanegra*, machos y hembras maduran a los 7 años y *P. zapalensis* presenta las edades de madurez sexual más altas (8-9 años). En cuanto a la longevidad, las especies del norte son las más longevas siendo *P. antofagastensis* la especie que alcanza mayor edad (20), seguida de *P. aguanegra* (16). De las especies patagónicas, *P. zapalensis* registró una edad máxima de 15 años y *P. spectabilis* de 12 años. Los individuos juveniles presentaron tasas de crecimiento específicas (TCE) más altas que los adultos, y entre los juveniles las TCE fueron más altas en hembras que en machos en *P. aguanegra* y *P. zapalensis*. Entre los adultos, en *P. spectabilis* y *P. antofagastensis* las

hembras presentaron TCE más altas que los machos. No se registraron diferencias en las TCE de juveniles entre las especies, mientras que en adultos *P. spectabilis* presentó tasas de crecimiento menores que el resto. En cuanto a los parámetros de historia de vida estimados, *P. aguanegra* fue la especie que mayor tasa de reproducción neta presentó, mientras que *P. zapalensis* exhibió el valor más bajo. En cuanto al esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo, *P. spectabilis* presentó el valor más alto y *P. antofagastensis* el más bajo. Al considerar el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida, *P. aguanegra* presentó el valor más alto mientras que *P. spectabilis* el menor valor.

Las variables de crecimiento y reproducción no presentaron señal filogenética significativa. En cuanto al efecto de las variables abióticas sobre la historia de vida, la longevidad se relacionó negativamente con la temperatura media; la amplitud térmica afectó positivamente el tiempo reproductivo relativo de machos y negativamente el esfuerzo reproductivo; y el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida se relacionó negativamente con las precipitaciones.

Se observaron dos tipos de comportamientos parentales en *P. spectabilis*. Ante la presencia de un depredador aéreo las madres permanecieron más tiempo cerca de la cría y registraron menos actividad que en el resto de los experimentos. En cambio, ante la presencia del depredador terrestre las madres presentaron muchos más cabeceos que en el resto de los tratamientos. Las restricciones ambientales y la relativamente escasa plasticidad que presentan los *Phymaturus* explican la existencia de historias de vida "lentas" en los representantes del género, con madurez sexual tardía. La similitud entre las edades de madurez sexual contrasta con las diferencias en longevidad registradas, siendo las especies norteñas del grupo *palluma* más longevas que las especies patagónicas. De igual manera, las soluciones de compromiso entre el crecimiento y la reproducción muestran dos patrones distintos relacionados con la longevidad que puede alcanzar cada grupo. Por un lado, las especies del grupo *palluma* invierten más tiempo de sus vidas en reproducción pero menor cantidad de energía y nutrientes en cada evento reproductivo. Por otro lado, las especies patagónicas tienen tiempos reproductivos menores asociados con una mayor inversión de energía y nutrientes en cada evento reproductivo y una mayor frecuencia reproductiva (anual-bianual). Las diferencias observadas no parecen obedecer a la filogenia sino más bien a diferencias en las condiciones ambientales. La temperatura media, la amplitud térmica, la productividad de sus hábitats y la intensidad del viento junto con factores ecológicos como la presión de depredación y la competencia intraespecífica explicarían las diferencias observadas. Además, se comprobó la existencia de comportamientos parentales en *P. spectabilis* lo que sumado a los datos de otras especies de *Phymaturus* sugiere la existencia de un patrón común de cuidado parental en el género, relacionado con la inversión reproductiva.

ABSTRACT

The different traits of the life history of the species have evolved conferring adaptive advantages that are reflected in their fitness. Interspecific variation in these life story traits depend mainly on trade-offs between growth, maintenance and reproduction. In ectotherm organisms, environmental temperature is one of the main factors affecting the evolution of the life history traits, influencing growth rates, age and size at sexual maturity, reproductive rate, and the number and size of the offspring. For example, in species that inhabit cold-climate environments it is observed slower growth and sexual maturity is reached later and at larger sizes than in those species that inhabit warm environments. In the Andes and Patagonia cold-climates, lizards must make a very precise balance of energy for growth and reproduction to ensure their survival. Many aspects of life history are expected to be strongly influenced by the environment, given that climate harshness imposes severe limitations to all events in the life history of ectothermic species. However, the role of the phylogeny is also important, especially in taxa with a high degree of conservatism of their ecology and physiology. This is the case of lizards of the genus *Phymaturus*, which is a group of viviparous, saxicolous and mainly herbivorous lizards distributed in isolation in a latitudinal and altitudinal gradient from Catamarca to Chubut in Argentina and in central Chile. In this thesis, we studied with the skeletochronology technique the age and growth of 4 species of *Phymaturus* from the two existing phylogenetic groups (*palluma* and *patagonicus*). In addition, life history parameters that relate the growth and reproduction were estimated. This information was added to the available information for other species of *Phymaturus* and analyzed in a phylogenetic frame using phylogenetic generalized least squares (PGLS) regression models to determine the relation between the environmental variables and the life history of the species. Finally, as part of the study reproductive investment of *Phymaturus*, the existence of parental care in one of the studied species, *P. spectabilis* was analyzed.

We found that species that mature at an earlier age (6-7 years) are *P. spectabilis* and *P. antofagastensis*, while in *P. aguanegra* males and females mature at 7 years and *P. zapalensis* presents the higher ages of sexual maturity (8-9 years). In the case of the longevity, northern species presented higher longevities being *P. antofagastensis* the species that reached the older age (20 years), followed by *P. aguanegra* (16 years). In the Patagonia, *P. zapalensis* recorded a maximum age of 15 years and *P. spectabilis* 12 years. Juveniles presented higher specific growth rates (TCE) than adults, and among them the TCE were higher in females than in males only in *P. aguanegra* and *P. zapalensis*. Among adults, *P. spectabilis* and *P. antofagastensis* females showed higher TCE than males. The TCE of juveniles between species were similar, while in adults *P. spectabilis* showed lower rates of growth than the rest. As for the life history parameters estimated, *P. aguanegra* was the species that presented the higher net reproduction rate, while *P. zapalensis* exhibited the lowest value. Regarding reproductive effort per unit of time, *P. spectabilis* showed the highest value and *P. antofagastensis* the lowest. When considering

the lifetime reproductive effort, *P. aguanegra* presented the highest value while the lower value was registered in *P. spectabilis*.

The growth and reproduction variables showed no significant phylogenetic signal. As for the effect of abiotic variables on the life history, the longevity was negatively related to mean environmental temperature; the temperature range positively affects the male reproductive relative time and negatively the reproductive effort; and lifetime reproductive effort was negatively related to rainfall.

Two types of parental behaviors were observed in *P. spectabilis*. In the presence of an aerial predator mothers stayed longer near the offspring and registered less activity than in the rest of the experiments. However, in the presence of a terrestrial predator, mothers displayed more behaviors than in the other treatments.

Environmental constraints and relative low plasticity presented by *Phymaturus* explain the pattern of "slow" life histories with late sexual maturity presented by the members of the genus. The similarity between the ages at sexual maturity contrasts with the differences in longevity registered, considering that the northern species of the *palluma* group live longer than the Patagonian species. Similarly, trade-offs between growth and reproduction show two different patterns related to the longevity that can reach each group: on the one hand, the *palluma* group species spend more time in their lives to reproduction but less energy and materials at each reproductive event; on the other hand, the *patagonicus* group species have shorter reproductive life which are compensated by higher investment of energy and materials in each reproductive event and higher reproductive frequency. The observed differences do not seem to be related to the phylogeny but rather to differences in environmental conditions of each habitat. The mean temperature, the temperature range, the productivity of their habitats and the wind speed along with environmental factors such as pressure of predation and intraspecific competition may explain the observed differences. In addition, it was found the existence of parental behavior in *P. spectabilis* which together with data from other species of *Phymaturus* suggests the existence of a common pattern of parental care in the genus, related to the reproductive investment that the females of *Phymaturus* present.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	4
ANTECEDENTES SOBRE LAS ESPECIES	13
<i>PHYMATURUS AGUANEGRA</i> (Lobo et al., 2013).....	15
<i>PHYMATURUS ANTOFAGASTENSIS</i> (Pereyra, 1985).....	17
<i>PHYMATURUS SPECTABILIS</i> (Lobo y Quinteros, 2005).....	18
<i>PHYMATURUS ZAPALENSIS</i> (Cei y Castro, 1973)	20
OBJETIVO GENERAL	21
OBJETIVOS PARTICULARES	21
HIPOTESIS	22
ORGANIZACIÓN DE LA TESIS	22
CAPÍTULO 1: EDAD, CRECIMIENTO Y PÁRAMETROS DE HISTORIA DE VIDA DE LAS ESPECIES	25
MATERIALES Y MÉTODOS	25
<i>EJEMPLARES UTILIZADOS Y ÁREAS DE ESTUDIO</i>	25
<i>TÉCNICA HISTOLÓGICA</i>	31
<i>DETERMINACIÓN DE LAS EDADES</i>	32
<i>MODELOS DE CRECIMIENTO Y TASAS ESPECÍFICAS DE CRECIMIENTO</i>	35
<i>ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA</i>	36
<i>TRATAMIENTO ESTADÍSTICO GENERAL DE LOS DATOS</i>	37
RESULTADOS	39
<i>HISTOLOGÍA DEL HUESO, PATRONES DE CRECIMIENTO Y REABSORCIÓN</i>	39
<i>TALLAS Y EDAD</i>	41
<i>EDADES, MADUREZ SEXUAL Y LONGEVIDAD</i>	41
<i>MODELOS DE CRECIMIENTO</i>	44
<i>TASAS DE CRECIMIENTO</i>	56
<i>PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA</i>	61
CAPÍTULO 2: ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA EN EL GÉNERO PHYMATURUS EN RELACIÓN A VARIABLES CLIMÁTICAS, GEOGRÁFICAS Y A LA FILOGENIA	65
MATERIALES Y MÉTODOS	65
<i>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</i>	65
<i>ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA</i>	65
<i>RECOPIACIÓN DE DATOS METEOROLÓGICOS Y GEOGRÁFICOS</i>	66
<i>ANÁLISIS DE DATOS</i>	69
RESULTADOS	72
<i>CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES</i>	72
<i>SEÑAL FILOGENÉTICA</i>	73
<i>MODELOS PGLS Y REGRESIONES MÚLTIPLES</i>	74
CAPÍTULO 3: ESTUDIO DEL CUIDADO PARENTAL EN PHYMATURUS SPECTABILIS	84
MATERIALES Y MÉTODOS	84
<i>CAPTURAS Y CONDICIONES DE CAUTIVERIO</i>	84
<i>EXPERIMENTOS DE COMPORTAMIENTO MATERNAL ANTE ESTÍMULOS PREDATORIOS</i>	88
<i>OBSERVACIONES DEL COMPORTAMIENTO MATERNO EN EL AMBIENTE NATURAL</i>	91

<i>ANÁLISIS DE LOS VIDEOS Y VARIABLES REGISTRADAS</i>	92
<i>ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS</i>	93
RESULTADOS	95
<i>EXPERIMENTOS DE LABORATORIO</i>	95
<i>OBSERVACIONES EN EL AMBIENTE NATURAL</i>	104
DISCUSIÓN	108
<i>CARACTERÍSTICAS ÓSEAS, REABSORCIÓN Y CRECIMIENTO</i>	108
<i>EDAD DE MADUREZ SEXUAL</i>	114
<i>LONGEVIDAD</i>	116
<i>INVERSIÓN REPRODUCTIVA Y CRECIMIENTO</i>	120
<i>CUIDADO PARENTAL EN PHYMATURUS SPECTABILIS</i>	125
<i>CONSIDERACIONES FINALES</i>	129
BIBLIOGRAFÍA	131
TRABAJO DE RESPALDO	150
AGRADECIMIENTOS	161

INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

La teoría de selección natural predice que los caracteres de historia de vida han sido seleccionados, confiriendo a los organismos ventajas adaptativas que se ven reflejadas en la maximización de su adecuación biológica o “fitness” (Moreno-Klemming, 2002), considerada como una característica cuantificable de los alelos, genotipos o rasgos que predice su representación numérica en las futuras generaciones (*sensu* Hunt y Hodgson, 2010). Del conjunto de variables que definen la historia de vida y que influyen en la supervivencia y el éxito reproductivo de los reptiles, se destacan: el modo reproductivo (Tinkle y Gibbons, 1977), la duración de las diferentes etapas de la ontogenia (Balon, 1985; Shuter y Post, 1990), las tasas de crecimiento (Tinkle y Gibbons, 1977; Shuter y Post, 1990; Andrews y Mathies, 2000), la secuencia temporal de eventos reproductivos tales como la vitelogénesis, cortejo, cópula y preñez (Saint Girons, 1985), los comportamientos termorregulatorios favorables para el desarrollo embrionario (Tinkle y Gibbons, 1977; Beuchat, 1986; Charland y Gregory, 1995; Andrews y Mathies, 2000; Luiselli y Akani, 2002; Shine, 2004) y el almacenamiento de reservas energéticas (Moreno-Klemming, 2002; Ricklefs y Wikelski, 2002), entre otras. Las variaciones en estos caracteres de historia de vida subyacen, en gran medida, en las soluciones de compromiso entre las distintas funciones vitales tales como el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción (Duvall *et al.*, 1982; Roff, 1992), y las limitantes a la expresión de la variabilidad genética específicas de cada linaje (Stearns, 2000).

El concepto de “trade-off” o solución de compromiso se utiliza habitualmente en el análisis de las interacciones entre el rendimiento fisiológico y los distintos caracteres de historia de vida (Bogert, 1949; Dunham *et al.*, 1988; Stearns, 1992). Existen dos tipos de soluciones de compromiso: por un lado, las que se dan cuando un organismo se expone a un riesgo de mortalidad mayor asociado a la adquisición de un determinado recurso (energía, pareja, microambiente; “soluciones de compromiso de adquisición”; Angilletta, 2009); y, por el otro lado, las que ocurren siempre que un organismo divide una cantidad finita de recursos entre distintas demandas antagónicas (ej.: crecimiento vs reproducción; “soluciones de compromiso de asignación”; Angilletta, 2009). La

interrelación entre la adquisición y la asignación de recursos y los factores ambientales bióticos (la competencia inter e intraespecífica, la presión de depredación) y abióticos (la disponibilidad de alimento, los nutrientes, temperatura, el fotoperiodo y la disponibilidad de refugios), determinarán en mayor medida las variaciones en los diferentes aspectos de la historia de vida de una especie (Angilletta, 2009). De acuerdo con esto, se ha demostrado que las tasas de crecimiento pueden modificarse según la variación en la disponibilidad de alimento y en el contenido de nutrientes (Andrews, 1976; Schoener y Schoener, 1978; Dunham, 1978). Por ejemplo, los juveniles suelen presentar mayores tasas de crecimiento que los adultos, y pueden adquirir la madurez sexual a edades más tempranas cuando los recursos alimenticios son abundantes (Niewiarowski, 2001), mientras que la escasez de ciertos minerales, como el calcio, afecta la reproducción dada su importancia en la vitelogenénesis (Lagarde *et al.*, 2003). Por otro lado, se ha observado que el fotoperiodo tiene marcados efectos en el ciclo testicular de algunos lagartos (Licht, 1971), aunque el factor abiótico de mayor importancia es la disponibilidad de microambientes térmicos adecuados ya que influye en la mayoría de las funciones fisiológicas y comportamentales (Cowles y Bogert, 1944; Pearson, 1954; Huey y Pianka, 1977; Hill, 1980; Prosser y Brown, 1991; Smith y Ballinger, 2001; Zug *et al.*, 2001). Así, es de esperar que lagartos con alta disponibilidad de ambientes térmicos, puedan adquirir mayores temperaturas corporales que resulten en altas tasas metabólicas, de locomoción, digestión y crecimiento (Shine, 2004).

La temperatura, en particular, es uno de los principales factores que afectan la evolución de los caracteres de historia de vida en lagartos, ya que debido a su estrecha relación con las reacciones bioquímicas influye en el rendimiento fisiológico (Bogert, 1949; Huey y Stevenson, 1979; Huey y Hertz, 1982; Angilletta *et al.*, 2002; Huey *et al.*, 2003; Pinch y Claussen, 2003; Angilletta, 2006, entre otros) y en consecuencia, en las tasas de crecimiento (Zug *et al.*, 2001; Kubisch *et al.*, 2012), en la edad y talla a la madurez sexual (Adolph y Porter, 1993; Niewiarowski, 2001; Gutiérrez *et al.*, 2013), en la frecuencia reproductiva (Olsson y Shine, 1999; Ibarzüengoytía y Cussac, 1996; 1998; Ibarzüengoytía y Casalins, 2007; Boretto e Ibarzüengoytía, 2009), y en el número y tamaño de las crías (Barbraud y Wimerskirch, 2001; Winkler *et al.*,

2002; Sanz *et al.*, 2003; Shine, 2005; Angilletta, 2009). Por ejemplo, las bajas temperaturas provocan un crecimiento más lento y madurez sexual a mayor talla corporal (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988; Angilletta *et al.*, 2004). Si bien la temperatura tiene una influencia directa sobre el comportamiento y la fisiología de los ectotermos y muchos lagartos son termorreguladores activos que utilizan diversos mecanismos comportamentales para mantener temperaturas corporales estables durante la actividad (Bauwens *et al.*, 1996), en especies que pasan largos períodos de brumación, el tiempo de actividad cobra una importancia fundamental en la determinación de los caracteres de historia de vida (Adolph y Porter, 1993; Sears y Angilletta, 2004; Olalla-Tárraga *et al.*, 2006; Horváthová *et al.*, 2013). Dado que la tasa y la duración del crecimiento somático determinan cuándo se alcanza la madurez sexual, los lagartos que están activos por un mayor número de horas diarias o de días crecerían más por año y madurarían más temprano a tallas menores (Adolph y Porter, 1996). Estas predicciones se sustentan en estudios de campo que muestran que las tasas de crecimiento anual de lagartos aumentan con el tiempo de actividad anual (Davis, 1967; Tinkle, 1972; Ballinger, 1983; Grant y Dunham, 1990) y por observaciones directas de maduración temprana en lagartos que presentan temporadas de crecimiento más largas (Tinkle y Ballinger 1972; Goldberg 1974; Grant y Dunham 1990). De esta manera, los lagartos que viven a bajas latitudes o altitudes pueden estar activos la mayor parte del año y sus temporadas de crecimiento son más largas en comparación con aquellas especies que habitan altas latitudes o altitudes (Adolph y Porter, 1993). En cambio, en ambientes con climas templado-fríos, las bajas temperaturas y los cortos períodos de actividad restringen el crecimiento de los lagartos y se reflejan en caracteres de historia de vida distintivos como la madurez sexual tardía y un aumento en la longevidad (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988; Wapstra *et al.*, 2001). De acuerdo a esto, diversos autores han planteado la existencia de un continuo entre las historias de vida “rápidas” de los climas más benignos y las historias de vida “lentas” de los ambientes más rigurosos (Bielby *et al.*, 2007; de Magalhães *et al.*, 2007).

Para el estudio de la historia de vida de una especie, es fundamental el conocimiento de determinadas variables tales como la edad de los individuos, la longevidad, la edad de madurez sexual y las tasas de crecimiento. En este

sentido, la esqueletocronología resulta una técnica histológica confiable y robusta para la determinación de edades individuales en reptiles y anfibios (Castanet, 1978, 1979; Castanet y Roche, 1981; Castanet *et al.*, 1988; Patnaik y Behera, 1981; Smirina y Ananjeva, 2007). Los lagartos, en particular, son el grupo más estudiado debido a que presentan una estructura ósea simple con baja vascularización (excepto en varánidos), además de poca remodelación intracortical y marcas suplementarias poco frecuentes (Castanet, 1994). Específicamente, los lagartos de regiones templadas y/o frías resultan mejores modelos de estudio que aquellos que habitan en los trópicos, dado que sus anillos de crecimiento son más evidentes debido a la reducción en la actividad metabólica producto de las bajas temperaturas ambientales durante las estaciones frías (Cagle, 1950; Enlow, 1969).

Utilizando la técnica de esqueletocronología, se ha determinado que en varias especies de lagartos las tasas de crecimiento dependen de la temperatura, y que varían a lo largo de la ontogenia, según el sexo, la madurez sexual y el estado reproductivo de los individuos (Adolph y Porter, 1993; Niewiarowski, 2001). Por ejemplo, en ciertas especies de lagartos de la Patagonia argentina, las hembras en la etapa juvenil presentan mayores tasas de crecimiento que los machos, lo que garantizaría la adquisición de la madurez sexual más tempranamente, maximizando el tiempo de vida reproductiva y favoreciendo la producción de mayor cantidad de crías a lo largo de la vida (Piantoni *et al.*, 2006a, b; Gutiérrez *et al.*, 2013). Por otro lado, en las especies patagónicas *Liolaemus pictus argentinus*, *Phymaturus tenebrosus* y *Homonota darwini* (Gutiérrez *et al.*, 2013; Piantoni *et al.*, 2006 a y b), y en las especies altoandinas del norte de Argentina *Liolaemus irregularis*, *Liolaemus multicolor* y *Phymaturus punae* (Valdecantos *et al.*, 2007; Boretto *et al.*, 2015), se observaron tasas lineales de crecimiento en los juveniles, mientras que en los adultos el crecimiento es significativamente menor y asintótico, como se observa habitualmente en anfibios y en otros reptiles (Kusano *et al.*, 1995; Measey, 2001; Wapstra *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2002).

La reducción de la tasa de crecimiento en adultos se asocia con un cambio en la asignación de recursos del crecimiento a la reproducción. A altas latitudes y altitudes en Argentina, las limitaciones térmicas de los ambientes imponen a los lagartos una fuerte presión sobre la solución de compromiso de

asignación entre el crecimiento y la reproducción (Piantoni *et al.*, 2006 a y b; Gutiérrez *et al.*, 2013; Boretto *et al.*, 2015). A pesar de las bajas tasas de crecimiento, las especies que habitan ambientes templados-fríos pueden alcanzar una talla corporal relativamente grande prolongando la etapa juvenil de crecimiento, aunque se retrase la reproducción y disminuya la fecundidad, en comparación con especies de ambientes cálidos (Tinkle *et al.*, 1970; Dunham *et al.*, 1988; Cree, 1994; Angilletta *et al.*, 2004). Por ejemplo, en la Puna de Salta, a 3478 msnm, los machos de *Liolaemus multicolor* maduran a los 12 años mientras que las hembras lo hacen a los 9, y presentan un alta longevidad de hasta 20 años (Valdecantos *et al.*, 2007). Este mismo patrón de madurez sexual tardía (8-9 años) y alta longevidad (20 años) se repite en otra especie de liolaémido, *Phymaturus punae*, que vive en la Puna de San Juan (3100-4200 msnm; Boretto *et al.*, 2015). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, otros factores pueden influenciar la historia de vida de una especie que vive en un clima riguroso. Una especie simpátrica de *L. multicolor*, *Liolaemus irregularis*, madura más temprano (7-8 años) y alcanza una longevidad significativamente menor (10 años), lo que ha sido explicado por diferencias en los comportamientos reproductivos entre las especies (Valdecantos *et al.*, 2007). Las restricciones ambientales, la filogenia y la dieta también son importantes (Scharf *et al.*, 2015) y podrían explicar las diferencias en el crecimiento de dos liolaémidos de la Patagonia geográficamente cercanos (20-30 km). *Liolaemus pictus argentinus*, una especie insectívora de bosques templados (770-1770 msnm) madura relativamente temprano (3-4 años) y puede vivir hasta los 9 años (Gutiérrez *et al.*, 2013), mientras que *Phymaturus tenebrosus* (previamente conocido como *Phymaturus patagonicus*, Lobo y Quinteros, 2005), una especie herbívora de ambientes rocosos de estepa (575-1230 msnm), presenta una madurez tardía (7-9 años) y puede alcanzar una alta longevidad de hasta 16 años (Piantoni *et al.*, 2006a).

Diferencias en el crecimiento atribuibles al ambiente se pueden encontrar, incluso, a nivel intraespecífico. Por ejemplo, en *Zootoca vivipara*, un lacértido europeo de amplia distribución geográfica, se han registrado cambios en la talla adulta de las hembras de distintas poblaciones relacionados con las condiciones climáticas (Roitberg *et al.*, 2013) y con el largo de las temporadas de actividad (Horváthová *et al.*, 2013). De la misma manera, en la lagartija *L.*

pictus argentinus se hallaron diferencias en las tasas de crecimiento (10,19 mm.año⁻¹ versus 4,94 mm.año⁻¹), en la edad de adquisición de la madurez sexual (3 años versus 4 años) y en la longevidad (9 años versus 8 años) asociadas a las diferencias en la extensión de la temporada de actividad y en temperaturas ambientales disponibles entre poblaciones localizadas a diferente altitud (770 versus 1615-1769 msnm, respectivamente; Gutiérrez *et al.*, 2013).

La longevidad en animales es un carácter altamente variable, influenciado por factores intrínsecos y extrínsecos (Scharf *et al.*, 2015). Existen tres explicaciones para la longevidad animal relacionadas con factores intrínsecos: la teoría de acumulación de mutaciones (Hughes y Reynolds, 2005), la teoría de pleiotropía antagonística (Ljubuncic y Reznick, 2009) y la teoría de la tasa de vida (Sohal, 1986; Wilkinson y South, 2002). Todas estas teorías hacen énfasis en la solución de compromiso de asignación entre el mantenimiento somático y la reproducción, dando como resultado una correlación negativa entre la inversión reproductiva y la longevidad (Kirkwood, 2001; Ljubuncic y Reznick, 2009). Por otro lado, el factor extrínseco más influyente sobre la longevidad es la mortalidad ya sea causada por depredación, inanición y/o parásitos (Healy *et al.*, 2014; Valcu *et al.*, 2014). Es esperable que un aumento de este factor extrínseco favorezca la reproducción a una edad más temprana (Scharf *et al.*, 2015). Por otro lado, en regiones frías los animales usualmente hibernan. Durante la hibernación la depredación es mínima y el metabolismo disminuye significativamente, reduciéndose las tasas de mutaciones y el daño oxidativo. Tanto la mortalidad intrínseca como extrínseca se reducen en regiones frías y de altas latitudes, lo que derivaría en ciclos de vida prolongados (Scharf *et al.*, 2015). También existen otros caracteres de historia de vida correlacionados con la longevidad como la edad mínima de madurez sexual y el nivel de interacción social (Prothero, 1993; Wasser y Sherman, 2010). Por ejemplo, la reproducción temprana, frecuente y/o intensiva se encuentra asociada a una longevidad reducida (Kirkwood, 2001).

La integración del conocimiento obtenido a partir del estudio del crecimiento cíclico de los huesos de una especie (edad de madurez sexual y longevidad), y de la biología reproductiva (frecuencia reproductiva, tamaño de camada, fecundidad media anual, masa relativa de la camada) permite el

cálculo de determinados parámetros de historia de vida, como la tasa neta reproductiva, el tiempo reproductivo relativo y el esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo y a lo largo de la vida, a partir de los cuales es posible analizar las soluciones de compromiso de asignación entre el crecimiento, el mantenimiento y la reproducción (Pianka, 1982; Charnov, 2002). Por ejemplo, el esfuerzo reproductivo, que se define como la proporción de la masa corporal destinada a la reproducción por año, es un reflejo de la solución de compromiso entre la reproducción y las distintas necesidades del individuo, como la inversión en crecimiento y mantenimiento (Stearns, 2000; Charnov, 2002), y es inversamente proporcional al tiempo de vida adulta promedio (Charnov, 2005). En lagartos que habitan regiones con climas templados fríos de los Andes y la Patagonia argentina, es de esperar que estos parámetros de historia de vida estén fuertemente influenciados por el ambiente, dado que la rigurosidad climática impone fuertes limitaciones a todos los eventos de la historia de vida, y en particular a los eventos reproductivos. Además, en saurios vivíparos los tiempos reproductivos están fisiológicamente limitados, dado que la vitelogenesis y la preñez son eventos mutuamente excluyentes, como consecuencia del doble rol que tuvo la progesterona ovárica en la evolución de la viviparidad (Duvall *et al.*, 1982; Callard *et al.*, 1992; Custodia-Lora y Callard, 2002). La progesterona inhibe las contracciones del miometrio, condición primaria para la retención de los huevos y la aparición de la viviparidad, pero también inhibe la producción de los estrógenos necesarios para la síntesis hepática de vitelogenina (Callard *et al.*, 1992). No se ha observado en liolaémidos, hembras que presenten simultáneamente folículos vitelogénicos grandes y embriones en el útero, lo cual lleva a la hipótesis de que la concentración de progesterona se mantiene elevada durante toda la gestación, inhibiendo la vitelogenesis (Ibargüengoytía y Cussac, 1996, 1998; Ibargüengoytía, 2004; Boretto y Ibargüengoytía, 2006; 2009; Boretto *et al.*, 2007, 2014a; Cabezas Cartes *et al.*, 2010). Como consecuencia de las limitaciones fisiológicas y ambientales que los lagartos tienen en los ambientes templados fríos de los Andes y la Patagonia argentina, se ha observado que los ciclos reproductivos femeninos no pueden ser completados dentro de las reducidas extensiones de las temporadas de actividad, deviniendo en ciclos reproductivos femeninos prolongados (Ibargüengoytía y Cussac, 1996, 1998;

Ibargüengoytía, 2004; Ibargüengoytía y Casalins, 2007; Boretto *et al.*, 2007, 2014a; Boretto e Ibargüengoytía, 2006, 2009; Cabezas Cartes *et al.*, 2010). En particular en el género *Phymaturus*, enteramente vivíparo, se observa la existencia de ciclos femeninos prolongados bianuales (nacimiento de una camada cada dos años por cada hembra adulta, p.ej.: *P. vociferator*, Habit y Ortiz, 1996; *P. tenebrosus*, Ibargüengoytía, 2004; *P. antofagastensis*, Boretto y Ibargüengoytía, 2006; *P. punae*, Boretto *et al.*, 2007; *P. aguanegra*, Cabezas Cartes *et al.*, 2010) o anuales-bianuales (con interrupción del ciclo reproductivo, sin actividad reproductiva durante toda una temporada de actividad, p.ej.: *P. zapalensis*, Boretto e Ibargüengoytía, 2009; *P. spectabilis*, Boretto *et al.*, 2014a). Adicionalmente, todas las especies de *Phymaturus* estudiadas exhiben bajos tamaños de camada (1-3 crías según la especie) y como consecuencia de ello y de los ciclos femeninos prolongados, las fecundidades medias anuales en este género se encuentran entre las más bajas para lagartos (Ibargüengoytía y Casalins, 2007; Boretto e Ibargüengoytía, 2009; Cabezas Cartes *et al.*, 2010). Por otra parte, las crías nacidas de hembras de *Phymaturus* mantenidas en cautiverio durante la última etapa de la preñez, no sólo presentan al nacer abundantes reservas energéticas en forma de cuerpos grasos y vitelo intrabdominal (Boretto *et al.*, 2007; Boretto e Ibargüengoytía, 2009; Cabezas Cartes *et al.*, 2010), sino que son de gran tamaño (aproximadamente la mitad del largo hocico cloaca de la madre) y presentan pesos corporales equivalentes aproximadamente a un quinto del peso de la madre (Boretto, 2009). Esta reserva de energía podría representar para los *Phymaturus* un importante recurso para afrontar las condiciones ambientales rigurosas, incrementando las posibilidades de sobrevivencia, considerando que los nacimientos ocurren hacia el final de la estación de actividad (Boretto e Ibargüengoytía, 2009), y sugiere la existencia de un alto esfuerzo reproductivo.

En un sentido más amplio, el esfuerzo reproductivo no sólo se limita a la reproducción en sí misma, sino que incluye también los costos que representa el cuidado parental en sus diversas formas, sobre la adecuación biológica (Low, 1978; Alexander y Borgia, 1979). Se puede definir al cuidado parental como “cualquier forma de comportamiento parental que probablemente aumente la adecuación biológica de una cría” (Clutton-Brock, 1991). Desde un punto de vista amplio, incluye la preparación de nidos y madrigueras, la

producción de huevos grandes con abundante vitelo, el cuidado de los huevos o las crías adentro o afuera del cuerpo del progenitor, el aprovisionamiento de las crías antes y después del nacimiento, y el cuidado de las crías luego de la independencia alimentaria. En el sentido más estricto, se refiere sólo al cuidado de los huevos o crías cuando emergen del cuerpo del progenitor (Clutton-Brock, 1991).

En la mayoría de los lagartos el cuidado parental se ha estudiado en relación a la protección de los huevos por parte de la madre (O' Connor y Shine, 2003; 2004; Huang, 2006), o en relación a su asistencia para la eclosión (Lanham y Bull, 2000). Sin embargo, si bien en muchos taxa se observó que las crías se dispersan temprano luego del nacimiento o eclosión, existen algunos pocos taxa de lagartos en los cuales se ha descrito que los individuos establecen asociaciones a largo plazo basada en el parentesco, entre las crías y sus padres, y en particular con sus madres (p.ej.: la lagartija *Xenosaurus newmanorum*, Lemos-Espinal *et al.*, 1997; el lagarto armadillo *Cordylus cataphractus*, Mouton *et al.*, 1999; las lagartijas vivíparas *Egernia saxatilis*, O'Connor y Shine, 2003, 2004, 2005, *Egernia striolata*, Bull *et al.*, 2001, y *Egernia stokesii*, Main y Bull, 1996; la lagartija vivípara *Tiliqua rugosa*, Main y Bull, 1996). Estas asociaciones tienen un efecto directo sobre la progenie al brindarles protección ante depredadores, y un efecto indirecto al brindarles acceso a recursos alimenticios y térmicos (O'Connor y Shine, 2004), dada la influencia que tienen la disponibilidad de alimentos y de sitios para asolearse sobre caracteres relacionados con la adecuación biológica, como las tasas de crecimiento y la velocidad de escape (Crowley y Pietruszka, 1983; Sinervo, 1990; Mautz *et al.*, 1992; Autumn y De Nardo, 1995; Niewiarowski, 2001).

Es de esperar que el cuidado parental aparezca en lugares donde las condiciones ambientales son severas, como ocurre en la Cordillera de los Andes y en la estepa Patagónica, o en lugares donde la presión de depredación es alta, o la competencia por los recursos es intensa (Shine, 1988; Clutton-Brock, 1991). Muchas especies de *Phymaturus* se encuentran en este tipo de ambientes siendo, por lo tanto, buenos candidatos para estudiar este comportamiento. De hecho, a partir de estudios preliminares de cuidado parental realizados en *P. antofagastensis* y *P. punae* (Halloy *et al.*, 2005), *P. calcogaster* y *P. aguanegra* (Halloy *et al.*, 2006) mantenidos en cautividad, se

han hallado indicios de cuidado de las crías por parte de la madre. Los comportamientos vinculados con la defensa de las crías incluyen despliegues como cabeceos, apertura de la boca frente a un intruso y/o persecución (Halloy *et al.*, 2013). A veces, las crías usan a su madre como refugio cuando ellas perciben un peligro, como se observó en *Liolaemus elongatus* (Halloy *et al.*, 2007), mientras que en *P. calcogaster*, la cría se sube al dorso de su madre, y probablemente le confiere ventaja adaptativa el pasar desapercibida ante la presencia de un depredador que no está dispuesto a atacar a un individuo adulto (Halloy *et al.*, 2013).

El género de lagartos *Phymaturus* se caracteriza por ser altamente conservativo en muchas de sus características biológicas, como su modo reproductivo vivíparo, su hábitat exclusivamente saxícola, dietas predominantemente herbívoras y su fisiología térmica (Cei, 1986; Espinoza *et al.*, 2004; Scolaro, 2005; 2006; Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Pincheira-Donoso *et al.*; 2008; Cruz *et al.*, 2009; Corbalán *et al.*, 2013). La biología reproductiva de este género ha sido foco de varios estudios que revelan un patrón común de ciclos femeninos prolongados, y tamaños de camada pequeños y relativamente estables (Ibargüengoytía, 2004; Boretto e Ibargüengoytía, 2006; 2009; Boretto *et al.*, 2007; 2014a; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010). Sin embargo, la información vinculada al balance entre el esfuerzo reproductivo, cuidado parental y crecimiento es escasa. Estudios de esqueletocronología sólo se realizaron en dos especies: *P. tenebrosus* (Piantoni *et al.*, 2006a) y *P. punae* (Boretto *et al.*, 2015). Ambos estudios revelaron la existencia de historias de vida “lentas” (Bielby *et al.*, 2007) caracterizadas por madurez sexual tardía y alta longevidad. Por todo lo expuesto, *Phymaturus* resulta interesante como modelo de estudio de las variaciones en las historias de vida en un gradiente geográfico y ambiental, teniendo en cuenta la similitud filogenética que existe entre sus miembros y las características climáticas de los ambientes que habitan.

ANTECEDENTES SOBRE LAS ESPECIES

Se utilizaron como modelo de estudio las especies de lagartos *Phymaturus aguanegra*, *Phymaturus antofagastensis*, *Phymaturus zapalensis* y *Phymaturus spectabilis* (Liolaemidae). El género *Phymaturus* comprende 42

especies (Uetz, 2015) distribuidas principalmente en Argentina, aunque también algunas están presentes en áreas andinas marginales del centro de Chile (Scolaro y Pincheira-Donoso, 2010; Nuñez *et al.*, 2010; Lobo *et al.*, 2012). Las especies endémicas de Argentina se distribuyen desde las altas cumbres en la Cordillera de los Andes en Catamarca, hasta las mesetas volcánicas de la Patagonia en el límite septentrional de Chubut (Ceí, 1986; Chébez *et al.*, 2005; Scolaro, 2005; 2006; Scolaro e Iburgüengoytía, 2007). Las especies de *Phymaturus* comparten características morfológicas y de historia de vida como: (a) cuerpos aplanados y robustos, (b) preferencia por microhábitats rocosos, (c) dietas predominantemente herbívoras y (d) reproducción vivípara (Ceí, 1986; Lobo y Quinteros 2005; Iburgüengoytía *et al.*, 2008; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Boretto e Iburgüengoytía, 2009).

Investigaciones filogenéticas recientes sostienen repetidamente la idea de que el género *Phymaturus* se compone de dos grandes clados: uno de ellos distribuido principalmente en el norte del área de distribución del género (grupo *palluma* = grupo *flagellifer*) y el otro en el sur, a lo largo del norte y centro de la Patagonia (grupo *patagonicus*; Etheridge, 1995; Lobo y Quinteros, 2005; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Díaz-Gomez, 2009; Lobo *et al.*, 2012; Morando *et al.*, 2013). Además de otras características moleculares y morfológicas que los diferencian, el grupo *palluma* se caracteriza por presentar especies más robustas y grandes, escamas caudales más fuertemente espinosas y dimorfismo sexual marcado en el largo hocico-cloaca (LHC) de machos y hembras siendo, en general, los machos más largos (Etheridge, 1995; Boretto e Iburgüengoytía, 2009). Dos de las especies propuestas para este estudio se encuentran incluidas dentro del grupo *palluma* (*P. antofagastensis* y *P. aguanegra*) que consta de 20 especies distribuidas desde el norte de Catamarca hasta el centro de Neuquén, con algunos representantes en zonas de altura del centro de Chile (Morando *et al.*, 2013; Lobo *et al.*, 2013; Troncoso-Palacios y Esquerré, 2014; Figura 1). Las otras dos especies (*P. zapalensis* y *P. spectabilis*) se encuentran comprendidas dentro del grupo *patagonicus* que consta de 22 especies distribuidas en las mesetas de la estepa patagónica desde Mendoza hasta Chubut (Scolaro, 2010; Scolaro y Pincheira-Donoso, 2010; Ávila *et al.*, 2014; Figura 1).

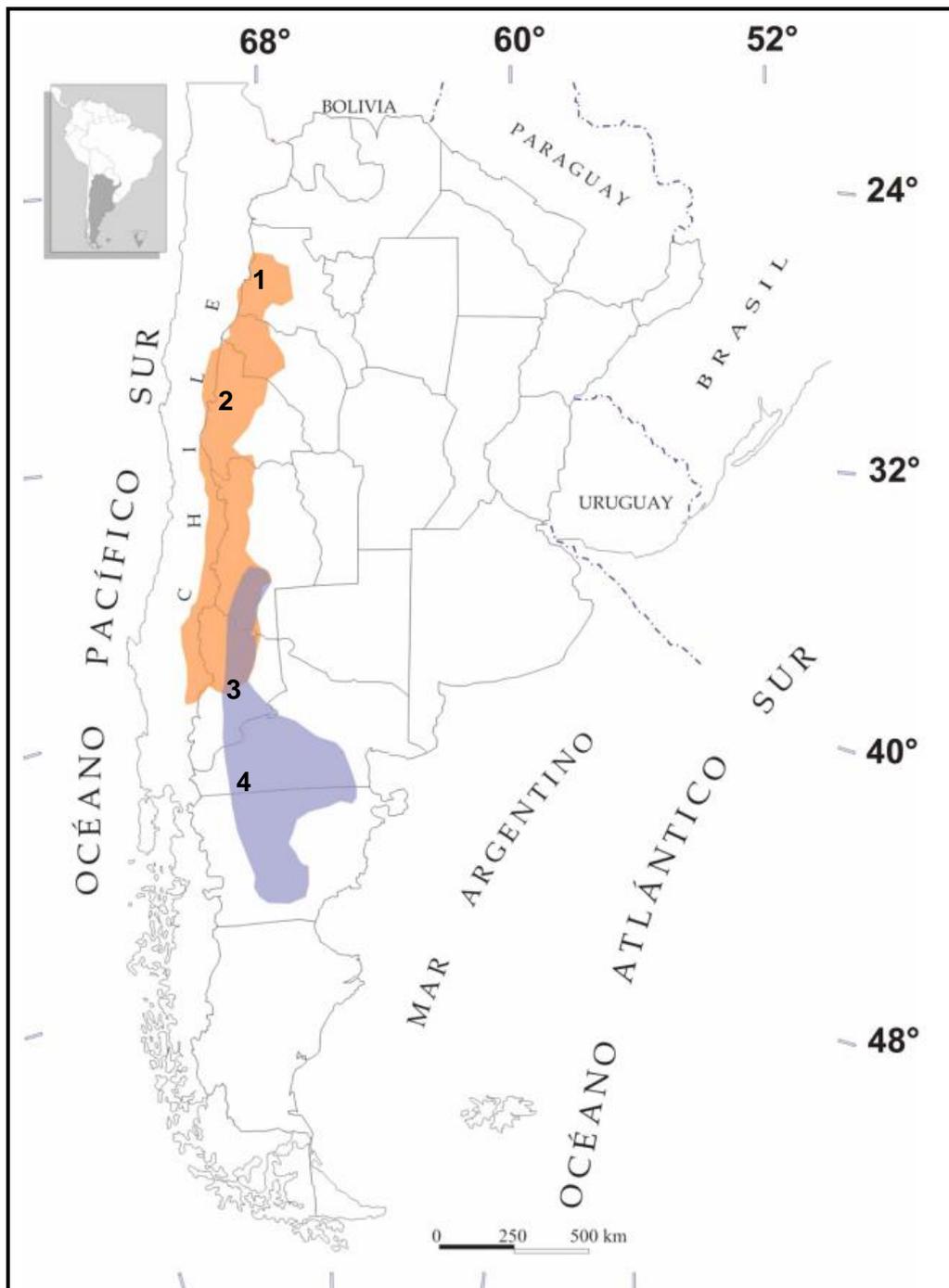


Figura 1: Distribución de *Phymaturus*. Sombreado azul claro: grupo *patagonicus*; sombreado naranja: grupo *palluma*. 1) *P. antofagastensis*, 2) *P. aguanegra*, 3) *P. zapalensis*, 4) *P. spectabilis*. Mapa extraído de Lobo et al., 2012.

***PHYMATURUS AGUANEGRA* (Lobo et al., 2013)**

Phymaturus aguanegra es una especie de lagarto relativamente grande en comparación con otros *Phymaturus* (LHC medio hembras adultas = 95 mm, 82-101 mm; LHC medio machos adultos = 93 mm, 83-104 mm; Cabezas-Cartes et al.,

2010; Figura 2), pertenece al grupo *palluma* (Lobo *et al.*, 2012; Morando *et al.*, 2013) y su distribución conocida se restringe sólo a una localidad en cercanías del Paso Agua Negra, en la Cordillera de los Andes de la provincia de San Juan (30°23' S, 69°34' O; 2900 msnm; Lobo *et al.*, 2013).

Se tienen pocos datos de su biología, sólo se ha estudiado con detalle su reproducción y dimorfismo sexual. Las hembras maduran a una talla ligeramente menor que los machos y presentan un ciclo reproductivo femenino bianual, con partos que ocurren cada dos años en los meses de febrero y marzo (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010). Los machos presentan un ciclo espermatogénico continuo e intrasexualmente asincrónico y altos valores de testosterona en sangre a lo largo de toda la temporada de actividad (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010). Presentan un tamaño de camada de 2 crías y una fecundidad media anual de 1 cría por hembra por año (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010).

En cuanto al dimorfismo sexual, los machos presentan mayores tamaños de cabeza y extremidades, mientras que las hembras exhiben mayor largo axila ingle y mayor ancho máximo del cuerpo (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010). Con respecto a la ecología trófica, análisis basados en fecas indican que la especie es herbívora y que se alimenta de hojas esclerófilas y tallos de monocotiledóneas. Sin embargo, también se encontraron estructuras reproductivas de especies de *Lycium* y semillas de *Ephedra*, sugiriendo una dieta basada principalmente en frutos y estróbilos (Lobo *et al.*, 2013).



Figura 2: Ejemplar macho de *Phymaturus aguanegra*. Foto: Juan Carlos Acosta.

***PHYMATURUS ANTOFAGASTENSIS* (Pereyra, 1985)**

Phymaturus antofagastensis es una especie de tamaño grande para el género, al igual que *P. aguanegra* (LHC medio hembras adultas = 90 mm, 79-97 mm; LHC medio machos adultos = 94 mm, 86-100 mm; Boretto e Ibargüengoytía, 2006), y también pertenece al grupo *palluma* (Morando *et al.*, 2013, Lobo *et al.*, 2012; Figura 3). La distribución conocida de *P. antofagastensis* se restringe a una localidad cercana al Paso Internacional San Francisco en el Noroeste de la provincia de Catamarca, en la Cordillera de los Andes (27°02' S, 68°04' O; 4200 msnm).

El conocimiento de la biología de esta especie se restringe al estudio de su biología reproductiva, endocrinología y biología térmica. Al igual que en *P. aguanegra*, las hembras maduran sexualmente a tallas menores que los machos y presentan ciclos reproductivos bianuales, con nacimientos cada dos años en los meses de febrero y marzo (Boretto e Ibargüengoytía, 2006). El ciclo masculino es asincrónico entre los machos y presentan almacenamiento de esperma en epidídimo, lo que les posibilita poder fertilizar a las hembras en cualquier momento de la temporada de actividad (Boretto e Ibargüengoytía, 2006). Además, se ha demostrado a través de estudios endócrinos que los machos de esta especie pueden ajustar su actividad reproductiva a las

restricciones fisiológicas y ambientales de las altas latitudes y altitudes de los Andes mediante la asincronía temporal en la secreción de testosterona en las células de Sertoli y Leydig, principalmente en primavera y verano (Boretto *et al.*, 2010). El tamaño de camada es de 2 crías y presentan una fecundidad media anual de 1 cría por hembra por año (Boretto e Ibarzüengoytía, 2006). Cabe destacar que esta especie presenta indicios de cuidado parental por parte de las hembras hacia las crías (Halloy *et al.*, 2005).

Es una especie sexualmente dimórfica, los machos exhiben mayores LHC, largo y ancho de la cabeza, ancho del cuello y ancho de patas delanteras y traseras, mientras que las hembras presentan mayor largo axila-ingle (Boretto e Ibarzüengoytía, 2006; 2009). En cuanto a su biología térmica, en el campo presenta temperaturas corporales (T_b) medias de 31,6 °C y en el laboratorio prefiere una temperatura de 33,2 °C (T_{pref}), siendo los valores de temperaturas críticas mínima y máxima de 11,8 y 41,4 °C, respectivamente (Cruz *et al.*, 2009).



Figura 3: Ejemplar de *P. antofagastensis*. Foto: Guillermo García Mendive.

***PHYMATURUS SPECTABILIS* (Lobo y Quinteros, 2005)**

Phymaturus spectabilis es un lagarto mediano (LHC medio hembras adultas = 89 mm, 83-90 mm; LHC medio machos adultos = 86 mm, 79-87 mm) que pertenece al grupo filogenético *patagonicus* (Etheridge, 1995; Lobo y Quinteros, 2005;

Morando *et al.*, 2013; Figura 4). Esta especie se encuentra restringida a las mesetas rocosas volcánicas cercanas a Ingeniero Jacobacci, en el suroeste de la provincia de Río Negro, Patagonia argentina (41° 25' 40" S, 69° 45' 07' O; 1030 msnm; Lobo y Quinteros, 2005; Scolaro *et al.*, 2008). Es una especie que prefiere microhábitats rocosos, con abundantes grietas para refugiarse, pendientes altas y escasa cobertura vegetal (Cabezas-Cartes *et al.*, 2014).

Se cuenta con datos de dimorfismo sexual y biología reproductiva de la especie, que indican que las hembras maduran a una talla mayor que los machos y, además, alcanzan tamaños significativamente mayores que estos (Boretto *et al.*, 2014a), una característica común en el grupo *patagonicus*. A su vez, los machos presentan cabezas más anchas (Boretto *et al.*, 2014a). El ciclo reproductivo femenino es anual-bianual ya que son capaces de completar todo el ciclo en una temporada de actividad, aunque cierta proporción de hembras adultas pasa toda la temporada de actividad en estado no reproductivo (Boretto *et al.*, 2014a). Ante una situación de fuerte estrés ambiental, producido por la última erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle se encontró que sólo el 12% de las hembras de la población desarrolló el ciclo reproductivo, lo que indicó que la mayoría de las hembras postergaron su reproducción debido al impacto que esta catástrofe ambiental tuvo sobre la condición corporal de las mismas (Boretto *et al.*, 2014b).

Por otro lado, los machos presentan un ciclo reproductivo anual en sincronía con el ciclo reproductivo de las hembras. La cópula y la ovulación ocurren durante la primera parte de la temporada de actividad (primavera) y los nacimientos ocurren hacia el final de la temporada (febrero y marzo; Boretto *et al.*, 2014a). El tamaño de camada es fijo y de 2 crías resultando en una fecundidad media anual de 1,5 crías por hembra por año (Boretto *et al.*, 2014a). También se ha estudiado la tasa metabólica estándar de esta especie y su temperatura preferida en laboratorio (32,8 °C; Cruz *et al.*, 2011).



Figura 4: Ejemplar de *P. spectabilis*. Foto: F. Cabezas-Cartes.

***PHYMATURUS ZAPALENSIS* (Ceí y Castro, 1973)**

Al igual que *P. spectabilis*, *P. zapalensis* es un lagarto mediano (LHC medio de adultos = 87 mm (79-96 mm) en hembras y 82 mm (75-95 mm) en machos) que pertenece al grupo filogenético *patagonicus* (Etheridge, 1995; Lobo y Quinteros, 2005; Morando *et al.*, 2013; Figura 5). Se distribuye en las mesetas rocosas del Parque Nacional Laguna Blanca y alrededores, en el centro de la provincia de Neuquén (Ceí, 1986).

La biología reproductiva de la especie es similar a la de *P. spectabilis*: las hembras presentan un ciclo anual-bianual, pudiendo saltar una temporada de actividad sin desarrollar actividad reproductiva alguna, y el ciclo masculino es del tipo post-nupcial y está sincronizado con el ciclo femenino, ocurriendo las cópulas y ovulación en primavera y los partos en el verano tardío (Boretto e Iburgüengoytía, 2009). Las hembras presentan tamaños corporales (LHC) significativamente mayores que los machos, mientras que los machos exhiben mayor ancho de cabeza, cuello, patas delanteras y traseras (Boretto e Iburgüengoytía, 2009). El tamaño de camada es de 1 a 2 crías, resultando en una fecundidad media anual de 1,12 crías por hembra por año (Boretto e Iburgüengoytía, 2009).

También se han realizado estudios de endocrinología y ultraestructura de gónadas que muestran evidencias de una separación temporal de la

actividad esteroideogénica que permite sincronizar los ciclos masculino y femenino y asegurar el ajuste de la actividad reproductiva a las restricciones fisiológicas y ambientales (Boretto *et al.*, 2012).



Figura 5: Ejemplar de *P. zapalensis*. Foto: Hernán Pastore.

OBJETIVO GENERAL

Estimar las características del crecimiento e historia de vida en 4 especies del género *Phymaturus* y analizarlas comparativamente junto con la información disponible para otros *Phymaturus*, considerando las características climáticas de los ambientes que habitan y la filogenia. Caracterizar el comportamiento de cuidado parental del género utilizando a *P. spectabilis* como modelo.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ✓ Determinar la edad de cada individuo, las tasas de crecimiento de juveniles y adultos, la máxima edad adulta y la edad mínima de madurez sexual de machos y hembras.
- ✓ Estimar parámetros de historia de vida: la tasa de reproducción neta, el tiempo reproductivo relativo, el esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo y el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (*sensu* Charnov, 2002; 2005; Charnov *et al.*, 2007).

- ✓ Analizar comparativamente en un marco filogenético las variables relativas a crecimiento, reproducción y los parámetros de historia de vida en el género *Phymaturus* en relación a variables climáticas y geográficas.
- ✓ Caracterizar el comportamiento parental por parte de las hembras en *P. spectabilis* mediante experimentos de laboratorio y observaciones en su ambiente natural.

HIPOTESIS

- ✓ Las especies evaluadas del género *Phymaturus* exhiben diferentes tasas de crecimiento, edad de madurez sexual y longevidad, relacionada con las diferencias en las variables climáticas de los ambientes que habitan y estos parámetros varían durante la ontogenia (las tasas de crecimiento) y según el sexo.
- ✓ Las especies de *Phymaturus* evaluadas presentan un bajo esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida, con bajas tasas de reproducción neta y bajos tiempos de vida reproductiva en comparación con especies de climas más cálidos y estos parámetros varían dentro del género de acuerdo a las características climáticas de los ambientes que habitan.
- ✓ Las variaciones de los caracteres de historia de vida relacionados con el crecimiento dependen en mayor medida de las características climáticas de los ambientes que habitan, mientras que aquellas relacionadas con la reproducción están mayormente influenciadas por la filogenia.
- ✓ *Phymaturus spectabilis* exhibe comportamientos de cuidado parental de las crías por parte de la madre, como parte de la inversión reproductiva de la especie.

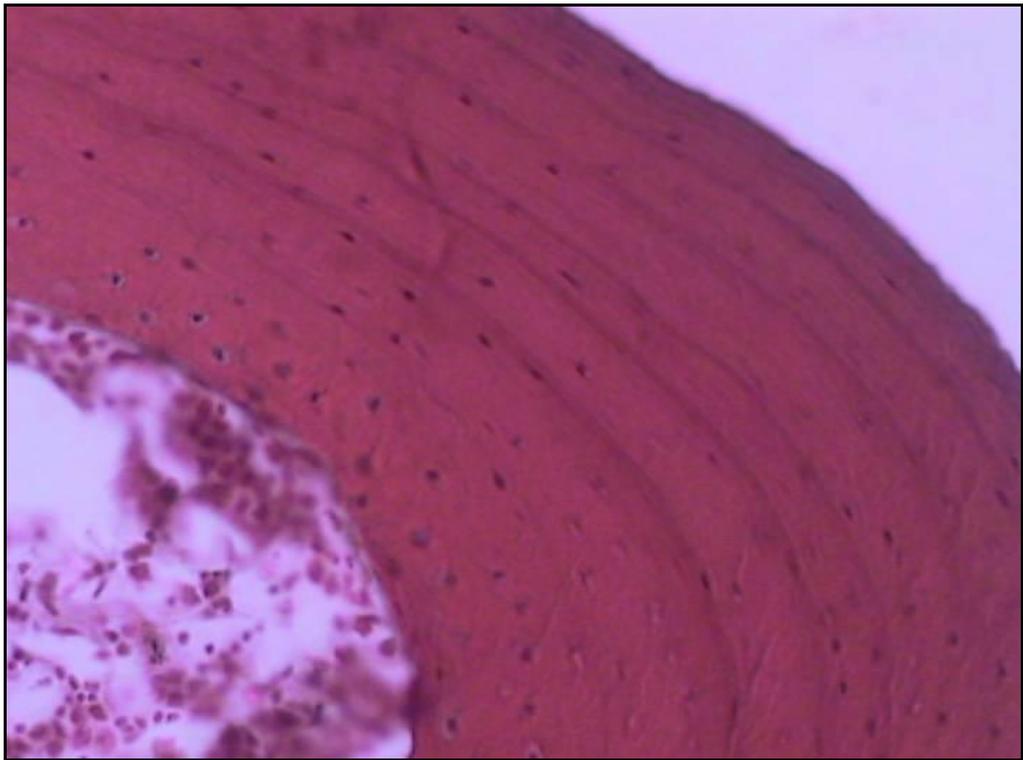
ORGANIZACIÓN DE LA TESIS

Esta tesis se encuentra organizada de modo tal de resolver lo planteado en el objetivo general a través de una estructura de tres capítulos. En el primer capítulo se presentarán las metodologías y los resultados obtenidos de los estudios de determinación de la edad, longevidad y tasas de crecimiento de las especies propuestas, junto con la estimación de los parámetros de historia de vida analizados a partir de la información obtenida. En el segundo capítulo se presenta el análisis comparativo en un marco filogenético de las variables

relacionadas al crecimiento y la reproducción en el género *Phymaturus*. Cabe señalar que a fines comparativos se incluirá la información obtenida a partir de trabajos previos de reproducción y crecimiento de otras especies de *Phymaturus*. Finalmente, el tercer capítulo está destinado al estudio del comportamiento parental de *P. spectabilis*, como parte de la inversión reproductiva de la especie. Es importante destacar que esta separación de la tesis es principalmente de carácter organizativo, la información de cada capítulo se encuentra estrechamente relacionada entre sí, y en su conjunto aportan a avanzar en el conocimiento de la relación de las características fisiológicas y comportamentales de las especies del género *Phymaturus* y su ambiente.

CAPÍTULO I

EDAD, CRECIMIENTO Y PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DE LAS ESPECIES



CAPÍTULO 1: EDAD, CRECIMIENTO Y PÁRAMETROS DE HISTORIA DE VIDA DE LAS ESPECIES

MATERIALES Y MÉTODOS

EJEMPLARES UTILIZADOS Y ÁREAS DE ESTUDIO

Todos los ejemplares utilizados para el análisis de la edad y el crecimiento de esta tesis corresponden a ejemplares de colección previamente usados para estudios de biología reproductiva, dimorfismo sexual y endocrinología (ver Boretto e Iburgüengoytía, 2006; 2009; Boretto *et al.*, 2010; 2012; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a) por lo que no fue necesario sacrificar ningún individuo. Los especímenes se encuentran depositados en la colección del Centro Regional Universitario Bariloche dependiente de la Universidad Nacional del Comahue. En cada ejemplar se midió el largo hocico cloaca (LHC) con calibre digital (Lee Tools, $\pm 0,1$ mm). El estado reproductivo de cada ejemplar utilizado fue obtenido de los estudios de biología reproductiva llevados a cabo con estos ejemplares (*P. aguanegra*: Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; *P. antofagastensis*: Boretto e Iburgüengoytía, 2006; *P. spectabilis*: Boretto *et al.*, 2014a; *P. zapalensis*: Boretto e Iburgüengoytía, 2009). A continuación se presenta una tabla con los tamaños de muestra utilizados en la presente tesis según el sexo y condición juvenil o adulto:

Espece	Machos juveniles	Hembras juveniles	Machos adultos	Hembras adultas	Total
<i>P. aguanegra</i>	6(1)	8(1)	11	11	36
<i>P. antofagastensis</i>	6(3)	4(1)	10	12	32
<i>P. spectabilis</i>	4(2)	8(2)	16	10	38
<i>P. zapalensis</i>	5	7(2)	12	17	41

Tabla 1: Tamaño de la muestra según sexo y madurez sexual. Entre paréntesis se indican los números de recién nacidos incluidos dentro de los juveniles.

AMBIENTE DE *PHYMATURUS AGUANEGRA*

Se utilizaron ejemplares colectados en la localidad de Agua Negra, departamento Iglesia, provincia de San Juan (30°23' S, 69°34' O; 2900 msnm) durante los meses de noviembre, diciembre, enero y abril de los años 2005, 2006 y 2007. Esta localidad se encuentra incluida dentro de la región fitogeográfica Altoandina, caracterizada por climas fríos y secos con una temperatura media anual de entre 8° C y 12° C, y heladas permanentes durante el año (Cabrera, 1994). Se trata de una región árida-semiárida que se caracteriza por presentar valles con laderas con afloramientos rocosos y baja cobertura vegetal (Figura 6), compuesta mayoritariamente por gramíneas xerófilas, plantas anuales y plantas en cojín. Algunas especies florísticas presentes en el área de estudio son *Senecio oreophyton*, *Artemisia mendozana*, *Tetraglochin alatum*, *Lycium fuscum*, *L. chañar* y *Ephedra breana* (Cabrera, 1994). Específicamente, en la localidad de Agua Negra se registra una marcada actividad glacial y deslizamientos rocosos en la primavera y verano, resultando en un ecosistema de montaña dinámico e inestable (Aguado, 1983). El acceso a esta localidad es limitado debido a la gran cantidad de nieve acumulada en los meses de invierno, permitiendo la colecta de ejemplares sólo durante los meses de deshielo, desde la primavera hasta principios de otoño. Por último, otros lagartos que viven en simpatria con esta especie son *Liolaemus parvus*, *Liolaemus ruibali* y *Pristidactylus cf. scapulatus* (Lobo *et al.*, 2013).



Figura 6: Localidad de Agua Negra, sitio de colecta de *P. aguanegra*. Foto: J.C. Acosta.

AMBIENTE DE *PHYMATURUS ANTOFAGASTENSIS*

Los ejemplares de *P. antofagastensis* fueron colectados en enero, marzo, octubre y noviembre de 2001 y en noviembre y diciembre de 2003 en las proximidades del Corredor Internacional Paso San Francisco (noroeste de la provincia de Catamarca, departamento de Tinogasta, 27°02'00"S; 68°04'11"O, 4.200 msnm); y en enero y marzo de 2005 a 150 km de la ciudad de Fiambalá (Catamarca; 27°72'S; 68°15' O, 4.200 msnm), camino hacia el Paso San Francisco.

Los sitios de muestreo se encuentran localizados dentro del Dominio fitogeográfico Andino-Patagónico, en el Distrito Altoandino Quichua, conformado por regiones con bajas temperaturas medias anuales, con precipitaciones en forma de nieve o de granizo, principalmente estivales (Cabrera, 1976). Los cambios de temperatura son muy bruscos formándose tormentas en cualquier momento. Los vientos son también muy variables. La vegetación predominante es la estepa gramínea formada por matas aisladas, unas veces compactas, circulares, otras en forma de anillo o semilunares (Cabrera, 1976; Figura 7). Estas últimas suelen ser características de las laderas, a causa del amontonamiento de nieve o simplemente de tierra y piedras que se deslizan continuamente. Protegidas por las matas, se observan fanerógamas y también delicados helechos. Con frecuencia existen también

caméfitos rastreros o en cojín, alternando con las matas de gramíneas, o hemicriptófitos arrosetados. En lugares muy rocosos y derrubios, las gramíneas son escasas o están ausentes, predominando los caméfitos, a veces acompañados por nanofanerófitos achaparrados (Cabrera, 1976).

El clima es frío y semiárido caracterizado por una gran amplitud térmica diaria, alta radiación solar y precipitaciones irregulares ocurriendo principalmente en verano (103 - 324 mm; Cabrera, 1994). Las temperaturas medias anuales máximas y mínimas son 21°C y -3°C respectivamente, y las temperaturas absolutas máximas y mínimas son aproximadamente 30°C y -18°C, respectivamente (Cabrera, 1994). En invierno se forman barreras impenetrables de nieve (Belver, comunicación personal) y en verano el clima es inestable con períodos de rigurosidad, habiéndose registrado en enero días muy fríos, con nevadas e intensos “vientos blancos” (Acosta, comunicación personal).



Figura 7: Localidad de Paso San Francisco, sitio de colecta de *P. antofagastensis*. Foto: J.C. Acosta.

AMBIENTE DE *PHYMATURUS SPECTABILIS*

Los ejemplares de *P. spectabilis* fueron colectados en los meses de marzo y noviembre de 2006, septiembre y octubre de 2007, diciembre de 2010 y noviembre de 2011 de una población ubicada 25 km al sur de la localidad de

Ingeniero Jacobacci (41° 25' 40" S; 69° 45' 07" W; 1030 msnm), en mesetas rocosas basálticas aisladas.

El biotopo de *P. spectabilis* se caracteriza por la presencia de mesetas elevadas (de 1000 a 1400 msnm), constituidas por diferentes coladas de basaltos olivínicos terciarios y cuaternarios, con relieve plano a suavemente onduladas (Figura 8). En general, estas mesetas están muy expuestas al viento, y presentan suelos con importante presencia de roca en superficie. En el área se encuentran los Distritos Occidental y Central (Soriano, 1956; León et al. 1998) de la Provincia Fitogeográfica Patagónica (Cabrera, 1971). Predomina una estepa subarborescente-graminosa, cuya cobertura vegetal total varía entre el 20 y 50%. Está compuesta por un estrato graminoso conformado principalmente por *Poa ligularis* y *Stipa speciosa* var. *speciosa*. El estrato subarborescente está conformado por *Nassauvia glomerulosa*, *Junellia erinacea*, *Mulinum spinosum*, *Grindelia chilensis*, *Maihuenia patagonica* y *Senecio filaginoides*, con frecuente presencia de plantas en cojines (Bran et al., 2009).

Además, se observan extensas llanuras onduladas y lomas bajas, que alcanzan entre 800 y 1200 msnm. La vegetación allí es más alta (estepas arbustivo-graminosas) con presencia de arbustos medios (de 1,5 a 2 m de altura). En las depresiones y planicies bajas predomina una estepa subarborescente-graminosa de *Stipa humilis*, *Senecio filaginoides* y *Nassauvia glomerulosa*. La cobertura vegetal total varía entre el 30 y 50%. Es frecuente encontrar algunos arbustos medios (de 1 a 2 m de altura) distribuidos de manera irregular, en pequeños grupos o como ejemplares aislados, de *Lycium chilensis*, *Junellia ligustrina*, *Prosopis denudans* y *Schinus spp.* (Bran et al., 2009).

El clima de la región es árido, con inviernos muy fríos y veranos secos y ventosos. La precipitación media, de acuerdo a las diversas estaciones pluviométricas varía de 150 a 210 mm anuales. Las precipitaciones tienden a estar ligeramente concentradas en la estación fría. Como en la mayoría de las regiones áridas, presentan una importante variabilidad entre años (407 mm anuales en 1984, a 29 mm anuales en 1989; Bustos, 1995). La temperatura media anual del sitio varía entre 7 y 10 °C. Según Bustos (1995) para la localidad de Jacobacci la temperatura media del mes más cálido es de 26 °C,

la temperatura media del mes más frío es de $-0,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ y se ha registrado como mínima absoluta $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$.



Figura 8: Localidad de Paraje Yuquiche, sitio de colecta de los ejemplares de *P. spectabilis*. Foto: F. Cabezas-Cartes.

AMBIENTE DE *PHYMATURUS ZAPALENSIS*

Se utilizaron ejemplares colectados mensualmente de diciembre de 2004 a marzo de 2005, de septiembre a diciembre de 2005 y en enero de 2007, en una zona lindante al Parque Nacional Laguna Blanca en Zapala, provincia de Neuquén ($39^{\circ} 04' \text{S}$ y $70^{\circ} 22' \text{O}$, 824 - 1.312 msnm).

El sitio de captura de *P. zapalensis* se encuentra dentro de la provincia fitogeográfica Patagónica, caracterizada por presentar un relieve de montañas poco elevadas, mesetas y llanuras (Figura 9). Dentro de la provincia patagónica, *P. zapalensis* habita en el Distrito fitogeográfico Occidental, y en las zonas de roquedales la vegetación está representada por especies de *Stipa* y *Poa*, *Bromus macracanthus*, *Festuca argentina*, *Acantholippia seriphioides*, *Junellia connatibracteata*, *Satureja darwinii*, *Colliguaya integerrima*, *Fabiana patagonica*, *Adesmia campestris*, *Nassauvia glomerulosa*, *Phacelia magellanica* y *Tetraglochin alatum*. También se encuentra *Mulinum spinosum*, *Haplopappus pectinatus*, *Senecio filaginoides* y *S. subulatus* (Cabrera, 1976).

El suelo es en general pedregoso-arenoso, pobre en materiales finos y en materia orgánica. La zona se caracteriza por presentar un clima templado-

frío y sub-húmedo, vientos intensos del oeste (especialmente en verano) y nieve en los meses de invierno, con temperaturas bajo cero la mayor parte del año (Cabrera, 1976). En el mes de julio principalmente, la superficie de la Laguna Blanca llega a estar superficialmente congelada (Boretto, comunicación personal). Las precipitaciones son sumamente irregulares y escasas a lo largo del año (aproximadamente 176 mm anuales; Cabrera, 1976).



Figura 9: Localidad cercana al Parque Nacional Laguna Blanca, sitio de colecta de los ejemplares de *P. zapalensis*. Foto: E. Kubisch.

TÉCNICA HISTOLÓGICA

Para la determinación de la edad mediante esqueletocronología, se realizó la remoción del fémur derecho de cada ejemplar. Se utilizaron los fémures debido a que en estudios previos realizados en *Phymaturus tenebrosus* estos huesos presentaron mayor definición del bandeo en comparación al húmero (Piantoni, 2004). Los huesos fueron descalcificados en una solución de ácido nítrico al 5% durante 3 a 6 horas dependiendo el tamaño de la pieza y luego fueron enjuagados dejando correr agua durante toda la noche. El resto del tratamiento histológico siguió el protocolo convencional de deshidratación e hidratación en series de etanol e inclusión en paraplast durante 24 horas en estufa a 60°C (Martoja y Martoja Pierson, 1970). Se realizaron cortes transversales de la diáfisis (8 a 15 μm) con micrótopo de

rotación (Arcano). Los cortes histológicos fueron teñidos con Hematoxilina y Eosina según el protocolo convencional (Martoja y Martoja Pierson, 1970).

DETERMINACIÓN DE LAS EDADES

Las secciones de hueso fueron analizadas bajo un microscopio óptico (Olympus América Inc., New York, USA) equipado con una cámara digital Pro-Series High Performance CCD. Se seleccionaron los 5 mejores cortes de cada ejemplar y se tomaron fotos digitales con diferentes aumentos (X40, X100 y X200). Para identificar la presencia de reabsorción medular y calcular la edad, se midieron las variables propuestas por Leclair y Castanet (1987; Figura 10) utilizando un analizador de imágenes (Image-Pro Plus analyzer; Media Cybernetics, Inc., Maryland, USA):

- 1) radio mayor y menor de la cavidad medular,
- 2) radio mayor y menor a la línea de reabsorción,
- 3) ancho mayor y menor de cada anillo de crecimiento,
- 4) distancia mayor y menor de cada línea de detención del crecimiento (LAG: Line of Arrested Growth) al centro medular,
- 5) número de líneas de detención del crecimiento (LAGs).

Dado que las secciones de los huesos resultaron elipsoidales se utilizaron los promedios de los ítems recién detallados.

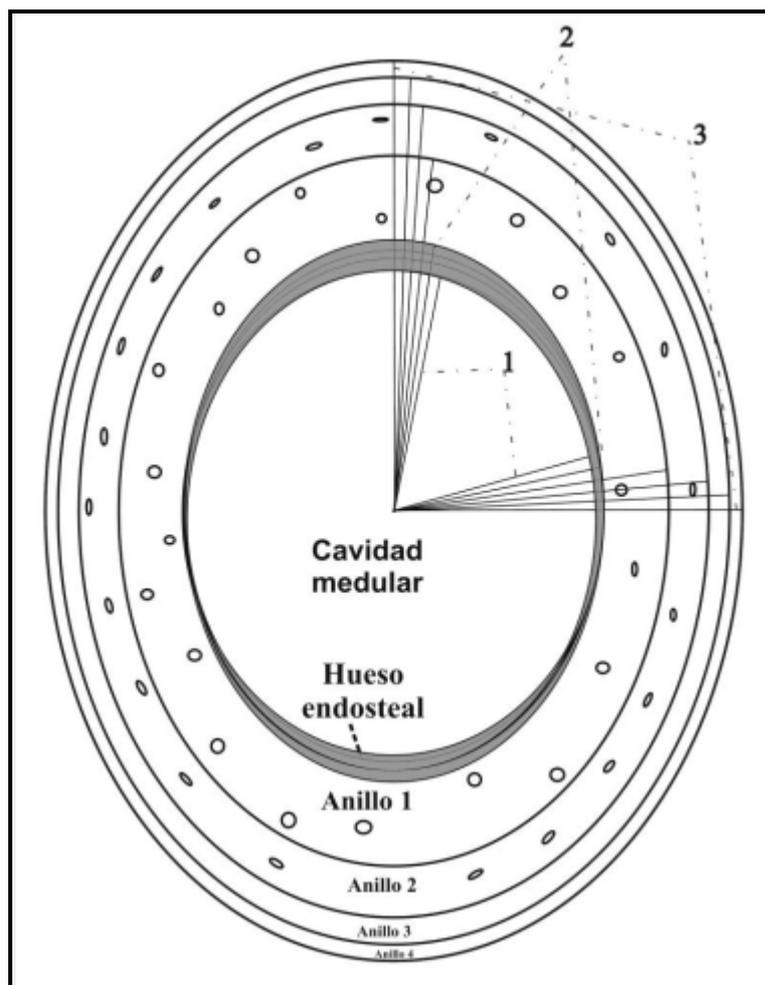


Figura 10: Esquema de un corte transversal de fémur de *Phymaturus* donde se indican las medidas registradas: 1) radio mayor y menor de la cavidad medular, 2) radio mayor y menor de la línea de reabsorción, 3) distancia mayor y menor de cada LAG al centro medular.

Para determinar la edad del individuo se contabilizaron las LAGs y se asumió que cada LAG corresponde a la detención del crecimiento durante el invierno y, por lo tanto, a la edad del ejemplar. Sin embargo, para evitar la sobre o sub-estimación de la edad, se tuvo en cuenta la presencia de crecimiento endosteal y del anillo embrionario. El hueso endosteal presenta un crecimiento centrípeto y asimétrico desde el endostio hacia el interior de la cavidad medular y se caracteriza por la presencia de escasos osteocitos, varios anillos delgados y una matriz más clara que el resto del hueso (Kubisch, 2013). El anillo embrionario corresponde al hueso que se desarrolla durante el crecimiento del embrión en el útero y se caracteriza por la presencia de abundantes osteocitos de forma redondeada.

En los casos en que se registró reabsorción endosteal, la edad fue estimada aplicando la metodología utilizada en Piantoni *et al.* (2006a, b) y Gutiérrez *et al.* (2013). Esta metodología consiste en la comparación del diámetro de la cavidad medular de los ejemplares neonatos con el resto de los individuos a fin de calcular el número de anillos faltantes debido a la reabsorción ósea endosteal. En una primera etapa se confeccionó un gráfico que muestra las líneas de regresión del radio medular versus el LHC, y de los radios a cada LAG versus el LHC (Figura 11). Luego, se trazó una línea vertical en el valor de LHC del ejemplar en cuestión y una línea horizontal en la intersección entre la línea vertical y la línea de regresión del radio medular. El número de LAGs reabsorbidos corresponde al número de líneas de regresión debajo de la línea horizontal para esa edad (Figura 11).

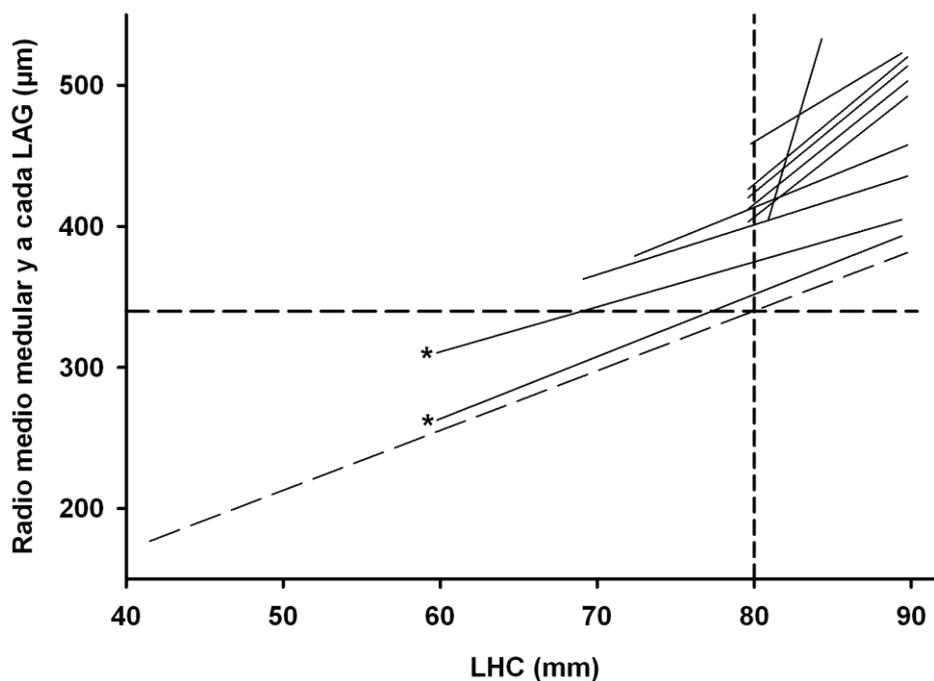


Figura 11: Líneas de regresión del radio medular versus el LHC (línea discontinua) y del radio a cada LAG versus el LHC (líneas continuas) en *P. spectabilis*. La línea vertical se ubica en el LHC del ejemplar analizado (en este caso 80 mm) y la línea horizontal en la intersección entre la línea vertical y la línea de regresión del radio medular versus el LHC. Los asteriscos indican las líneas de regresión del radio a cada LAG debajo de la línea horizontal y, por lo tanto, el número de LAGs reabsorbidos.

En los casos en los que se registraron líneas de regresión debajo de la línea horizontal, el número de LAGs reabsorbidos fue sumado al número de LAGs observado para estimar la edad del individuo. Para una estimación más

precisa de los modelos de crecimiento se calculó la edad en meses, considerando como mes de nacimiento febrero o marzo según la especie (Boretto e Iburgüengoytía, 2006; 2009; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a), la fecha en la que el ejemplar fue sacrificado y el número de LAGs observados y reabsorbidos. Para el cálculo de la edad en años, el último LAG fue sólo considerado en el conteo cuando la fecha de muerte del espécimen correspondió al período febrero - abril. Esto se debe a que los nacimientos en estas especies de *Phymaturus* ocurren en febrero-marzo y a que el comienzo del período de brumación comienza en abril. Los ejemplares menores a un año fueron considerados como clase de edad 0. La edad de madurez sexual se determinó considerando el ejemplar adulto de menor edad de cada sexo que presentaba actividad reproductiva, de acuerdo a los estudios de biología reproductiva realizados en las especies estudiadas en la presente tesis (Boretto e Iburgüengoytía, 2006; 2009; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a).

MODELOS DE CRECIMIENTO Y TASAS ESPECÍFICAS DE CRECIMIENTO

Para cada especie, se obtuvieron las tres curvas de mejor ajuste para la relación entre el LHC y la edad, para machos, hembras y para el total de la población, utilizando el software Table Curve 2D 5.01[®]. Los modelos fueron elegidos de acuerdo al criterio de información de Akaike corregido (AICc; Hurvich y Tsai, 1989; Angilletta, 2006). Con fines comparativos, también se estimaron las curvas de crecimiento de acuerdo a modelos utilizados en otros trabajos. Por un lado, se utilizó la ecuación de von Bertalanffy (1938): ($L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$), donde L_t es el LHC en el tiempo t , L_∞ es el LHC asintótico que corresponde al LHC medio máximo que puede ser alcanzado por la especie, y el coeficiente de crecimiento (K) es la tasa a la cual se alcanza el LHC asintótico y determina la forma de la curva. Se probó este modelo porque estudios previos han demostrado que es el modelo que mejor describe la relación entre el tamaño corporal y la edad en la mayoría de los saurios (James, 1991; Wapstra *et al.*, 2001; Roitberg y Smirina, 2006; Guarino *et al.*, 2010). Por el otro lado, se ajustó el modelo de Gompertz (El Mouden *et al.*, 1999): $LHC = c + g (\exp [-\exp^{-k(t-t_0)}])$ donde g es la diferencia entre la talla de

las crías al nacer y la talla asintótica, c es la talla de las crías al nacer, k representa la tasas de crecimiento característica, t es la edad e l es la edad en el punto de inflexión.

Las tasas de crecimiento para cada edad se calcularon como la derivada en el punto (obtenida con el programa Table Curve 2D[®]) de la ecuación de la curva de mejor ajuste para la relación LHC-edad obtenida para cada especie. Las tasas de crecimiento específicas (TCE) se obtuvieron a partir del cociente entre las tasas de crecimiento y el LHC estimado para la edad.

ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA

Se estimaron los siguientes parámetros de historia de vida relacionados con el crecimiento y la reproducción según Charnov (2002; 2005) y Charnov *et al.* (2007):

1) el tiempo reproductivo relativo (T), calculado a partir del cociente entre: tiempo de vida adulta (E) / edad mínima de madurez sexual de machos y hembras (α).

2) la tasa reproductiva neta (R_0), que es el número de crías producidas a lo largo de la vida de una hembra, estimada como el producto de: tamaño de camada x número de camadas por año x tiempo de vida adulta (E).

3) El esfuerzo reproductivo (ER), que es la proporción de biomasa destinada a la reproducción por unidad de tiempo, como: la masa total de las crías producidas por una hembra por año (R) / masa media de las hembras adultas (m).

4) El esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida como el producto de: el número de camadas por año x tamaño de camada x tiempo de vida adulta de hembras (E) x (LHC promedio de las crías al nacer / LHC mínimo de madurez sexual de hembras)³.

Los datos del tamaño de camada y la frecuencia reproductiva fueron obtenidos de los estudios de biología reproductiva de las especies (Boretto e Ibargüengoytía, 2006; 2009; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a).

TRATAMIENTO ESTADÍSTICO GENERAL DE LOS DATOS

Para la realización de los análisis estadísticos y los gráficos se utilizaron los programas Sigma Stat 3.5[®], Sigma Plot 11.0[®], Table Curve 2D 5.0.1[®] y R Versión 3.1.1 (R Core Team, 2014).

La dependencia entre variables se analizó mediante regresiones lineales simples o múltiples a pasos. Las diferencias entre los valores medios de dos conjuntos de datos se analizaron utilizando la Prueba *t*-student para muestras independientes. Para hallar diferencias entre los valores medios de dos conjuntos de datos independientes controlando el efecto de la edad, se utilizó el Análisis de covarianza de una vía (ANCOVA). Para analizar las diferencias entre las tasas de crecimiento de las especies se utilizaron Análisis de Varianza de una vía (ANOVA).

Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza para el análisis de las pruebas paramétricas, se realizaron sobre los valores reales mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y de Levene, respectivamente. Cuando los supuestos de normalidad u homogeneidad de varianza no se cumplieron se utilizaron pruebas equivalentes no paramétricas como Mann-Whitney (para comparación de medias de dos muestras independientes) y Kruskal-Wallis (para comparación de más de dos muestras). El nivel de significancia utilizado para todas las pruebas estadísticas fue del 5% (Sokal y Rohlf, 1969; Norusis, 1986).

Para determinar la curva de mejor ajuste para la relación edad-LHC y calcular las tasas de crecimiento, se utilizó el software Table Curve[®] y se eligieron los tres modelos de mejor ajuste ordenados a partir de su Coeficiente de determinación ajustado a los grados de libertad (DOF r^2). Luego, se calcularon los valores del criterio de información de Akaike corregidos (AICc) de los tres modelos elegidos para definir cuál era el modelo que proveía el mejor ajuste (Angilletta, 2006). El AICc modifica el AIC estándar con una corrección para tamaños de muestra pequeños (Hurvich y Tsai, 1989). También, se calcularon los diferenciales de AICc (Δ_i), como la diferencia entre el AICc de un modelo determinado y el AICc más bajo; y los pesos de Akaike (w_i), como una medida de la fuerza de la evidencia para cada modelo, indicando la probabilidad de que un modelo dado sea el mejor entre una serie

de modelos candidatos (Burnham y Anderson, 2004). Se consideraron como significativas las diferencias entre los modelos de $\Delta_i > 2$ (Burnham y Anderson, 2002). En los casos en que los modelos no difirieron significativamente, se eligió el modelo de mayor peso de Akaike.

El modelo de von Bertalanffy fue ajustado con el paquete FSA (Ogle, 2011) en R. El LHC asintótico (L_∞), y la constante de crecimiento (k) del modelo de crecimiento de von Bertalanffy fueron calculados para las muestras de machos y hembras de cada población. Siguiendo el enfoque conservativo de Schoener y Schoener (1978) consideramos como significativas las diferencias observadas entre los parámetros de la curva de crecimiento estimados a partir del modelo de von Bertalanffy para cada muestra sólo si los intervalos de confianza del 95% obtenidos a partir del método “bootstrap” no se superponían.

RESULTADOS

HISTOLOGÍA DEL HUESO, PATRONES DE CRECIMIENTO Y REABSORCIÓN

Los individuos de las cuatro especies exhibieron un patrón similar de crecimiento del hueso laminar tanto perióstico como endóstico (Figura 12). Las líneas de detención de crecimiento (LAGs), que corresponden a la temporada de invierno, fueron fuertemente teñidas por la hematoxilina y aparecieron entre los anillos estivales de crecimiento rápido que se observaron más gruesos (Figura 12 A, B, E y F). Las epífisis presentaron una osificación con forma irregular, restos de cartílago hialino y una cavidad medular poco desarrollada. La diáfisis mostró sección circular y ausencia de cartílago (Figura 12 C).

El primer anillo se caracterizó por presentar mayor cantidad de osteocitos con forma globular, en contraste con los anillos estivales del resto del hueso con escasos osteocitos aplanados inmersos en abundante matriz ósea (Figura 12 C, D y F). El hueso endosteal presentó un crecimiento centrípeto y asimétrico desde la línea de reabsorción hacia el interior de la cavidad medular, caracterizado por la presencia de escasos osteocitos, varios anillos delgados y, en ocasiones, una matriz de tonalidad distinta a la del resto del hueso (Figura 12 D y F).

En todas las especies se observó una relación lineal significativa entre el radio medular o radio de la línea de reabsorción, en los casos donde el crecimiento endosteal estuvo presente, y el LHC, aunque en el caso de *P. zapalensis* el modelo lineal sólo explica el 30% de la variación (Regresión Lineal; *P. aguanegra*: $F_{1,35} = 65,658$, $r^2 = 0,659$, $P < 0,001$; *P. antofagastensis*: $F_{1,31} = 297,452$, $r^2 = 0,908$, $P < 0,001$; *P. spectabilis*: $F_{1,35} = 63,236$, $r^2 = 0,650$, $P < 0,001$; *P. zapalensis*: $F_{1,40} = 17,108$, $r^2 = 0,305$, $P < 0,001$). Por lo tanto, en todas las especies se estimaron las edades a partir del conteo de LAGs y el cálculo de los anillos reabsorbidos teniendo en cuenta el LHC del ejemplar (ver más arriba en Materiales y Métodos).

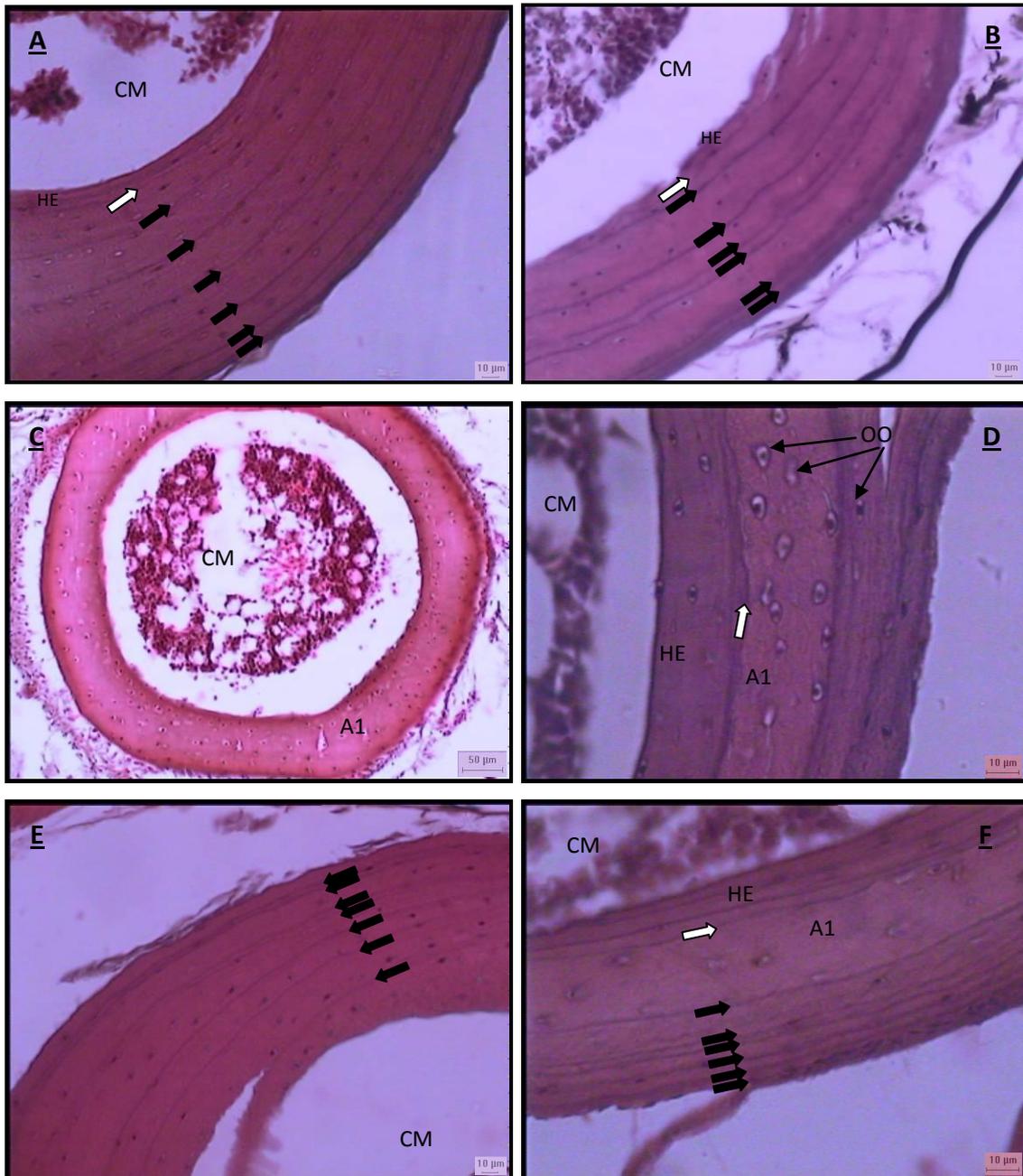


Figura 12: Microfotografías de cortes transversales de la diáfisis del fémur de: A) Hembra adulta de *P. zapalensis* de 12 años de edad con 6 anillos reabsorbidos (200x); B) Macho adulto de *P. spectabilis* de 9 años de edad con 2 anillos reabsorbidos (200x); C) Hembra recién nacida de *P. zapalensis* (100x); D) Macho adulto de *P. aguanegra* de 8 años de edad con 2 anillos reabsorbidos (400x); E) Macho adulto de *P. zapalensis* de 10 años de edad con 3 anillos reabsorbidos (200x); F) Macho juvenil de *P. zapalensis* de 6 años de edad sin reabsorción (400x). Las flechas blancas indican la línea de reabsorción y las flechas negras señalan los LAGs. CM: Cavity Medular, HE: Hueso Endosteal; OO: Osteocitos, A1: Primer anillo de crecimiento (anillo embrionario más crecimiento hasta el primer invierno). Tinción de Hematoxilina-Eosina.

En la Tabla 2 se presentan los valores de reabsorción ósea para cada especie. Se puede observar que la especie que presentó mayor cantidad de anillos reabsorbidos fue *P. antofagastensis* con un máximo de 7 anillos

reabsorbidos, mientras que *P. zapalensis* presentó hasta 6 anillos reabsorbidos y las restantes presentaron reabsorción de un máximo de 4 anillos. Los juveniles también presentaron reabsorción en algunos casos, y un máximo de 2 anillos reabsorbidos. Machos y hembras no difirieron significativamente en el número de anillos reabsorbidos a excepción de *P. spectabilis*, en esta especie las hembras adultas presentaron mayor reabsorción que los machos (Tabla 2).

Especie	LAGs reabsorbidos				Comparación entre adultos	
	♂ juveniles	♀ juveniles	♂ adultos	♀ adultas	<i>U</i>	<i>P</i>
<i>P. aguanegra</i>	1,33 ± 0,33 (0-2)	0,75 ± 0,16 (0-1)	3,00 ± 0,13 (2-4)	2,91 ± 0,09 (2-3)	133,0	0,333
<i>P. antofagastensis</i>	0,50 ± 0,34 (0-2)	1,25 ± 0,48 (0-2)	4,40 ± 0,64 (2-7)	2,92 ± 0,36 (2-5)	121,0	0,800
<i>P. spectabilis</i>	0 ± 0 (0-0)	0,43 ± 0,20 (0-1)	2,06 ± 0,06 (2-3)	2,80 ± 0,29 (2-4)	43,5	0,010
<i>P. zapalensis</i>	0,40 ± 0,24 (0-1)	0,43 ± 0,30 (0-2)	3,92 ± 0,58 (0-6)	5,00 ± 0,42 (0-6)	172,5	0,392

Tabla 2: LAGs reabsorbidos en cada especie según sexo y madurez reproductiva. Se indica la media ± Error estándar y el rango entre paréntesis. Se incluyen también los valores del estadístico *U* de Mann-Whitney y la significancia *P* de los test utilizados para comparar el número de anillos reabsorbidos entre machos y hembras adultos.

TALLAS Y EDAD

Considerando la edad como covariable, sólo se registraron diferencias en la talla entre machos y hembras adultas de *P. spectabilis* y *P. zapalensis*, siendo en ambos casos las hembras mayores que los machos (ANCOVA, *P. spectabilis*: $F_{1, 26} = 9,175$, $P = 0,006$; *P. zapalensis*: $F_{1, 29} = 8,037$, $P = 0,009$). El LHC se relacionó significativamente y de manera lineal con la edad en machos y hembras de todas las especies, a excepción de los machos adultos de *P. spectabilis* (Regresión Lineal, $F_{1, 15} = 0,662$, $r^2 = 0,045$, $P = 0,429$).

EDADES, MADUREZ SEXUAL Y LONGEVIDAD

En las siguientes tablas se presentan los datos por especie de las edades de machos y hembras, juveniles y adultos:

Sexo y estado reproductivo (N)	LHC	Número de LAGs	Edad estimada
Machos juveniles (6)	68,70 ± 5,26 (51,93 – 82,70)	3,33 ± 0,99 (0-6)	4 ± 0,53 (0-8)
Hembras juveniles (8)	62,01 ± 2,76 (50,27 – 71,98)	2,00 ± 0,38 (0-3)	2,25 ± 0,53 (0-4)
Hembras adultas (11)	95,46 ± 5,67 (82,42 – 101,78)	9,54 ± 0,78 (6-13)	11,82 ± 0,87 (7-16)
Machos adultos (11)	93,37 ± 6,71 (83,48 – 104,5)	8,27 ± 0,84 (4-13)	11,00 ± 0,85 (7-16)

Tabla 3: Sexo, estado reproductivo, LHC medio ± ES, LHC mínimo y máximo (mm), número de LAGs y edad estimada (años) de la muestra de *P. aguanegra*.

Sexo y estado reproductivo (N)	LHC	Número de LAGs	Edad estimada
Machos juveniles (6)	57,87 ± 4,84 (47,80 - 76,88)	0,83 ± 0,40 (0-2)	1,17 ± 0,65 (0-4)
Hembras juveniles (4)	68,39 ± 7,02 (49,22 – 79,78)	2,25 ± 1,03 (0-4)	3,50 ± 1,50 (0-6)
Hembras adultas (12)	89,49 ± 1,59 (79,32 – 97,32)	7,42 ± 0,62 (4-10)	10,17 ± 0,83 (6-15)
Machos adultos (10)	94,88 ± 1,45 (86,92 – 100,35)	8,70 ± 0,86 (5-13)	12,70 ± 1,39 (7-20)

Tabla 4: Sexo, estado reproductivo, LHC medio ± ES, LHC mínimo y máximo (mm), número de LAGs y edad estimada (años) de la muestra de *P. antofagastensis*.

Sexo y estado reproductivo (N)	LHC	Número de LAGs	Edad estimada
Machos juveniles (4)	46,12 ± 1,20 (44,92 - 49,33)	0,25 ± 0,25 (0-1)	0 ± 0 (0)
Hembras juveniles (8)	58,91 ± 3,78 (41,5 – 72,4)	1,62 ± 0,53 (0-4)	1,87 ± 0,66 (0-5)
Hembras adultas (10)	86,51 ± 2,50 (83,13 – 89,76)	9,1 ± 1,10 (7-11)	10,3 ± 1,70 (7-12)
Machos adultos (16)	82,91 ± 2,28 (79,62 – 86,91)	8,62 ± 1,41 (6-11)	9,25 ± 1,39 (6-11)

Tabla 5: Sexo, estado reproductivo, LHC medio ± ES, LHC mínimo y máximo (mm), número de LAGs y edad estimada (años) de la muestra de *P. spectabilis*.

Sexo y estado reproductivo (N)	LHC	Número de LAGs	Edad estimada
Machos juveniles (5)	65,80 ± 2,44 (60,62 – 72,64)	5,00 ± 0,45 (4-6)	5,00 ± 0,45 (4-6)
Hembras juveniles (7)	63,10 ± 4,29 (47,48 – 76,00)	2,86 ± 0,77 (0-5)	2,57 ± 0,78 (0-5)
Hembras adultas (17)	86,71 ± 1,21 (79,02 – 96,60)	7,59 ± 0,34 (5-11)	11,76 ± 0,37 (9-14)
Machos adultos (12)	82,19 ± 1,26 (75,66 – 90,50)	8,08 ± 0,53 (6-13)	11,67 ± 0,62 (8-15)

Tabla 6: Sexo, estado reproductivo, LHC medio ± ES, LHC mínimo y máximo (mm), número de LAGs y edad estimada (años) de la muestra de *P. zapalensis*.

Las edades medias de los adultos fueron similares entre machos y hembras en todas las especies (test *t*, *P. aguanegra*: $t_{20} = -0,915$, $P = 0,371$; *P. antofagastensis*: $t_{20} = 1,623$, $P = 0,120$; *P. spectabilis*: Mann-Whitney, $U = 47,5$, $P = 0,084$; *P. zapalensis*: $t_{27} = -0,144$, $P = 0,886$).

La especie que alcanza la madurez sexual más tardíamente es *P. zapalensis*, a los 8 años los machos y a los 9 las hembras. *Phymaturus aguanegra*, *P. antofagastensis* y *P. spectabilis* presentan similares edades de madurez sexual (Tabla 7). *Phymaturus antofagastensis* es la especie más longeva, llegando los machos de esta especie a los 20 años y las hembras a los 15 años, mientras que *P. spectabilis* es la especie menos longeva de todas con una edad máxima registrada de 12 años (Tabla 7).

Especie	Edad de madurez sexual (años)	LHC de madurez sexual (mm)	Máxima edad estimada (años)
<i>P. aguanegra</i>	♂ = 7	♂ = 83,5	♂ = 16
	♀ = 7	♀ = 82,4	♀ = 16
<i>P. antofagastensis</i>	♂ = 7	♂ = 86,9	♂ = 20
	♀ = 6	♀ = 79,3	♀ = 15
<i>P. spectabilis</i>	♂ = 6	♂ = 79,6	♂ = 11
	♀ = 7	♀ = 83,1	♀ = 12
<i>P. zapalensis</i>	♂ = 8	♂ = 75,6	♂ = 15
	♀ = 9	♀ = 79,0	♀ = 14

Tabla 7: Edad y talla a la madurez sexual, y edad máxima registrada de las cuatro especies estudiadas.

MODELOS DE CRECIMIENTO**PHYMATURUS AGUANEGRA**

En la Tabla 8 se detallan los modelos ajustados para la relación entre el LHC y la edad de machos, hembras y el total de la muestra de *P. aguanegra*. En todos los casos las funciones sigmoideal, logística y logarítmica se ajustaron igualmente bien a los datos, eligiéndose a la función sigmoideal (Figura 13, Figura 14 y Figura 15): $y = a + b / (1 + \exp(-(x-c)/d))$ para representar el crecimiento en esta especie por presentar un peso de Akaike (w_i) levemente mayor. Por el contrario, los modelos clásicos de von Bertalanffy y Gompertz sí presentaron diferencias significativas con los modelos sigmoideal, logístico y logarítmico (Tabla 8).

	Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	Iteraciones hasta convergencia
Total (N=36)	Sigmoideal	4	40,52285	0	0,3336254	8
	Logístico	4	40,52509	0,00224	0,3332515	7
	Logarítmico	4	40,52586	0,00301	0,3331231	7
	Gompertz	3	209,6541	169,1313	~0	9
	Von Bertalanffy	2	211,8866	171,3637	~0	10
Hembras (N=19)	Sigmoideal	4	24,04086	0	0,3334963	8
	Logístico	4	24,04197	0,00111	0,3333110	8
	Logarítmico	4	24,04268	0,00182	0,3331927	8
	Von Bertalanffy	2	103,3996	79,3587	~0	13
	Gompertz	3	105,2692	81,2284	~0	9
Machos (N=17)	Sigmoideal	4	25,12365	0	0,3336404	8
	Logístico	4	25,12610	0,00244	0,3332326	8
	Logarítmico	4	25,12673	0,00308	0,3331270	7
	Gompertz	3	112,9053	87,7817	~0	9
	Von Bertalanffy	2	113,7693	88,6456	~0	10

Tabla 8: Modelos de crecimiento ajustados a los datos de LHC y edad de *P. aguanegra* con Table Curve 2D[®] y R. Se detallan el número de parámetros (K), el criterio de información de Akaike corregido (AICc), el diferencial del AICc (Δ_i), el peso de Akaike (w_i) y el número de iteraciones hasta la convergencia de cada modelo.

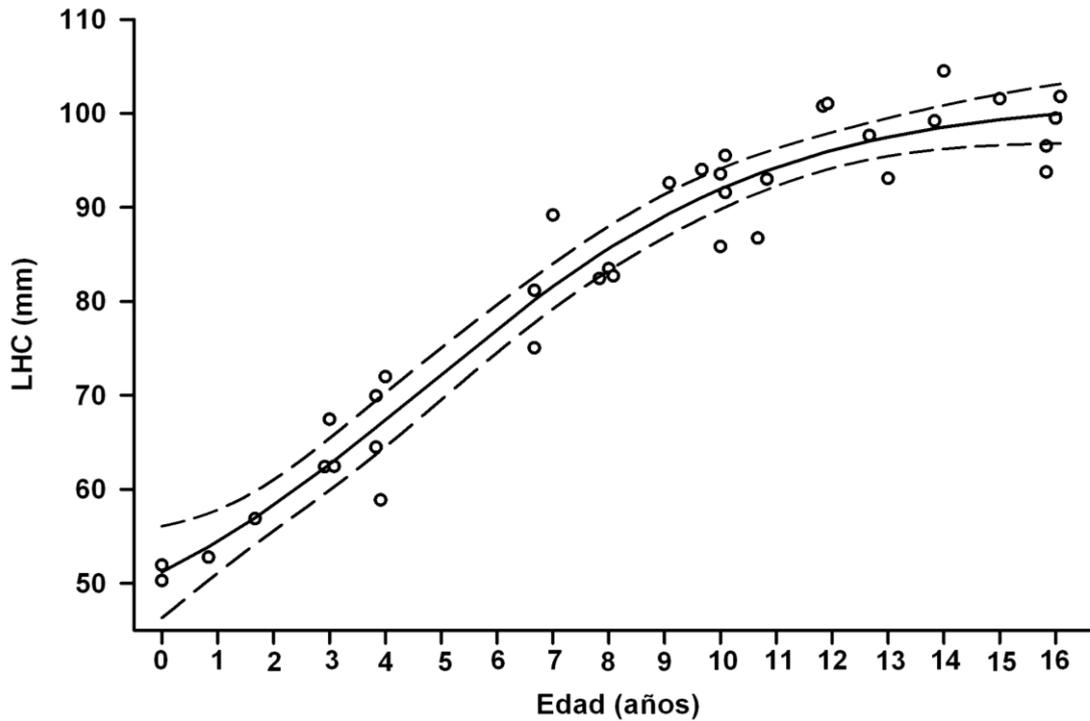


Figura 13: Crecimiento corporal en relación a la edad en una población de *P. aguanegra*. Curva sigmoideal ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

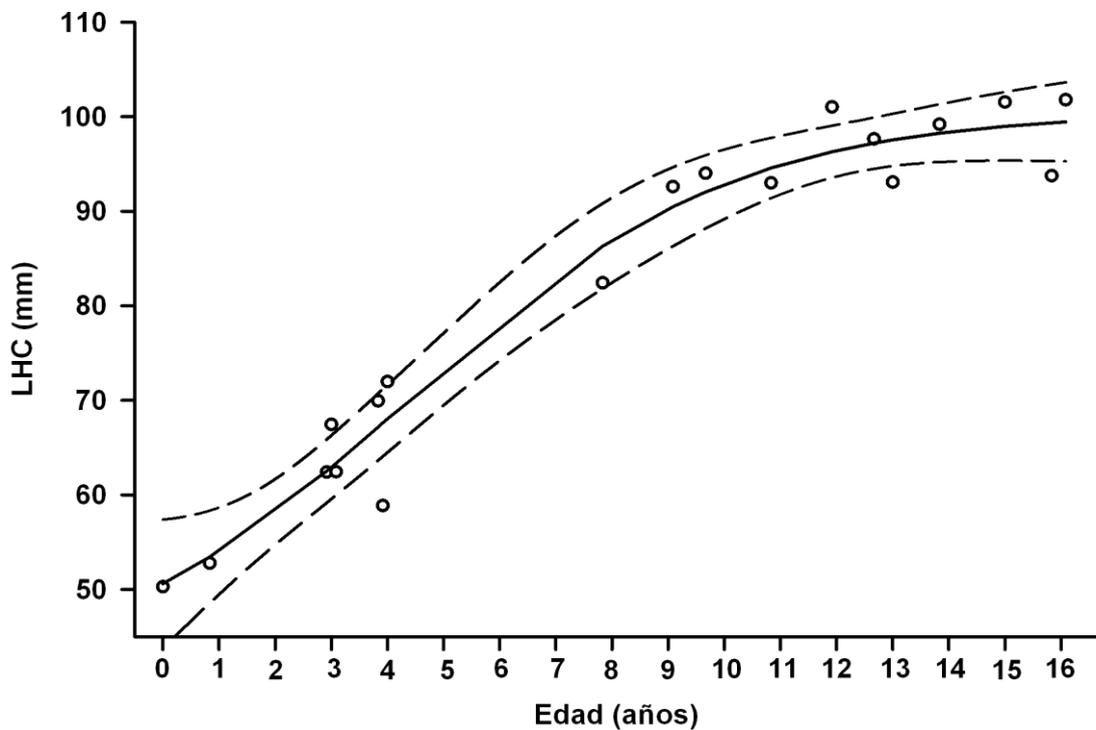


Figura 14: Crecimiento corporal en relación a la edad en hembras de *P. aguanegra*. Curva sigmoideal ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

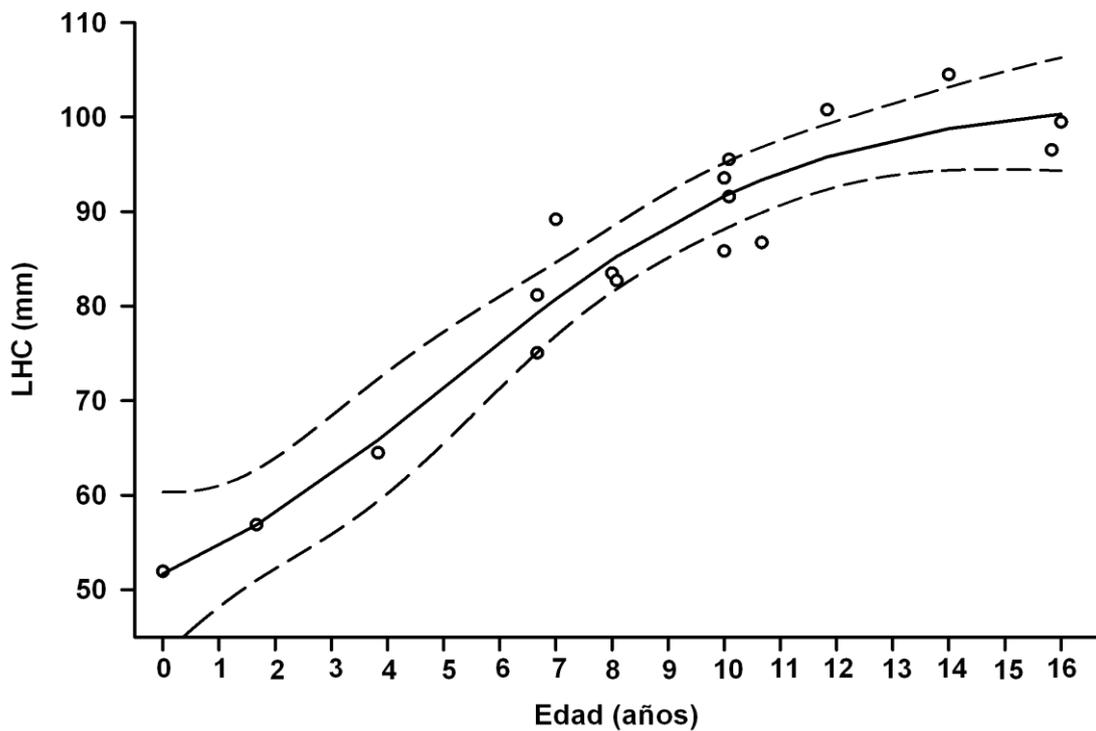


Figura 15: Crecimiento corporal en relación a la edad en machos de *P. aguanegra*. Curva sigmoideal ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

Los valores del coeficiente de crecimiento (K) y el LHC asintótico (L_{∞}) estimados a partir del modelo de von Bertalanffy fueron similares entre machos y hembras de *P. aguanegra* (Tabla 9).

	$K \pm ES$	ICI - ICS de K	LHC asintótico (L_{∞}) $\pm ES$	ICI - ICS de L_{∞}
Total ($N=36$)	$0,006 \pm 0,001$	0,004-0,009	$122,90 \pm 9,63$	109,41-143,36
Hembras ($N=19$)	$0,006 \pm 0,001$	0,003-0,010	$123,8 \pm 13,6$	106,69-168,60
Machos ($N=17$)	$0,006 \pm 0,002$	0,003-0,011	$122,19 \pm 14,97$	104,80-163,73

Tabla 9: Parámetros estimados a partir del modelo de von Bertalanffy para machos, hembras y el total de la muestra de *P. aguanegra*: coeficiente de crecimiento (K) y LHC asintótico (L_{∞}). Se indican también el tamaño de muestra (N), el intervalo de confianza del 95% inferior (ICI), el intervalo de confianza del 95% superior (ICS) obtenidos a partir del método "bootstrap" y el Error Standard ($\pm ES$).

PHYMATURUS ANTOFAGASTENSIS

En la Tabla 10 se detallan los modelos ajustados para la relación entre el LHC y la edad de machos, hembras y el total de la muestra de *P. antofagastensis*. Los modelos logarítmico, logístico y sigmoidal ajustaron igualmente bien a los datos, eligiéndose al modelo logarítmico (Figura 16, Figura 17, Figura 18): $y = a + b / (1 + \exp(-(x-c)/d))$, por presentar mayor peso de Akaike, para representar el crecimiento en *P. antofagastensis*.

	Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	Iteraciones hasta convergencia
Total (N=32)	Logarítmico	4	36,73409	0	0,33339	7
	Logístico	4	36,73420	0,0001	0,33337	8
	Sigmoidal	4	36,73512	0,0010	0,33322	100
	Von Bertalanffy	2	166,99887	130,2648	~0	5
	Gompertz	3	170,72702	133,9929	~0	7
	Hembras (N=16)	Logarítmico	4	23,75750	0	0,33359
Logístico		4	23,75751	0	0,33359	40
Sigmoidal		4	23,76228	0,0048	0,33280	100
Von Bertalanffy		2	86,88696	63,12945	~0	7
Gompertz		3	90,61137	66,85387	~0	7
Machos (N=16)		Logarítmico	4	22,86086	0	0,33341
	Logístico	4	22,86101	0,00015	0,33339	7
	Sigmoidal	4	22,86221	0,00135	0,33319	11
	Von Bertalanffy	2	80,73478	57,87391	~0	8
	Gompertz	3	82,65045818	59,78959	~0	4

Tabla 10: Modelos de crecimiento ajustados a los datos de LHC y edad de *P. antofagastensis* con Table Curve 2D[®] y R. Se detallan el número de parámetros (K), el criterio de información de Akaike corregido (AICc), el diferencial del AICc (Δ_i), el peso de Akaike (w_i) y el número de iteraciones hasta la convergencia de cada modelo.

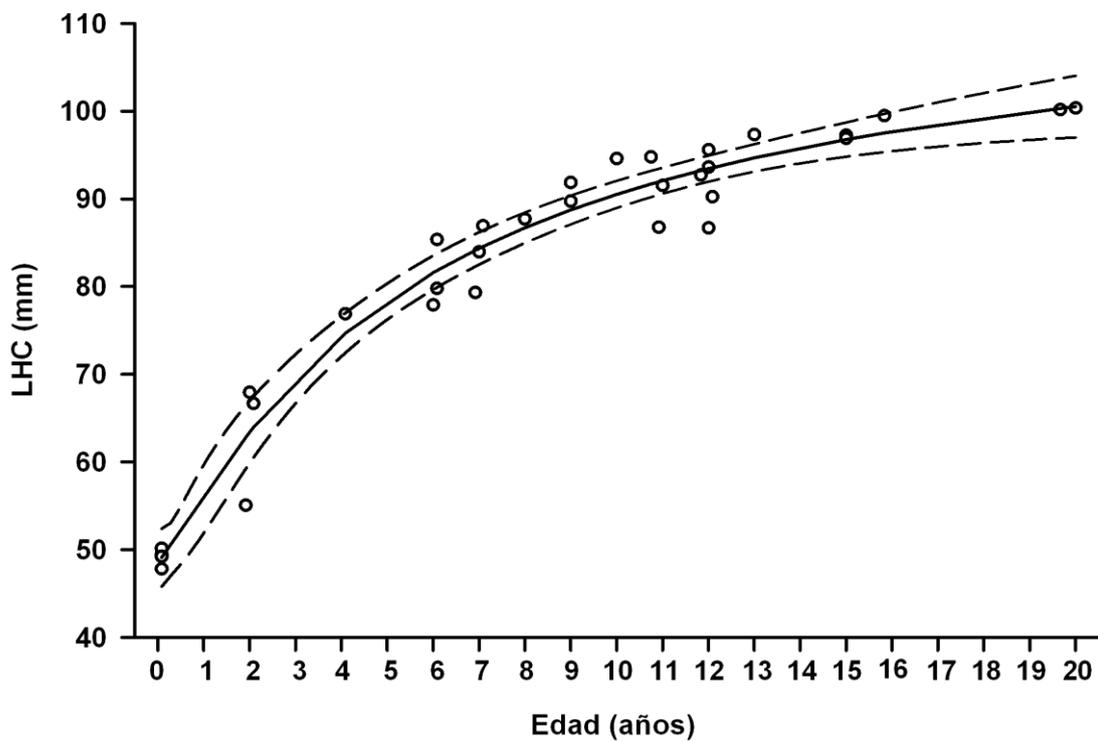


Figura 16: Crecimiento corporal en relación a la edad en una población de *P. antofagastensis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

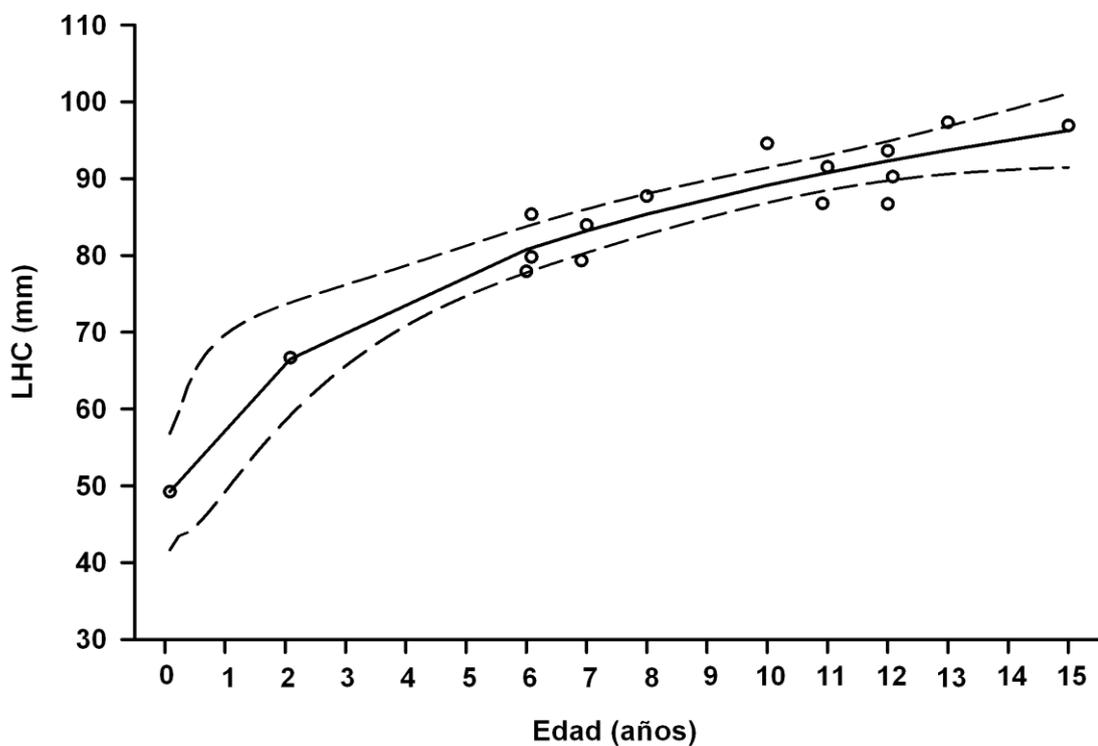


Figura 17: Crecimiento corporal en relación a la edad en hembras de *P. antofagastensis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

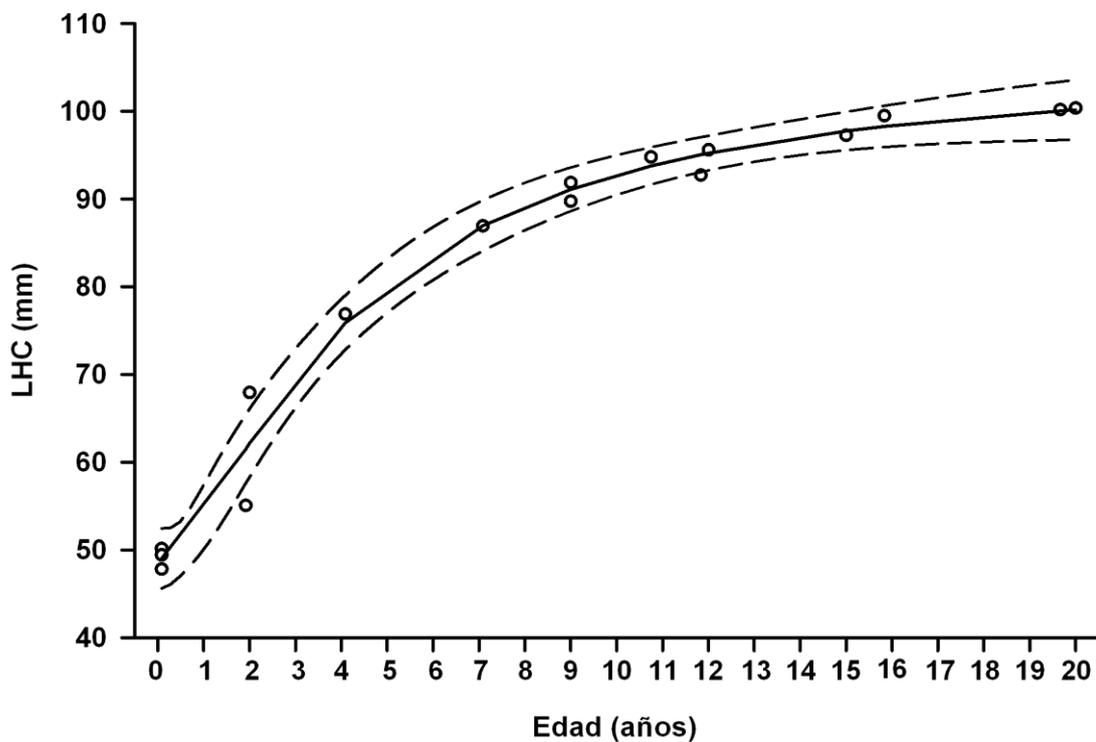


Figura 18: Crecimiento corporal en relación a la edad en machos de *P. antofagastensis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

Los valores del coeficiente de crecimiento (K) y el LHC asintótico (L_{∞}) estimados a partir del modelo de von Bertalanffy fueron similares entre machos y hembras de *P. antofagastensis* (Tabla 11).

	$K \pm ES$	ICI - ICS de K	LHC asintótico (L_{∞}) $\pm ES$	ICI - ICS de L_{∞}
Total ($N=32$)	$0,012 \pm 0,001$	0,010-0,016	$102,00 \pm 2,19$	98,02-106,33
Hembras ($N=16$)	$0,014 \pm 0,002$	0,009-0,019	$98,95 \pm 3,70$	93,49-107,61
Machos ($N=16$)	$0,014 \pm 0,001$	0,011-0,016	$102,64 \pm 2,17$	98,81-106,22

Tabla 11: Parámetros estimados a partir del modelo de von Bertalanffy para machos, hembras y el total de la muestra de *P. antofagastensis*: coeficiente de crecimiento (K) y LHC asintótico (L_{∞}). Se indican también el tamaño de muestra (N), el intervalo de confianza del 95% inferior (ICI), el intervalo de confianza del 95% superior (ICS) obtenidos a partir del método "bootstrap" y el Error Standard ($\pm ES$).

PHYMATURUS SPECTABILIS

En la Tabla 12 se detallan los modelos ajustados para la relación entre el LHC y la edad de machos, hembras y el total de la muestra de *P. spectabilis*. Tanto como para hembras como para el total de los individuos, los modelos sigmooidal, logístico y logarítmico ajustaron igualmente bien, siendo en hembras el modelo sigmooidal el de mayor peso de Akaike (Figura 20) y el logarítmico (Figura 19): $y = a + 0,5.b.\text{erfc}(-\ln(x/c)/(2^{0,5}.d))$ para el total de los individuos. Cabe aclarar que para la muestra de machos, sólo se pudieron ajustar el modelo sigmooidal y el de von Bertalanffy por la escasez de machos juveniles (Figura 21).

	Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	Iteraciones hasta la convergencia
Total (N=38)	Logarítmico	4	40,79917	0	0,3333622	7
	Logístico	4	40,79924	0,00007	0,3333506	8
	Sigmooidal	4	40,79962	0,00045	0,3332872	10
	Gompertz	3	181,0622	140,26303	~0	7
	Von Bertalanffy	2	184,1859	143,38673	~0	7
Hembras (N=18)	Sigmooidal	4	24,61101	0	0,3333839	11
	Logístico	4	24,61138	0,00037	0,3333222	11
	Logarítmico	4	24,61155	0,00054	0,3332939	9
	Gompertz	3	91,27853	66,6675	~0	7
	Von Bertalanffy	2	100,6849	76,0739	~0	7
Machos (N=20)	Sigmooidal	4	25,08113	0	~1	60
	Von Bertalanffy	3	90,43038	67,29211	~0	13

Tabla 12: Modelos de crecimiento ajustados a los datos de LHC y edad de *P. spectabilis* con Table Curve 2D[®] y R. Se detallan el número de parámetros (K), el criterio de información de Akaike corregido (AICc), el diferencial del AICc (Δ_i), el peso de Akaike (w_i) y el número de iteraciones hasta la convergencia de cada modelo.

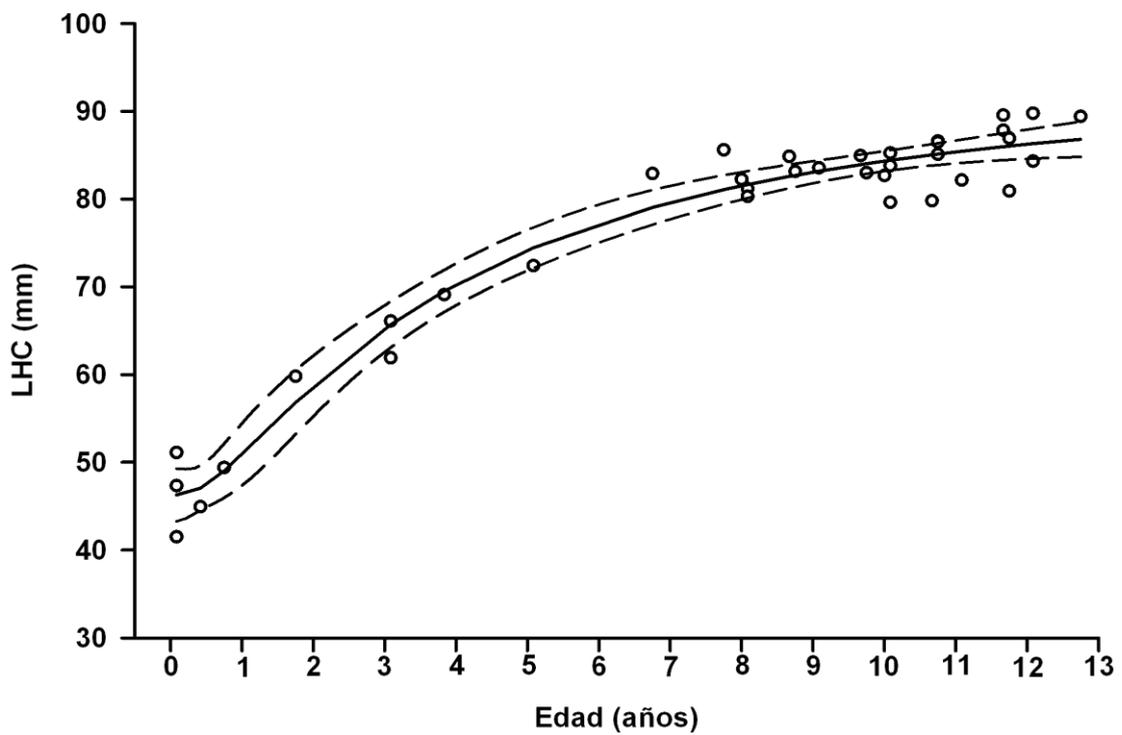


Figura 19: Crecimiento corporal en relación a la edad en una población de *P. spectabilis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

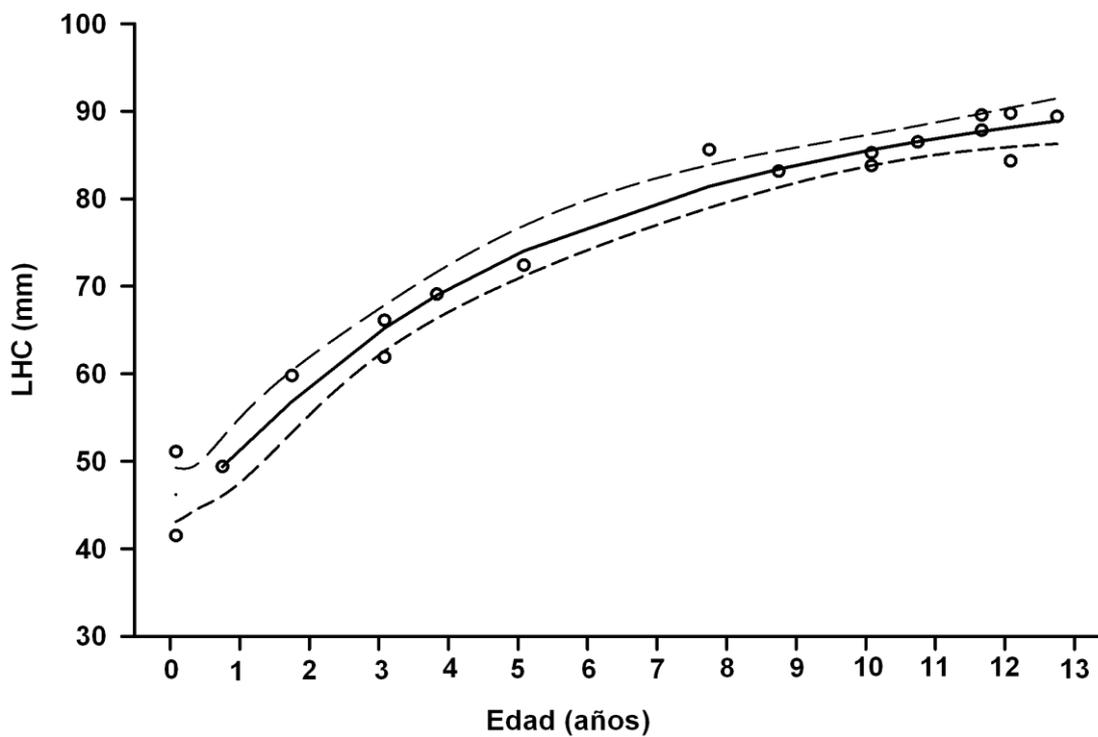


Figura 20: Crecimiento corporal en relación a la edad en hembras de *P. spectabilis*. Curva sigmoideal ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

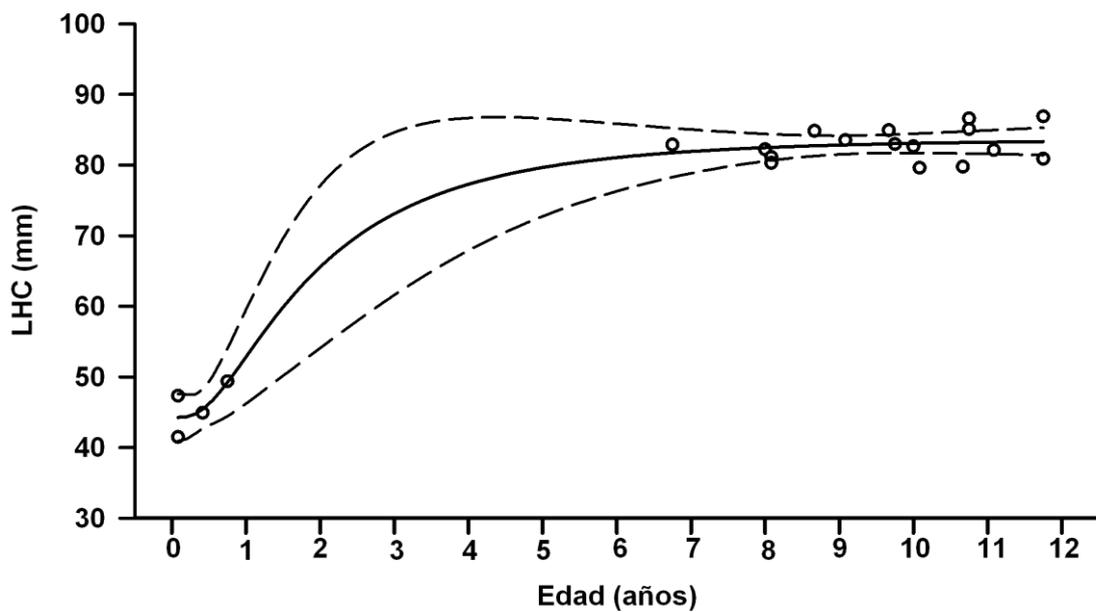


Figura 21 Crecimiento corporal en relación a la edad en machos de *P. spectabilis*. Curva sigmoide ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

Los valores del coeficiente de crecimiento (K) y el LHC asintótico (L_{∞}) estimados a partir del modelo de von Bertalanffy fueron similares entre machos y hembras de *P. spectabilis* (Tabla 13).

	$K \pm ES$	ICI - ICS de K	LHC asintótico (L_{∞}) $\pm ES$	ICI - ICS de L_{∞}
Total ($N=38$)	$0,014 \pm 0,002$	0,011-0,018	$92,03 \pm 2,61$	88,48-97,91
Hembras ($N=18$)	$0,013 \pm 0,002$	0,009-0,016	$96,35 \pm 3,67$	90,34-104,20
Machos ($N=20$)	$0,024 \pm 0,008$	0,014-0,045	$85,43 \pm 2,44$	82,59-91,43

Tabla 13: Parámetros estimados a partir del modelo de von Bertalanffy para machos, hembras y el total de la muestra de *P. spectabilis*: coeficiente de crecimiento (K) y LHC asintótico (L_{∞}). Se indican también el tamaño de muestra (N), el intervalo de confianza del 95% inferior (ICI), el intervalo de confianza del 95% superior (ICS) obtenidos a partir del método "bootstrap" y el Error Standard ($\pm ES$).

PHYMATURUS ZAPALENSIS

En la Tabla 14 se detallan los modelos ajustados para la relación entre el LHC y la edad de machos, hembras y el total de la muestra de *P. zapalensis*. Tanto en hembras como en machos, el modelo elegido para representar el crecimiento fue el modelo logarítmico (Figura 23 y Figura 24), a pesar de no presentar diferencias significativas con los modelos logístico y sigmooidal. Sin embargo, para el total de los individuos el modelo escogido fue el logístico (Figura 22): $y = a + b / (1 + (x/c)^d)$ aunque las diferencias entre los modelos logístico, logarítmico y sigmooidal no son significativas entre sí (Tabla 14).

	Modelo	K	AICc	Δ_i	w_i	Iteraciones hasta convergencia
Total (N=41)	Logístico	4	46,04204	0	0,3334519	100
	Logarítmico	4	46,04028	0,00373	0,3333896	100
	Sigmooidal	4	46,04065	0,01760	0,3331585	100
	Von Bertalanffy	2	234,9409	188,9006	~0	5
	Gompertz	3	237,5994	191,5592	~0	8
Hembras (N=24)	Logarítmico	4	29,84568	0	0,3335600	100
	Logístico	4	29,84606	0,00381	0,3334964	100
	Sigmooidal	4	29,84938	0,03699	0,3329436	100
	Von Bertalanffy	2	128,7734	98,9278	~0	7
	Gompertz	3	132,3092	102,4635	~0	9
Machos (N=17)	Logarítmico	4	25,05340	0	0,3334409	9
	Logístico	4	25,05342	0,00019	0,3334376	9
	Sigmooidal	4	25,05531	0,01916	0,3331215	9
	Von Bertalanffy	2	98,56313	73,5097	~0	7
	Gompertz	3	101,4127	76,3593	~0	7

Tabla 14: Modelos de crecimiento ajustados a los datos de LHC y edad de *P. zapalensis* con Table Curve 2D[®] y R. Se detallan el número de parámetros (K), el criterio de información de Akaike corregido (AICc), el diferencial del AICc (Δ_i), el peso de Akaike (w_i) y el número de iteraciones hasta la convergencia de cada modelo.

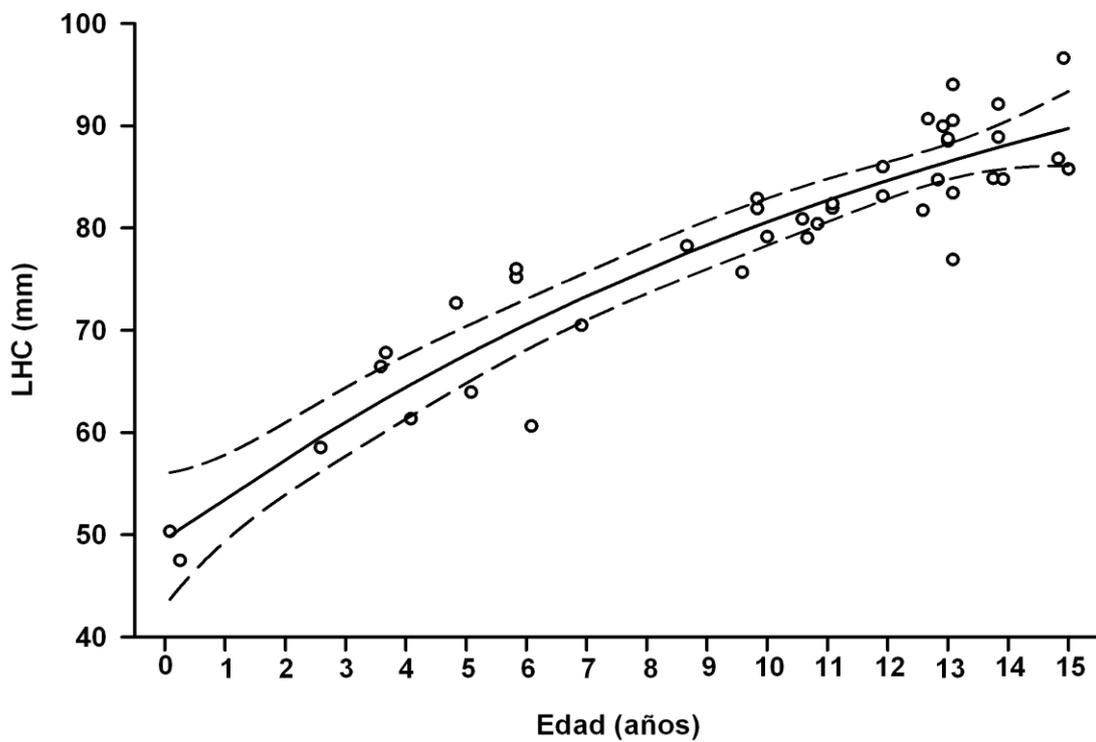


Figura 22: Crecimiento corporal en relación a la edad en una población de *P. zapalensis*. Curva logística ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

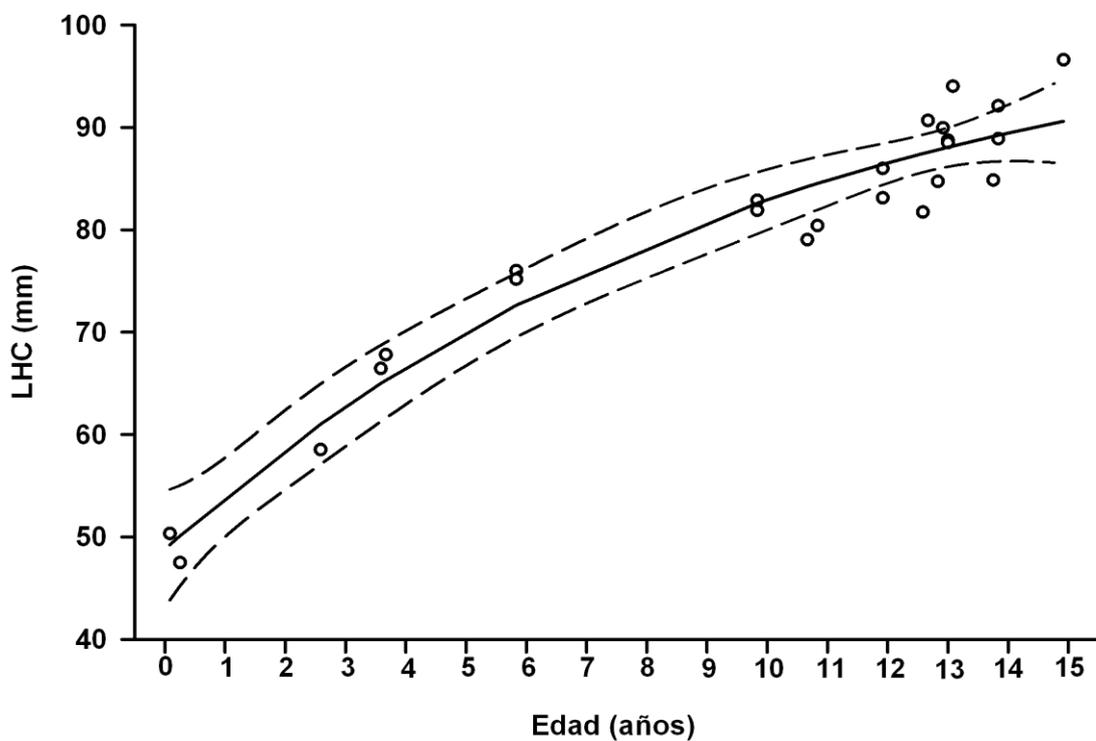


Figura 23: Crecimiento corporal en relación a la edad en hembras de *P. zapalensis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

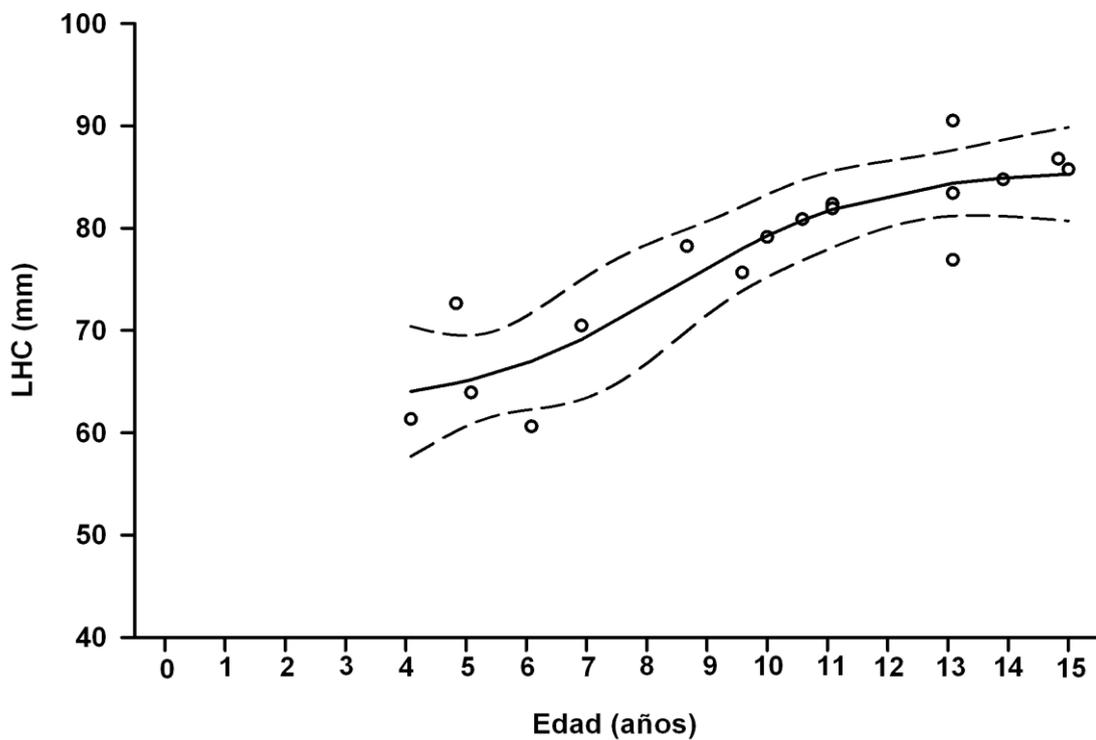


Figura 24: Crecimiento corporal en relación a la edad en machos de *P. zapalensis*. Curva logarítmica ajustada. Las líneas discontinuas representan los intervalos de confianza del 95%.

En *P. zapalensis*, el coeficiente de crecimiento no difirió significativamente entre machos y hembras (Tabla 15). De igual forma, el LHC asintótico fue similar en ambos sexos.

	$K \pm ES$	ICI - ICS de K	LHC asintótico (L_{∞}) $\pm ES$	ICI - ICS de L_{∞}
Total ($N=41$)	$0,059 \pm 0,017$	0,033-0,090	$110,73 \pm 11,56$	97,17-143,13
Hembras ($N=21$)	$0,145 \pm 0,032$	0,086-0,214	$95,8 \pm 4,3$	90,16-110,10
Machos ($N=17$)	$0,052 \pm 0,024$	0,016-0,103	$111,26 \pm 20,14$	90,63-208,38

Tabla 15: Parámetros estimados a partir del modelo de von Bertalanffy para machos, hembras y el total de la muestra de *P. zapalensis*: coeficiente de crecimiento (K) y LHC asintótico (L_{∞}). Se indican también el tamaño de muestra (N), el intervalo de confianza del 95% inferior (ICI), el intervalo de confianza del 95% superior (ICS) obtenidos a partir del método “bootstrap” y el Error Standard ($\pm ES$).

TASAS DE CRECIMIENTO

En *P. aguanegra*, los juveniles presentaron tasas crecimiento específicas (TCE) más altas que los adultos (test t , $t_{34} = 10,019$, $P < 0,001$). Entre los juveniles, las hembras exhibieron TCE más altas que los machos (test t , $t_{12} = 3,768$, $P = 0,003$). En cambio, entre los adultos las TCE fueron similares en ambos sexos (test t , $t_{20} = -1,580$, $P = 0,130$; Figura 25).

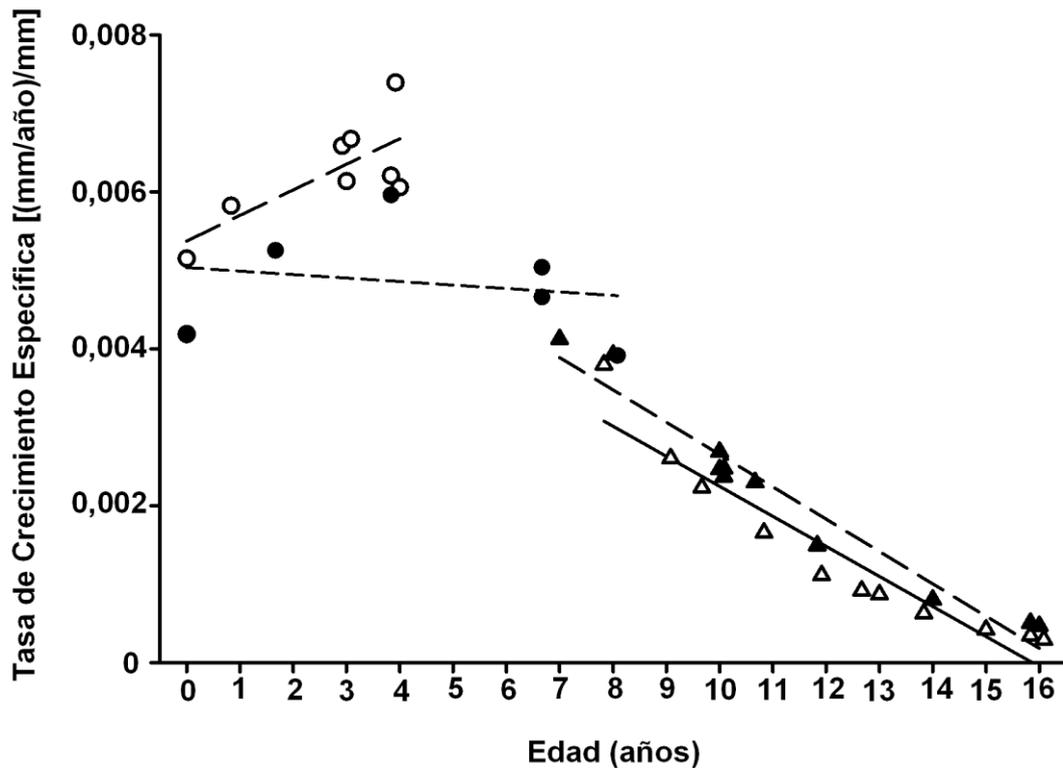


Figura 25: Regresiones entre las Tasas de Crecimiento específicas versus edad de hembras juveniles (círculos blancos, línea - - -), machos juveniles (círculos negros, línea - - - -), hembras adultas (triángulos blancos, línea —) y machos adultos (triángulos negros, línea - -) de *P. aguanegra*.

En *P. antofagastensis* los juveniles presentaron TCE mayores que los adultos (Mann-Whitney, $U = 60$; $N_{\text{juveniles}} = 10$, $N_{\text{adultos}} = 22$, $P = 0,044$). Entre los juveniles, no se registraron diferencias en las TCE según el sexo (Mann-Whitney, $U = 8$; $N_{\text{hembras}} = 4$, $N_{\text{machos}} = 6$, $P = 0,476$). En cambio, las hembras adultas exhibieron TCE significativamente más altas que los machos (test t , $t_{20} = -2,374$, $P = 0,028$; Figura 26).

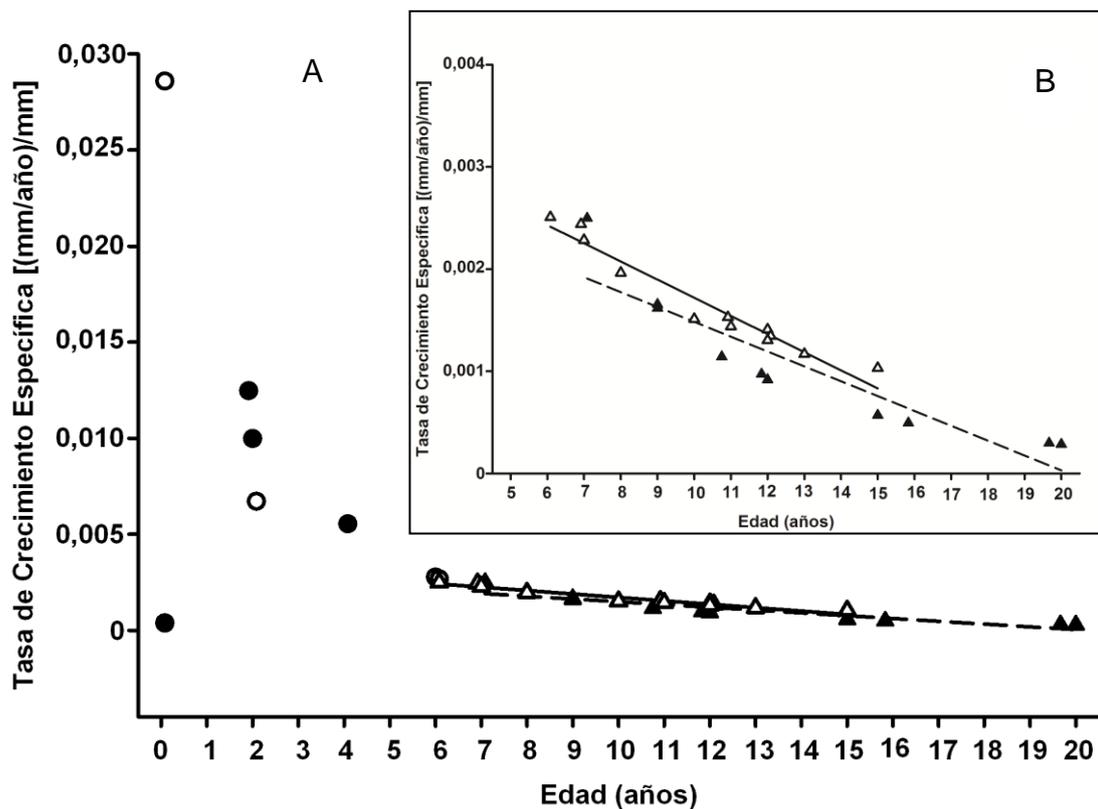


Figura 26: A) Regresiones entre las Tasas de Crecimiento específicas versus edad de hembras juveniles (círculos blancos), machos juveniles (círculos negros), hembras adultas (triángulos blancos, línea —) y machos adultos (triángulos negros, línea - -) de *P. antofagastensis*. B) Detalle de las curvas de regresión de hembras adultas (triángulos blancos, línea —) y machos adultos (triángulos negros, línea - -) de *P. antofagastensis*.

En *P. spectabilis*, las TCE de juveniles fueron significativamente más altas que las de los adultos (Mann-Whitney, $U = 21$, $N_{\text{juveniles}} = 12$, $N_{\text{adultos}} = 26$, $P < 0,001$). Además, las TCE de las hembras adultas fueron más altas que las de los machos adultos (Mann-Whitney $U = 6$, $N_{\text{hembras}} = 10$, $N_{\text{machos}} = 16$, $P < 0,001$; Figura 27).

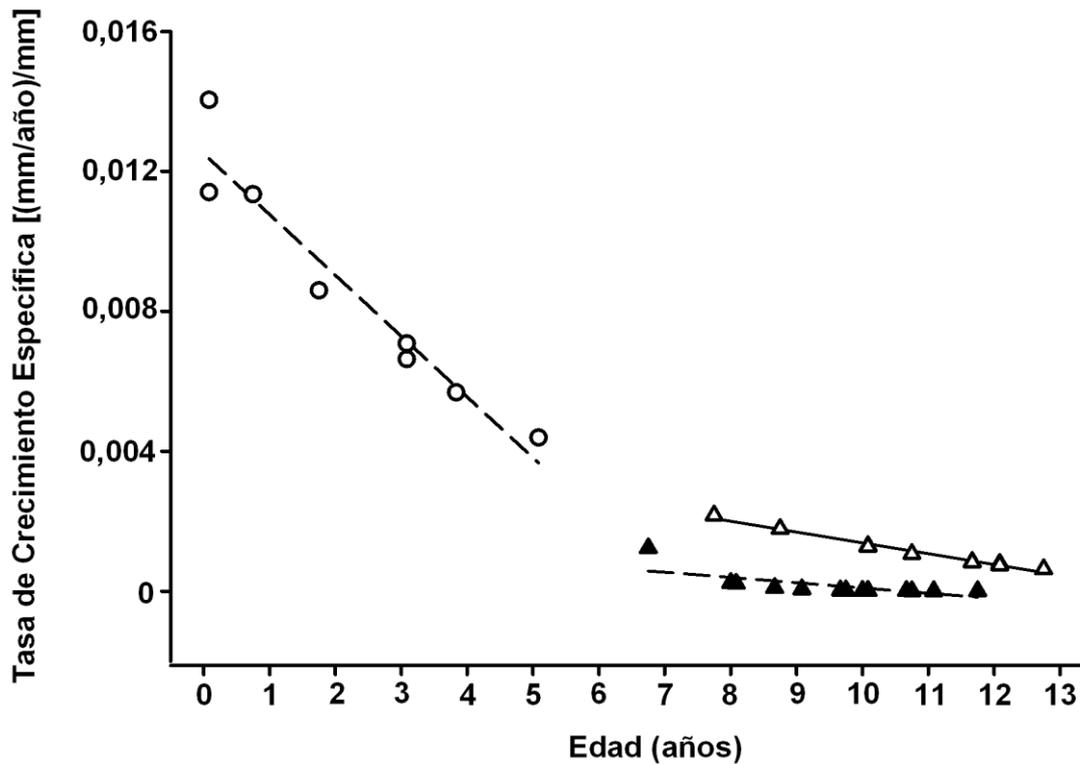


Figura 27: Regresiones entre las Tasas de Crecimiento específicas versus edad de hembras juveniles (círculos blancos, línea ----), hembras adultas (triángulos blancos, línea —) y machos adultos (triángulos negros, línea —) de *P. spectabilis*.

En *P. zapalensis*, los juveniles presentaron TCE significativamente más altas que las de los adultos (Mann-Whitney, $U = 85$, $N_{\text{juveniles}} = 12$, $N_{\text{adultos}} = 29$, $P = 0,011$). Considerando sólo los juveniles, las hembras presentaron TCE mayores que los machos (test t , $t_{10} = -2,618$, $P = 0,026$; Figura 28). Cabe destacar que no se pudo contar con ejemplares de machos juveniles de los primeros años, lo que limita las posibilidades de explicar la pendiente ascendente registrada en machos juveniles ya que en los primeros años de vida es cuando, en general, se registran las mayores tasas de crecimiento. En adultos las TCE fueron similares entre machos y hembras (Mann-Whitney $U = 94$, $N_{\text{machos}} = 12$, $N_{\text{hembras}} = 17$, $P = 0,740$; Figura 28).

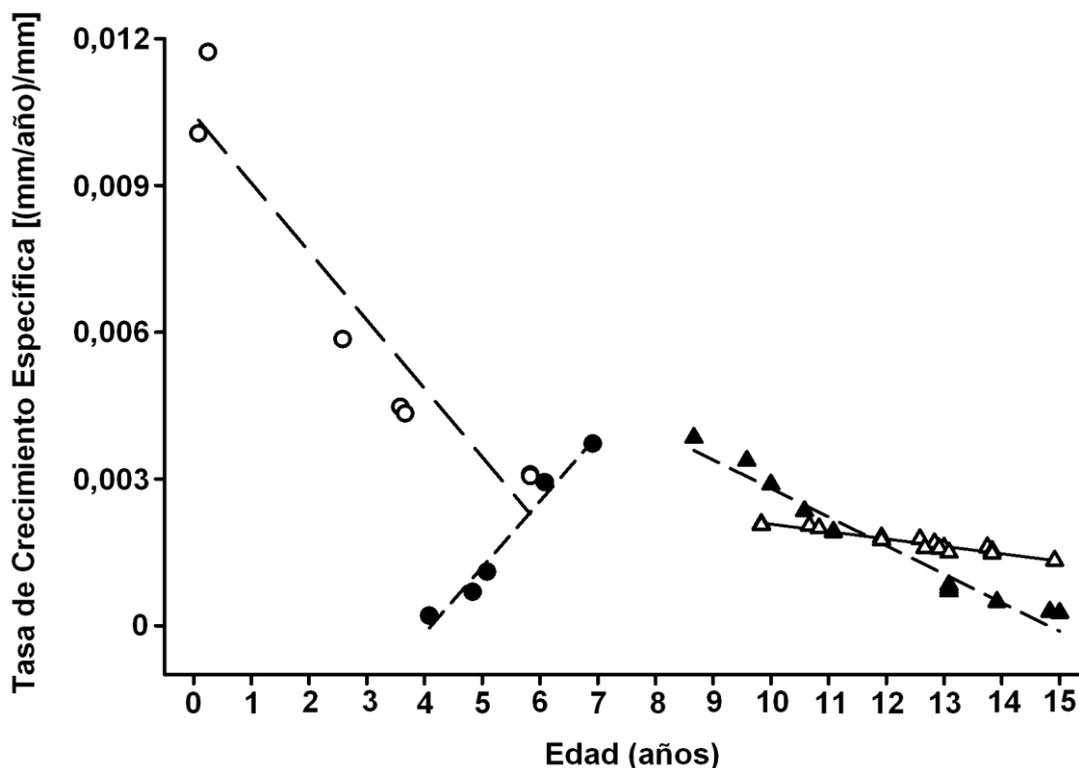


Figura 28: Regresiones entre las Tasas de Crecimiento específicas versus edad de hembras juveniles (círculos blancos, línea - - -), machos juveniles (círculos negros, línea - - - -), hembras adultas (triángulos blancos, línea —) y machos adultos (triángulos negros, línea - -) de *P. zapalensis*.

Se compararon las tasas de crecimiento específicas entre especies según la condición de madurez sexual y el sexo. Tanto en machos como en hembras juveniles no se registraron diferencias en las TCE entre especies (Kruskal-Wallis: Machos: $H_3 = 5,268$, $P = 0,153$; Hembras: $H_3 = 3,304$, $P = 0,347$). Entre los machos adultos, *P. spectabilis* presenta TCE

significativamente más bajas que el resto de las especies (Kruskal-Wallis: $H_3 = 29,799$, $P < 0,001$; Figura 29).

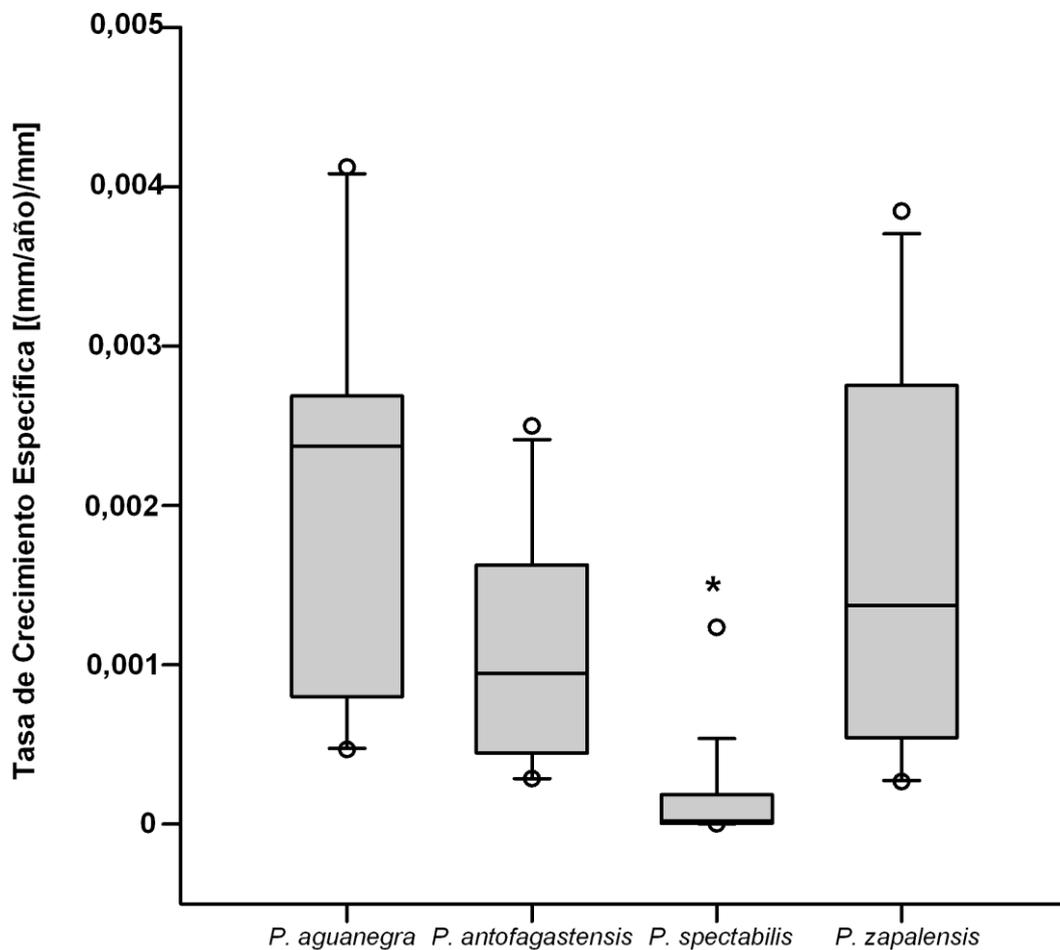


Figura 29: Diagrama de cajas y bigotes de las TCE de machos adultos de las especies estudiadas. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. El asterisco (*) indica la especie cuyas TCE difirieron significativamente del resto y los círculos blancos los valores de TCE extremos.

En las hembras adultas también se observaron diferencias en las TCE según la especie, en particular entre *P. spectabilis* y *P. zapalensis* (Kruskal-Wallis, $H_3 = 9,848$, $P = 0,020$; Figura 30).

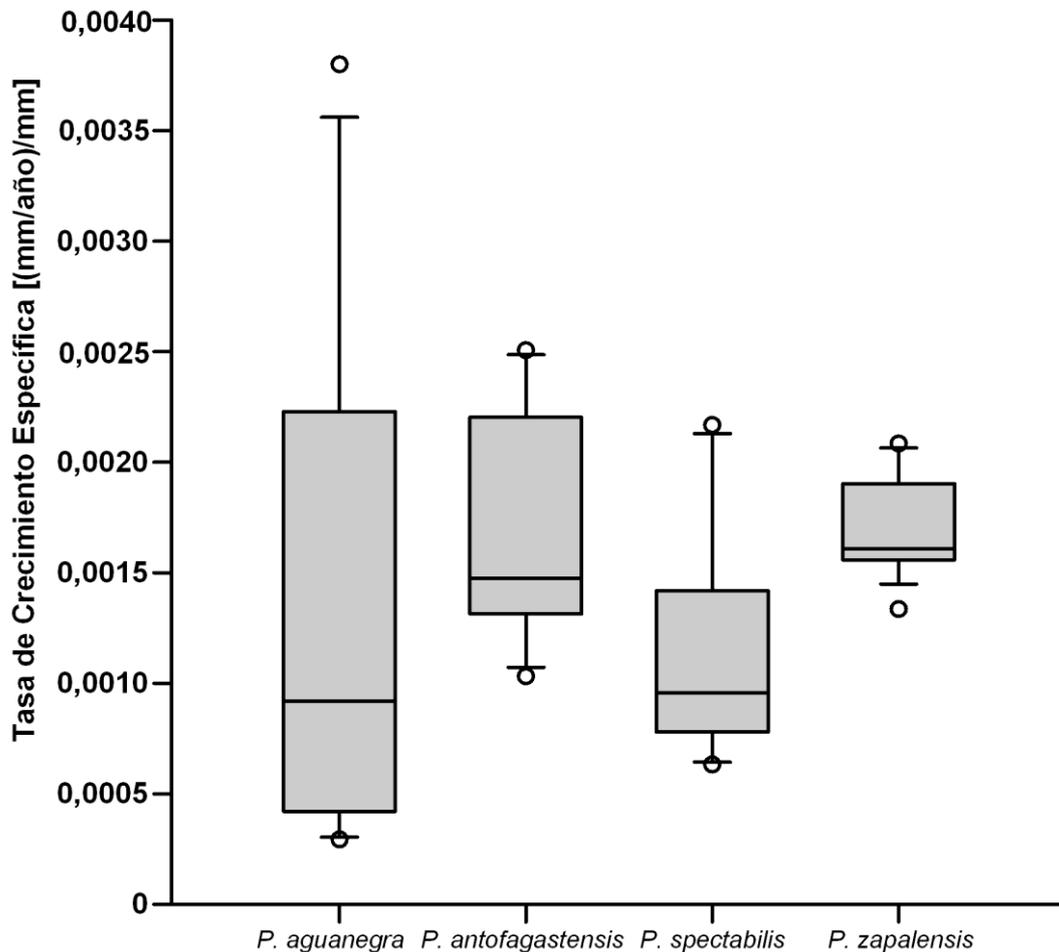


Figura 30: Diagrama de cajas y bigotes de las TCE de hembras adultas de las especies estudiadas. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. Los círculos blancos indican los valores de TCE extremos.

PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA

Las especies del grupo *palluma* (*P. aguanegra* y *P. antofagastensis*) presentan mayores tiempos reproductivos relativos y esfuerzos reproductivos a lo largo de la vida debido a sus mayores longevidades. *Phymaturus antofagastensis* resultó ser la especie con mayor tiempo reproductivo relativo, mientras que *P. spectabilis* y *P. zapalensis* presentaron tiempos reproductivos relativos mucho menores (Tabla 16).

En cuanto a la producción de crías a lo largo de la vida (R_0) se destaca el alto valor de *P. aguanegra*, que se explica por su alto tiempo reproductivo relativo y su tamaño de camada fijo de dos crías, seguido por *P. spectabilis* que si bien tiene un tiempo reproductivo relativo bajo puede tener de 1 a 3 crías lo que aumenta su tasa neta reproductiva. *Phymaturus zapalensis* es la que menor tasa neta reproductiva presenta debido a que puede tener 1 o 2 crías y el tiempo reproductivo relativo de las hembras es el más bajo de todos (Tabla 16).

Phymaturus spectabilis presentó el mayor esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo (Tabla 16), aunque su esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida es el menor de todos, es decir que si bien se reproduce menos veces en su vida, en cada evento la proporción de biomasa destinada a la reproducción es muy importante. Lo opuesto ocurre en *P. antofagastensis* que al presentar tiempos reproductivos relativos más largos y, en consecuencia, mayor cantidad de eventos reproductivos a lo largo de la vida, el esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo es menor. Un caso particular es el de *P. aguanegra* que, a pesar de tener tiempos reproductivos relativos altos, su esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo también es alto, lo que deriva en que presente el mayor esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (Tabla 16).

Especie	Tamaño de camada	Frecuencia reproductiva	E	T	R_0	ER	LRE
<i>P. aguanegra</i>	2 ^a	0,5 ^a	♂ = 9 ♀ = 9	♂ = 1,29 ♀ = 1,29	9	0,22	2,17
<i>P. antofagastensis</i>	1-2 ^b	0,5 ^b	♂ = 13 ♀ = 9	♂ = 1,86 ♀ = 1,50	6,75	0,12	1,62
<i>P. spectabilis</i>	1-3 ^{c,d}	0,5-1 ^c	♂ = 5 ♀ = 5	♂ = 0,83 ♀ = 0,71	7,50	0,25	1,26
<i>P. zapalensis</i>	1-2 ^e	0,5-1 ^e	♂ = 7 ♀ = 5	♂ = 0,87 ♀ = 0,55	5,62	0,17	1,33

Tabla 16: Parámetros de historia de vida estimados de las especies estudiadas: tiempo de vida adulta promedio (E), tiempo reproductivo relativo (T), tasa reproductiva neta (R_0), esfuerzo reproductivo (ER) y esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (LRE). También se indican los tamaños de camada y frecuencias reproductivas obtenidas de trabajos anteriores: a) Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; b) Boretto e Iburgüengoytía, 2006; c) Boretto *et al.*, 2014a; d) Esta tesis; e) Boretto e Iburgüengoytía, 2009.

CAPÍTULO II

ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA EN EL GÉNERO *PHYMATURUS* EN RELACIÓN A VARIABLES CLIMÁTICAS, GEOGRÁFICAS Y A LA FILOGENIA



CAPÍTULO 2: ANÁLISIS DE LOS CARACTERES DE HISTORIA DE VIDA EN EL GÉNERO *PHYMATURUS* EN RELACIÓN A VARIABLES CLIMÁTICAS, GEOGRÁFICAS Y A LA FILOGENIA

MATERIALES Y MÉTODOS

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Se llevó adelante una revisión de la bibliografía existente y junto a los datos obtenidos del presente estudio y a los obtenidos en el marco del desarrollo del proyecto de la Dra. Boretto (FONCyT – PICT 2010-1125: “Estudio comparado del crecimiento, longevidad y esfuerzo reproductivo de especies del género *Phymaturus* en condiciones de diferente rigurosidad climática”) sobre otras especies del género *Phymaturus*, se recabó información sobre las siguientes variables:

- ✓ Edad a la madurez sexual de machos (EM_{machos}) y hembras (EM_{hembras}).
- ✓ Edad máxima registrada (LONG).
- ✓ Frecuencia reproductiva (FREPRO).
- ✓ Masa corporal y LHC de crías recién nacidas y de hembras adultas.
- ✓ Fecundidad media anual (FMA)

ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA

Con los datos obtenidos de la bibliografía se estimaron los parámetros de historia de vida calculados para las especies propuestas en esta tesis: tiempo reproductivo relativo de machos y hembras (T_{machos} y T_{hembras}), tasa de reproducción neta (R_0), esfuerzo reproductivo (ER) y esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (LRE ; ver apartado *ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA* de la sección Materiales y Métodos del Capítulo 1).

Además de estos parámetros se analizaron los efectos de la filogenia y el ambiente en las variables de crecimiento: edad de madurez sexual de

machos (EM_{machos}) y hembras (EM_{hembras}), edad máxima registrada (LONG); y en la variables reproductivas: frecuencia reproductiva (FREPRO) y fecundidad media anual (FMA).

RECOPIACIÓN DE DATOS METEOROLÓGICOS Y GEOGRÁFICOS

Para la localidad de cada especie estudiada se obtuvieron los valores diarios de insolación (**SOL**, MJ/m²/día), precipitaciones (**PREC**, mm), velocidad del viento (**VIE**, m/s), temperatura media, mínima y máxima del aire (**Ta media**, Ta min y Ta max, respectivamente; °C) de la base de datos disponible en la página web de la NASA (<http://power.larc.nasa.gov/>) para el período comprendido entre enero de 1983 y diciembre de 2007. A partir de estos datos se obtuvieron las medias por temporada de actividad de las siguientes variables climáticas para cada localidad: temperatura media del aire (**Ta media**), amplitud térmica (restando los valores de Ta min de la Ta max de cada día; **AT**), precipitación total, velocidad del viento e insolación. También, se obtuvieron la altitud (**ALT**) y la latitud (**LAT**) de cada localidad de muestreo a partir de los datos de GPS registrados en cada localidad y de la bibliografía. La extensión de las temporadas de actividad para cada especie fue estimada a partir de datos propios y de colegas que han muestreado frecuentemente las poblaciones (Alejandro Scolaro, Alejandro Laspiur, Juan Carlos Acosta, Nora Ibargüengoytía, Jorgelina Boretto) y en general se extienden desde mediados de septiembre a mediados de abril, a excepción de la temporada de actividad de *P. antofagastensis* que se extiende de octubre a fines de marzo (J.C. Acosta, comunicación personal).

A continuación se presentan las características climáticas de cada localidad a partir de figuras obtenidas de los datos utilizados para los análisis.

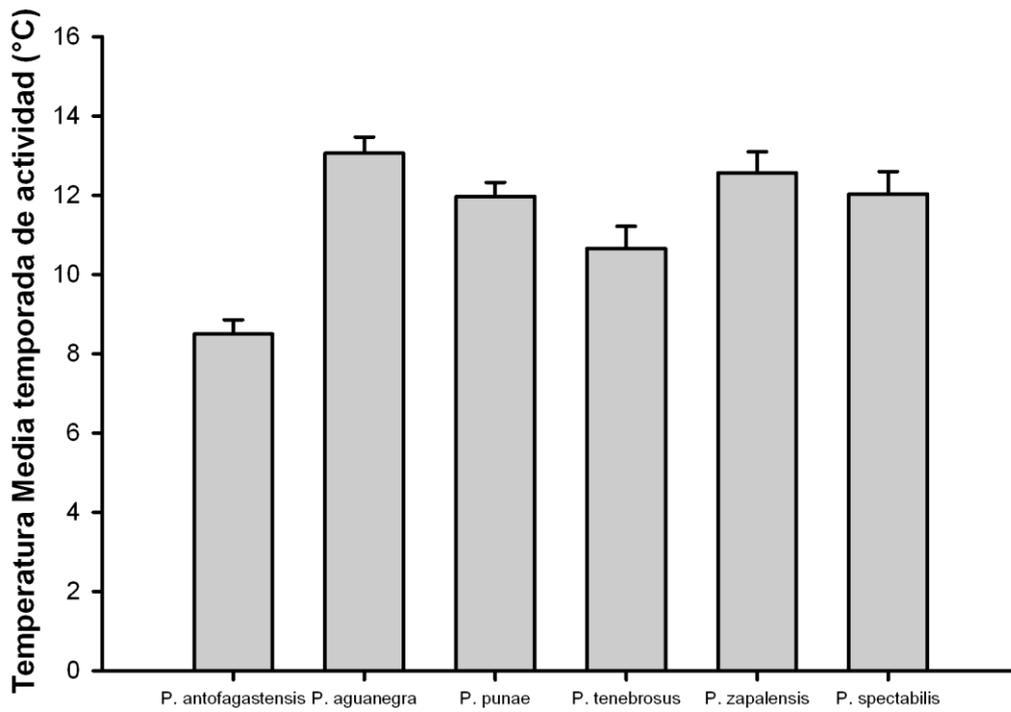


Figura 31: Temperatura media del aire durante la temporada de actividad en las localidades de las especies de *Phymaturus* utilizadas para los análisis.

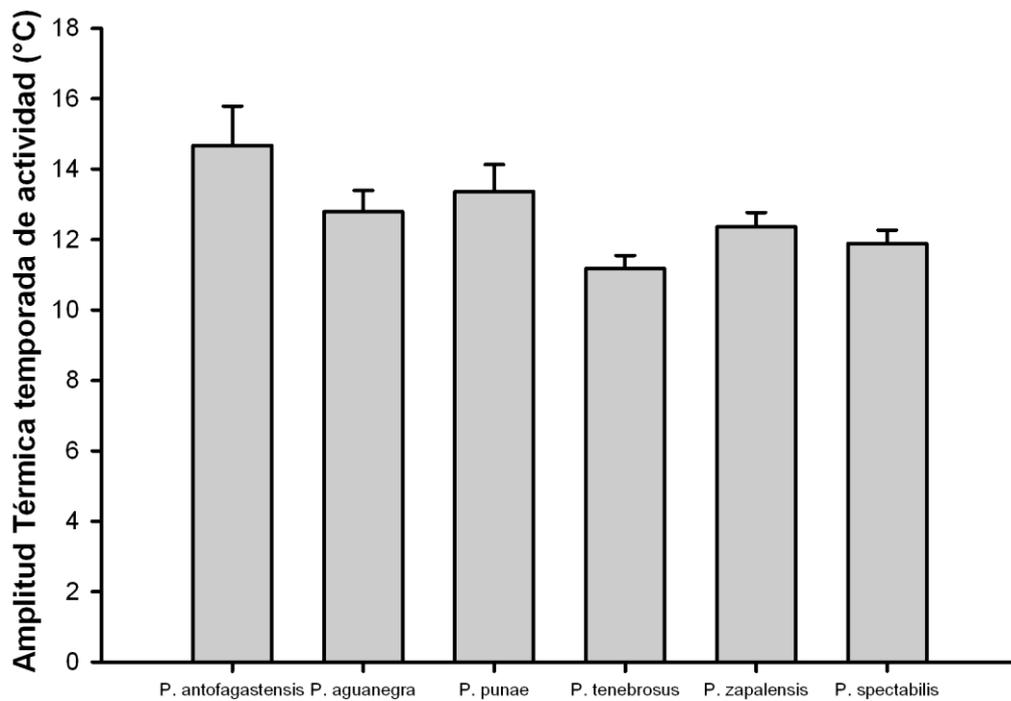


Figura 32: Amplitud térmica durante la temporada de actividad en las localidades de las especies de *Phymaturus* utilizadas para los análisis.

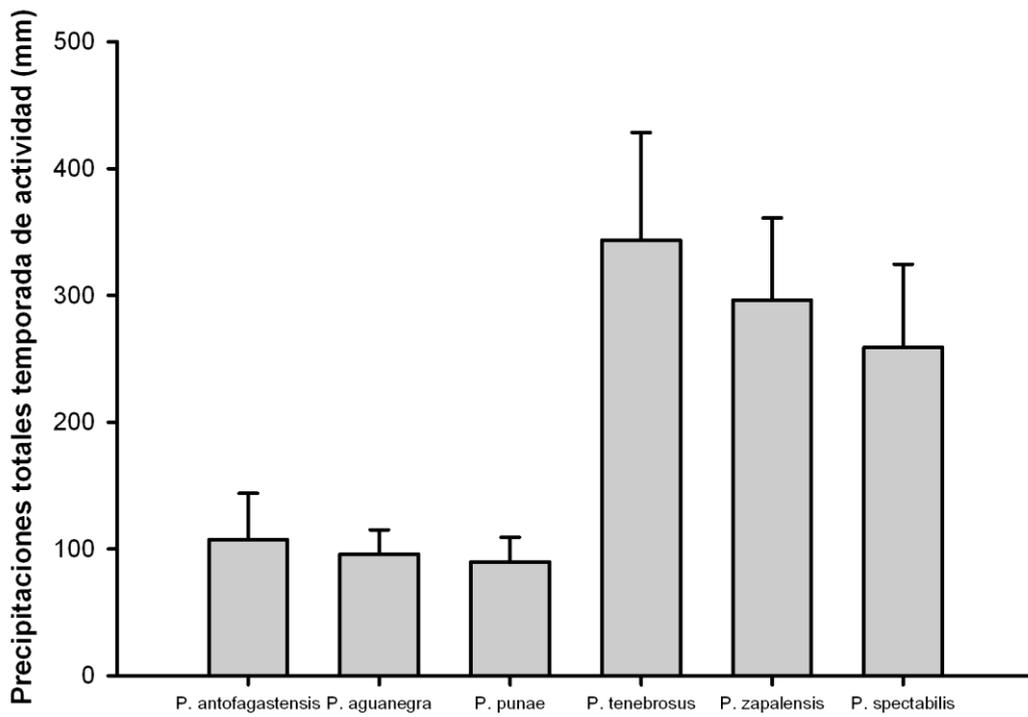


Figura 33: Precipitaciones durante la temporada de actividad en las localidades de las especies de *Phymaturus* utilizadas para los análisis.

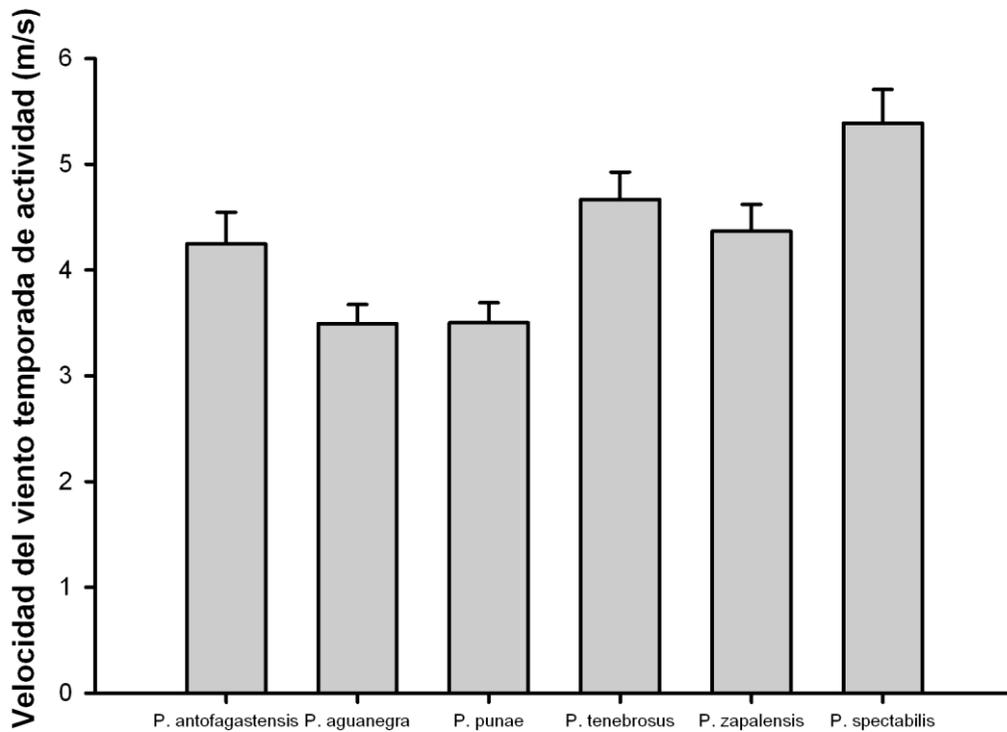


Figura 34: Velocidad del viento durante la temporada de actividad en las localidades de las especies de *Phymaturus* utilizadas para los análisis.

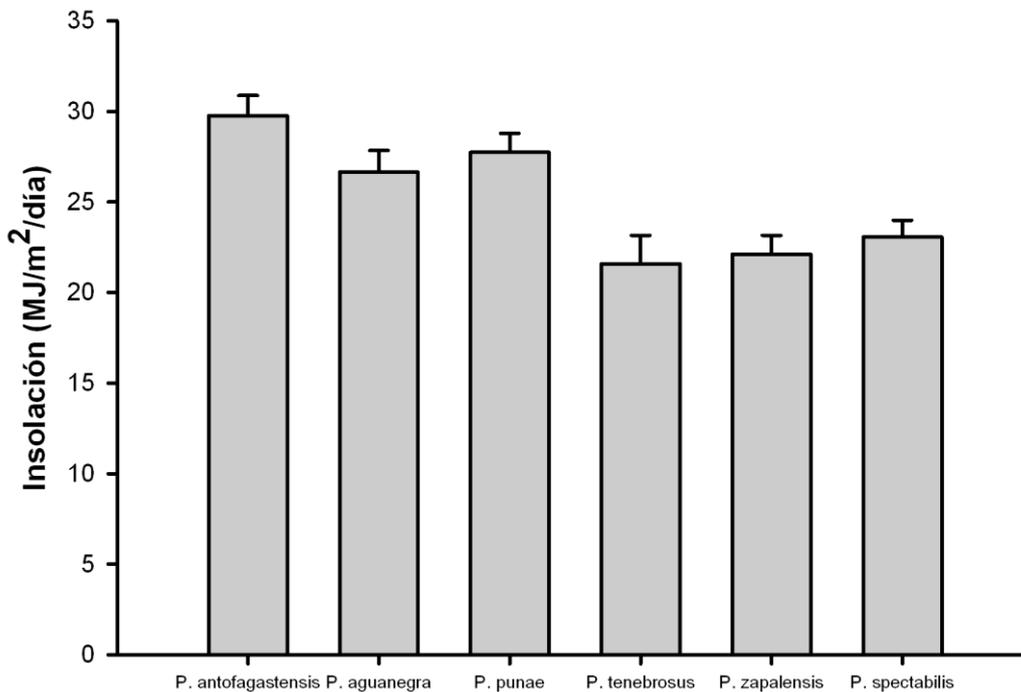


Figura 35: Valores diarios de insolación durante la temporada de actividad en las localidades de las especies de *Phymaturus* utilizadas para los análisis.

ANÁLISIS DE DATOS

Se utilizaron los programas SPSS 17.0[®], R Versión 3.1.1 (R Core Team, 2014) y Mezquite 3.02 para los análisis filogenéticos. Teniendo en cuenta que las variables climáticas no tienen una distribución normal, se les aplicó una transformación logarítmica para asegurar que las variables cumplieran con los supuestos de la estadística paramétrica (Zar, 2009). Se cumplieron los supuestos de normalidad (Test de Shapiro-Wilk: $W_{Ta\ media} = 0,842$, $P_{Ta\ media} = 0,135$; $W_{AT} = 0,991$, $P_{AT} = 0,992$; $W_{PREC} = 0,820$, $P_{PREC} = 0,088$; $W_{VIE} = 0,924$, $P_{VIE} = 0,537$; $W_{SOL} = 0,906$, $P_{SOL} = 0,410$). Se realizaron correlaciones entre las variables ambientales y se calcularon los valores del Factor de Inflación de la Varianza (VIF, por sus siglas en inglés) con el paquete “car” (Fox *et al.*, 2015) en R, para detectar multicolinealidad entre las variables predictoras (Montgomery y Peck, 1992).

HIPÓTESIS FILOGENÉTICA

Se derivó un árbol filogenético (Figura 36) de las especies de *Phymaturus* incluidas en este estudio, basado en las hipótesis moleculares propuestas por Morando *et al.* (2013) y a la filogenia propuesta en base a datos morfológicos publicada por Lobo *et al.* (2012).

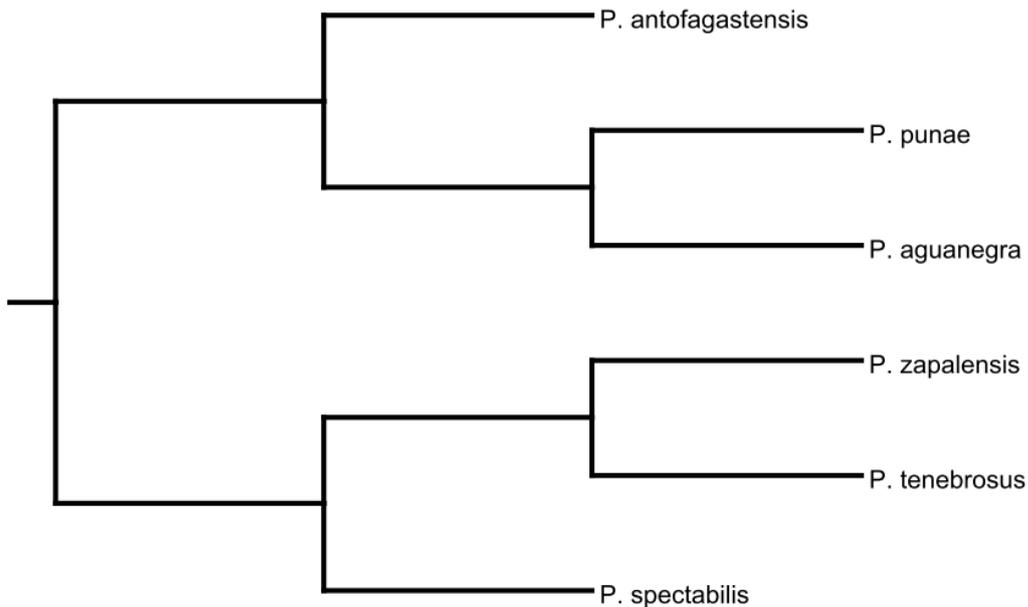


Figura 36: Filogenia basada en caracteres moleculares y morfológicos que describe las relaciones entre las especies de *Phymaturus* utilizadas en los análisis (Lobo *et al.*, 2012; Morando *et al.*, 2013). Los largos de ramas fueron establecidos en 1.

SEÑAL FILOGENÉTICA

Previo a realizar los análisis estadísticos se determinó si los caracteres ambientales, reproductivos, de crecimiento y de historia de vida exhibían señal filogenética, es decir, la consistencia entre los valores de un carácter y la filogenia (Blomberg *et al.*, 2003). Se estimaron los valores del λ de Pagel (Pagel, 1999; Freckleton *et al.*, 2002), que es un estadístico comúnmente usado para calcular señal filogenética. Se utilizó el paquete “phytools” (Revell, 2011) para generar valores de λ en R.

ANÁLISIS FILOGENÉTICOS COMPARATIVOS

Se empleó el método de cuadrados mínimos generalizados filogenético (PGLS) para determinar la dependencia de los caracteres de historia de vida

con la latitud, elevación y las variables climáticas (Martins y Hansen, 1997; Garland e Ives, 2000). Debido a que no se disponía de información sobre los largos de rama, todas las ramas fueron establecidas arbitrariamente a un largo de 1. El método de PGLS incorpora información filogenética en la estructura de error de los modelos lineales generalizados mediante la especificación de la varianza y covarianza esperadas entre especies relacionadas, usando un modelo explícito de evolución (Medina *et al.*, 2012). Así, PGLS controla la falta de independencia que es inherente en un análisis de especies que están relacionadas filogenéticamente. Se implementaron los análisis de PGLS usando el paquete “caper” (Orme *et al.*, 2012) en R.

REGRESIONES MÚLTIPLES

Por otro lado se aplicaron regresiones múltiples para cada variable, teniendo en cuenta que el tamaño de muestra ($N = 6$) con el que se cuenta es más bajo que el sugerido por Blomberg *et al.* (2003; $N > 20$) para detectar efectos significativos de la filogenia sobre los caracteres.

SELECCIÓN DE MODELOS

Para seleccionar el modelo de regresión que mejor explica el ajuste entre los modelos candidatos (Angilletta, 2006), utilizamos el criterio de información de Akaike corregido (AICc). El AICc modifica el AIC estándar con una corrección para tamaños de muestra pequeños (Hurvich y Tsai, 1989). También, se calcularon los valores del diferencial de AICc (Δ_i), que es la diferencia entre el AICc de un modelo determinado y el AICc más bajo, y los pesos de los Akaike (w_i) como una medida del poder predictivo de cada modelo, indicando la probabilidad de que un modelo dado sea el mejor entre una serie de modelos (Burnham y Anderson, 2002). Se consideraron como significativas las diferencias entre los modelos de $\Delta_i > 2$ (Burnham y Anderson, 2002).

RESULTADOS

CORRELACIÓN ENTRE VARIABLES AMBIENTALES

Algunas de las variables ambientales presentaron correlaciones significativas entre sí, especialmente la latitud con la altitud, las precipitaciones y la insolación; la altitud con la insolación y las precipitaciones; la amplitud térmica con la insolación; y las precipitaciones con la insolación (Tabla 17).

	Variables						
	LAT	ALT	Ta media	AT	PREC	VIE	SOL
LAT		-0,998	0,303	-0,899	0,942	0,775	-0,967
ALT	<0,001		-0,325	0,910	-0,946	-0,745	0,978
Ta media	0,559	0,528		-0,491	0,081	-0,191	-0,416
AT	0,015	0,012	0,323		-0,813	-0,492	0,932
PREC	0,005	0,004	0,879	0,049		0,727	-0,937
VIE	0,070	0,089	0,717	0,321	0,101		-0,600
SOL	0,002	0,001	0,412	0,007	0,006	0,208	

Tabla 17: Correlaciones entre las variables ambientales incluidas en el análisis: latitud (LAT), altitud (ALT), temperatura media (Ta media), amplitud térmica (AT), precipitaciones (PREC), velocidad del viento (VIE) e insolación (SOL). Los valores por encima de la diagonal indican los coeficientes de correlación entre las variables, mientras que los valores por debajo de la diagonal indican la significancia de cada correlación (*P*). En negrita los valores de *P* significativos.

Para evitar que la multicolinealidad observada entre la latitud, la altitud y la insolación con las demás variables enmascare las verdaderas relaciones entre los caracteres de historia de vida y las condiciones ambientales, se eliminó de los análisis a las variables altitud, latitud e insolación. Además, se tuvo en cuenta que la latitud y la altitud y la insolación no afectan directamente al organismo sino que inciden a través de otras variables predictoras incluidas en el modelo como la temperatura y la amplitud térmica (Horváthová *et al.*, 2013). Al eliminar estas variables la temperatura media, las precipitaciones, la amplitud térmica y la velocidad del viento presentaron valores del Factor de Inflación de la Varianza por debajo del umbral indicativo de multicolinealidad de 10 (Tabla 18; Montgomery y Peck, 1992), por lo que se considera que no existe multicolinealidad entre las variables.

<i>Variable</i>	VIF
<i>PREC</i>	6,981
<i>Ta media</i>	2,092
<i>AT</i>	5,167
<i>VIE</i>	3,655

Tabla 18: Valores del Factor de Inflación de la Varianza (VIF) correspondientes a las variables: precipitaciones (PREC), temperatura media (Ta media), amplitud térmica (AT) y velocidad del viento (VIE).

SEÑAL FILOGENÉTICA

La única variable ambiental que presentó señal filogenética significativa fue la precipitación. Ninguno de los caracteres reproductivos y de crecimiento, al igual que los parámetros de historia de vida considerados presentaron señal filogenética significativa (Tabla 19). Sin embargo, la capacidad de detectar señal filogenética significativa, al tratarse de un tamaño de muestra ($N = 6$) menor al tamaño de muestra deseable ($N > 20$), es baja (Blomberg *et al.*, 2003). No obstante, a fin de descartar un posible efecto de la filogenia en los resultados se procedió a realizar los análisis de PGLS.

Variables	λ	
	Estimado	P
Ambientales		
<i>Ta media</i>	~0	1
<i>AT</i>	0,99	0,26
<i>PREC</i>	0,99	0,02*
<i>VIE</i>	0,99	0,11
Reproductivas		
<i>FREPRO</i>	0,31	0,68
<i>FMA</i>	0,52	0,65
Crecimiento		
<i>EM_{machos}</i>	~0	1
<i>EM_{hembras}</i>	~0	1
<i>LONG</i>	0,916	0,430
Parámetros de Historia de vida		
<i>T_{machos}</i>	0,832	0,267
<i>T_{hembras}</i>	0,282	0,689
<i>ER</i>	0,102	0,895
<i>LRE</i>	0,99	0,066
<i>R₀</i>	~0	1

Tabla 19: Señal filogenética (λ) de las variables ambientales: precipitaciones (PREC), temperatura media (*Ta media*), amplitud térmica (*AT*) y velocidad del viento (*VIE*); reproductivas: frecuencia reproductiva (*FREPRO*) y la fecundidad media anual (*FMA*); de crecimiento: edad de madurez sexual de hembras (*EM_{hembras}*), la edad de madurez sexual de machos (*EM_{machos}*) y la edad máxima registrada (*LONG*); y de los parámetros de historia de vida: tiempo reproductivo relativo de machos (*T_{machos}*), tiempo reproductivo relativo de hembras (*T_{hembras}*), esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo (*ER*), esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (*LRE*) y tasa reproductiva neta (*R₀*).

MODELOS PGLS Y REGRESIONES MÚLTIPLES

VARIABLES REPRODUCTIVAS

La frecuencia reproductiva no pudo ser explicada por ninguna de las variables ambientales consideradas a partir de los análisis PGLS y de regresión múltiple (Tabla 20).

En el caso de la fecundidad media anual, la variable que mejor explica la variabilidad es la velocidad del viento tanto en PGLS como en regresión múltiple (Tabla 20). De igual manera, los modelos elegidos mostraron ambos

un efecto significativo y positivo de la velocidad del viento sobre la fecundidad media anual (Tabla 21).

Modelo	λ	Mult r^2	Ajust r^2	AICc	Δ_i	w_i
FREPRO						
<u>PGLS</u>						
VIE	0,000	0,411	0,264	-7,971	0	0,391
PREC	0,000	0,377	0,221	-7,631	0,341	0,330
<u>Regresión Múltiple</u>						
VIE	-	0,400	0,250	2,092	0	0,394
PREC	-	0,368	0,211	2,403	0,310	0,337
FMA						
<u>PGLS</u>						
VIE	0,000	0,696	0,619	-11,064	0	0,830
<u>Regresión Múltiple</u>						
VIE	-	0,686	0,607	-0,976	0	0,831

Tabla 20: Modelos de mejor ajuste obtenidos a través del análisis PGLS y regresión múltiple, evaluando el efecto de las variables ambientales (temperatura media actividad, T_a media; precipitaciones totales por temporada de actividad, PREC; velocidad media del viento, VIE; amplitud térmica media por temporada de actividad, AT) sobre la frecuencia reproductiva (FREPRO) y la fecundidad media anual (FMA) de 6 especies de *Phymaturus*. λ = señal filogenética de Pagel, Mult r^2 = coeficiente de correlación múltiple, Ajust r^2 = coeficiente de correlación ajustado, AICc = valor del criterio de información de Akaike corregido, Δ_i = diferencias de Akaike, w_i = pesos de Akaike.

Efecto	Estimado	Error Estándar	t	P
A. Variable respuesta:				
Log₁₀ FREPRO				
<u>PGLS</u>				
Log ₁₀ VIE	0,80	0,48	1,67	0,170
<u>Regresión Múltiple</u>				
Interacción	-0,73	0,30	-2,42	0,072
Log ₁₀ VIE	0,78	0,48	1,63	0,177
B. Variable respuesta:				
Log₁₀ FMA				
<u>PGLS</u>				
Log ₁₀ VIE	1,11	0,37	3,02	0,040*
<u>Regresión Múltiple</u>				
Log ₁₀ VIE	1,10	0,37	2,96	0,042*

Tabla 21: Resultados de los modelos de regresión de mejor ajuste obtenidos por PGLS y regresión múltiple para las variables frecuencia reproductiva (FREPRO) y fecundidad media anual (FMA).

VARIABLES DE CRECIMIENTO

La edad de madurez sexual de hembras no pudo ser explicada por ninguna de las variables ambientales consideradas (Tabla 22, Tabla 23). Tampoco se registraron efectos significativos de las variables ambientales sobre la edad de madurez sexual de los machos (Tabla 22 y Tabla 23).

En cambio, la temperatura media y la velocidad del viento afectaron negativamente la edad máxima registrada, según el análisis de PGLS (Tabla 22 y Tabla 23).

Modelo	λ	Mult r^2	Ajust r^2	AICc	Δ_i	w_i
<i>EM_{hembras}</i>						
<u>PGLS</u>						
<i>Ta media</i>	0,000	0,512	0,390	-14,072	0	0,686
<u>Regresión Múltiple</u>						
<i>Ta media</i>	-	0,501	0,376	-3,970	0	0,680
<i>EM_{machos}</i>						
<u>PGLS</u>						
<i>VIE</i>	0,000	0,184	-0,019	-9,166	0	0,369
<i>AT</i>	0,000	0,019	-0,226	-8,059	1,107	0,212
<i>PREC</i>	0,000	0,001	-0,248	-7,951	1,215	0,201
<i>Ta media</i>	0,000	0,000	-0,249	-7,945	1,221	0,200
<u>Regresión Múltiple</u>						
<i>VIE</i>	-	0,168	-0,039	0,881	0	0,361
<i>AT</i>	-	0,022	-0,222	1,855	0,974	0,222
<i>PREC</i>	-	0,002	-0,247	1,974	1,092	0,209
<i>Ta media</i>	-	0,000	-0,249	1,988	1,106	0,208
LONG						
<u>PGLS</u>						
<i>Ta media+VIE</i>	0,000	0,923	0,872	-11,052	0	0,371
<i>AT</i>	0,000	0,512	0,390	-9,970	1,082	0,216
<i>VIE</i>	0,000	0,491	0,363	-9,709	1,342	0,189
<i>PREC</i>	0,000	0,460	0,325	-9,359	1,693	0,159
<u>Regresión Múltiple</u>						
<i>AT</i>	-	0,502	0,378	-0,046	0	0,339
<i>VIE</i>	-	0,485	0,356	0,162	0,207	0,306
<i>PREC</i>	-	0,453	0,317	0,521	0,567	0,255

Tabla 22: Modelos de mejor ajuste obtenidos a través del análisis de PGLS y regresión múltiple, evaluando el efecto de las variables ambientales (temperatura media actividad, *Ta media*; precipitaciones totales por temporada de actividad, *PREC*; velocidad media del viento, *VIE*; amplitud térmica media por temporada de actividad, *AT*) sobre la edad de madurez sexual de hembras (*EM_{hembras}*), la edad de madurez sexual de machos (*EM_{machos}*) y la edad máxima registrada (*LONG*) de 6 especies de *Phymaturus*. λ = señal filogenética de Pagel, Mult r^2 = coeficiente de correlación múltiple, Ajust r^2 = coeficiente de correlación ajustado, AICc = valor del criterio de información de Akaike corregido, Δ_i = diferencias de Akaike, w_i = pesos de Akaike.

Efecto	Estimado	Error Estándar	<i>t</i>	<i>P</i>
A. Variable respuesta:				
Log₁₀ EM_{hembras}				
<u>PGLS</u>				
Log ₁₀ Ta media	0,62	0,30	2,05	0,109
<u>Regresión Múltiple</u>				
Log ₁₀ Ta media	0,62	0,31	2,00	0,116
B. Variable respuesta:				
Log₁₀ EM_{machos}				
<u>PGLS</u>				
Log ₁₀ VIE	-0,41	0,43	-0,95	0,395
<u>Regresión Múltiple</u>				
Log ₁₀ VIE	-0,39	0,43	-0,90	0,418
C. Variable respuesta:				
Log₁₀ LONG				
<u>PGLS</u>				
Ta media	-0,82	0,20	-4,11	0,026*
VIE	-0,95	0,19	-5,07	0,015*
<u>Regresión Múltiple</u>				
Log ₁₀ AT	1,43	0,71	2,01	0,115

Tabla 23: Resultados de los modelos de regresión de mejor ajuste obtenidos por PGLS y regresión múltiple para las variables edad de madurez sexual de hembras (EM_{hembras}), edad de madurez sexual de machos (EM_{machos}), y edad máxima registrada (LONG).

PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA

La amplitud térmica fue la variable que mejor explicó la variación del tiempo reproductivo relativo de machos tanto en los modelos obtenidos por PGLS como los de regresión múltiple (Tabla 24). Ambos tipos de análisis mostraron un efecto significativo y positivo de la amplitud térmica sobre el tiempo reproductivo relativo de machos (Tabla 25). En el caso del tiempo reproductivo relativo de hembras, ninguna variable considerada mostró efectos significativos sobre la misma (Tabla 24, Tabla 25).

El esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo, por otro lado, es explicado mejor por el modelo que incluye sólo a la amplitud térmica, en ambos tipos de análisis (Tabla 24). De igual manera, ambos tipos de análisis mostraron que el efecto de la amplitud térmica es significativo y negativo (Tabla 25). En el caso del esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida, según PGLS y regresión múltiple hay dos modelos candidatos que no se diferencian

significativamente, por un lado aquel que incluye sólo a la velocidad del viento y por el otro lado, el que incluye sólo las precipitaciones (Tabla 24). La velocidad del viento y las precipitaciones mostraron efectos significativos y negativos sobre el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida en ambos tipos de modelos (Tabla 25).

La tasa reproductiva neta no se relacionó significativamente con ninguna de las variables ambientales consideradas según ambos tipos de análisis (Tabla 24, Tabla 25).

Modelo	λ	Mult r^2	Ajust r^2	AICc	Δ_i	w_i
<i>T_{machos}</i>						
<u>PGLS</u>						
AT	0,000	0,907	0,884	-8,785	0	0,898
<u>Regresión Múltiple</u>						
AT	-	0,906	0,883	1,255	0	0,963
<i>T_{hembras}</i>						
<u>PGLS</u>						
PREC	0,000	0,397	0,247	-0,034	0	0,389
Ta media	0,000	0,286	0,107	0,981	1,015	0,234
VIE	0,000	0,248	0,060	1,293	1,327	0,200
AT	0,000	0,189	-0,013	1,743	1,777	0,160
<u>Regresión Múltiple</u>						
PREC	-	0,388	0,235	10,049	0	0,394
Ta media	-	0,275	0,093	11,068	1,018	0,237
VIE	-	0,242	0,052	11,331	1,282	0,208
AT	-	0,174	-0,032	11,844	1,795	0,161
ER						
<u>PGLS</u>						
AT	0,000	0,861	0,826	-10,064	0	0,960
<u>Regresión Múltiple</u>						
AT	-	0,856	0,820	0,069	0	0,975
LRE						
<u>PGLS</u>						
VIE	0,000	0,844	0,805	-15,779	0	0,690
PREC	0,000	0,785	0,731	-13,856	1,923	0,264
<u>Regresión Múltiple</u>						
VIE		0,843	0,804	-5,695	0	0,704
PREC		0,788	0,736	-3,891	1,804	0,286
R₀						
<u>PGLS</u>						
Ta media	0,000	0,592	0,491	-12,140	0	0,811
<u>Regresión Múltiple</u>						
Ta media	-	0,589	0,486	-2,033	0	0,818

Tabla 24: Análisis de modelos de PGLS y regresión múltiple evaluando el efecto de las variables ambientales (temperatura media actividad, Ta media; precipitaciones totales por temporada de actividad, PREC; velocidad media del viento, VIE; amplitud térmica media por temporada de actividad, AT) sobre tiempo reproductivo relativo de machos (T_{machos}), tiempo reproductivo relativo de hembras ($T_{hembras}$), esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo (ER), esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (LRE) y tasa reproductiva neta (R_0) de 6 especies de *Phymaturus*. λ = señal filogenética de Pagel, Mult r^2 = coeficiente de correlación múltiple, Ajust r^2 = coeficiente de correlación ajustado, AICc = valor del criterio de información de Akaike corregido, Δ_i = diferencias de Akaike, w_i = pesos de Akaike.

Efecto	Estimado	Error Estándar	t	P
A. Variable respuesta: $\text{Log}_{10} T_{\text{machos}}$				
<u>PGLS</u>				
$\text{Log}_{10} AT$	4,90	0,78	6,24	0,003*
<u>Regresión Múltiple</u>				
$\text{Log}_{10} AT$	4,95	0,79	6,21	0,003*
B. Variable respuesta: $\text{Log}_{10} T_{\text{hembras}}$				
<u>PGLS</u>				
$\text{Log}_{10} PREC$	-0,41	0,25	-1,62	0,179
<u>Regresión Múltiple</u>				
$\text{Log}_{10} PREC$	-0,40	0,25	-1,59	0,187
C. Variable respuesta: $\text{Log}_{10} ER$				
<u>PGLS</u>				
$\text{Log}_{10} AT$	-3,51	0,71	-4,97	0,007*
<u>Regresión Múltiple</u>				
$\text{Log}_{10} AT$	-3,52	0,72	-4,88	0,008*
D. Variable respuesta: $\text{Log}_{10} LRE$				
<u>PGLS</u>				
$\text{Log}_{10} VIE$	-1,16	0,25	-4,65	0,009*
<u>Regresión Múltiple</u>				
$\text{Log}_{10} VIE$	-1,17	0,25	-4,64	0,010*
E. Variable respuesta: $\text{Log}_{10} R_0$				
<u>PGLS</u>				
$\text{Log}_{10} Ta \text{ media}$	-0,86	0,36	-2,41	0,073
<u>Regresión Múltiple</u>				
$\text{Log}_{10} Ta \text{ media}$	-0,87	0,36	-2,39	0,075

Tabla 25: Resultados de los modelos de mejor ajuste obtenidos por PGLS y regresión múltiple para las variables tiempo reproductivo relativo de machos (T_{machos}), tiempo reproductivo relativo de hembras (T_{hembras}), esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo (ER), esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (LRE) y tasa reproductiva neta (R_0).

A modo de resumen de los resultados obtenidos se presenta la Tabla 26 en la que se aprecia que:

- ✓ La velocidad del viento influye positivamente en la fecundidad media anual.
- ✓ La temperatura media y la velocidad del viento afectan negativamente la edad máxima registrada según el modelo de PGLS.

- ✓ La amplitud térmica afecta positivamente el tiempo reproductivo relativo de machos.
- ✓ El esfuerzo reproductivo se ve afectado negativamente por la amplitud térmica.
- ✓ El esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida es afectado negativamente por las precipitaciones y la velocidad del viento.

	Temperatura Media		Amplitud Térmica		Precipitaciones		Velocidad del viento	
	PGLS	RM	PGLS	RM	PGLS	RM	PGLS	RM
Fecundidad media anual	NS	NS	NS	NS	NS	NS	+	+
Edad máxima registrada	-	NS	NS	NS	NS	NS	-	NS
Tiempo reproductivo relativo machos	NS	NS	+	+	NS	NS	NS	NS
Esfuerzo reproductivo	NS	NS	-	-	NS	NS	NS	NS
Esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida	NS	NS	NS	NS	-	-	-	-

Tabla 26: Cuadro resumen de los resultados obtenidos de los análisis comparativos del efecto de las variables ambientales sobre los caracteres reproductivos, de crecimiento y parámetros de historia de vida. + = efecto positivo, - = efecto negativo, NS = no significativo.

CAPÍTULO III

ESTUDIO DEL CUIDADO PARENTAL EN *PHYMATURUS SPECTABILIS*



CAPÍTULO 3: ESTUDIO DEL CUIDADO PARENTAL EN *PHYMATURUS SPECTABILIS*

MATERIALES Y MÉTODOS

CAPTURAS Y CONDICIONES DE CAUTIVERIO

Se capturaron 17 hembras preñadas de *Phymaturus spectabilis* a fines de enero de 2013 en la misma localidad de la cual se extrajeron los ejemplares para esqueletocronología (ver el apartado *AMBIENTE DE PHYMATURUS SPECTABILIS* en la sección Ejemplares Utilizados y Áreas de Estudio de los Materiales y Métodos del Capítulo 1). Se eligió esta especie por ser una especie que vive en un ambiente con una presión de depredación alta (Scolaro *et al.*, 2008; Cabezas-Cartes, 2013), lo que está relacionado con la existencia de cuidado parental en lagartos (Huang y Pike, 2013), y por cuestiones logísticas. El sitio de captura de cada hembra preñada fue georeferenciado (GPS Garmin Map 60C Sx) para liberarlas luego de los experimentos, en el mismo lugar. Las hembras fueron trasladadas dentro de las 24 hs posteriores a la captura a un laboratorio acondicionado del Centro Regional Universitario Bariloche, donde fueron medidas (LHC) con un calibre digital (Lee Tools[®], $\pm 0,02$ mm) y pesadas con una balanza de 50 g (Pesola[®], $\pm 0,5$ g), y colocadas en terrarios individuales de 37 cm de largo x 22 cm de ancho y una altura de 25 cm (Figura 37). Dentro del terrario se colocó un sustrato arenoso, además de una roca extraída del hábitat de la especie para que pueda ser utilizada como refugio (Figura 38). Se les suministró calor a través de una lámpara infrarroja ubicada en uno de los extremos del terrario para ofrecer un gradiente de temperaturas para la termorregulación. Además, se les brindó un ciclo de 12 horas de luz y 12 horas de oscuridad, complementado con 6 horas de radiación UV por día. Fueron provistas con agua ad libitum y se las alimentó día por medio con vegetales y frutas como zanahoria, lechuga, tomate, zapallito y manzana, y larvas de tenebrios (*Tenebrio molitor*). Durante el cautiverio los animales se alimentaron normalmente y eso se reflejó en que el peso fue similar entre la fecha de parto y la fecha de devolución de los ejemplares, tanto

de las madres como de las crías (tests- t apareados, madres: $t_{16} = 1,810$, $P = 0,089$; crías: $t_{32} = 1,587$, $P = 0,122$). Los animales estuvieron 45 días en cautiverio hasta su devolución.



Figura 37: Vista de los terrarios utilizados durante el cautiverio de las hembras preñadas de *P. spectabilis*.



Figura 38: Hembra preñada de *P. spectabilis* en su terrario.

Una vez registrados los nacimientos, se registró el peso posparto de la hembra con una balanza de precisión de 50 g (Pesola[®], $\pm 0,5$ g) y el peso y talla de las crías con una balanza de 10 g (Pesola[®], $\pm 0,5$ g) y con un calibre digital (Lee Tools[®], $\pm 0,02$ mm). El tamaño de camada varió entre 1 y 3 crías, pariendo 2 crías un total de 14 hembras de las 17 estudiadas. En la Tabla 27 se detallan los datos de los partos registrados en el laboratorio. La media (\pm ES) de la Masa Relativa de Camada (RCM) fue de $0,46 \pm 0,02$.

Ejemplar	Fecha de Parto	Peso pre-parto	Peso post-parto	LHC Cría 1	Peso Cría 1	LHC Cría 2	Peso Cría 2	LHC Cría 3	Peso Cría 3	RCM
C413	07/02/2013	28,75	17	45,89	4,9	46,92	4,5	-	-	0,55
C408	15/02/2013	35	20	49,65	4,9	46,9	5,1	-	-	0,5
C402	17/02/2013	35	20,6	49,02	5	45,76	5,2	-	-	0,49
C415	17/02/2013	36,5	21,2	50,64	5	48,4	5,1	-	-	0,48
C414	17/02/2013	34	20,4	46,88	4,5	47,48	4,8	-	-	0,45
C417	19/02/2013	29	21,9	47,46	4,5	-	-	-	-	0,2
C431	20/02/2013	35,5	20,8	48,21	5	45,46	4,9	-	-	0,48
C407	23/02/2013	38,5	19,3	45,84	4,5	47,24	4,6	51,5*	4,4*	0,70
C426	25/02/2013	33	19,6	47,21	5	47,49	4,8	-	-	0,5
C412	25/02/2013	31,5	20,6	42,54	3,5	42,12	3,4	-	-	0,33
C416	26/02/2013	34,5	21,1	45,76	4,4	48,61	4,4	-	-	0,42
C405	27/02/2013	34	20,5	45,67	3,8	46,03	4,2	-	-	0,39
C430	01/03/2013	31	18,1	45,75	5	46,92	4,3	-	-	0,51
C404	01/03/2013	34	19,6	47,42	4,9	45,58	4,5	-	-	0,48
C409	04/03/2013	38	22,5	47,66	4	47,38	4,4	46,25	4,2	0,56
C421	04/03/2013	27,5	15,8	45,19	3,8	42,72	3,4	-	-	0,45
C410	08/03/2013	36,5	23,8	47,17	5,6	-*	3*			0,36

Tabla 27: Fecha de parto, peso pre y post-parto, largo hocico-cloaca (LHC) y Masa Relativa de Camada (RCM) de los individuos utilizados para los experimentos de comportamiento maternal. (*) Crías que nacieron muertas.

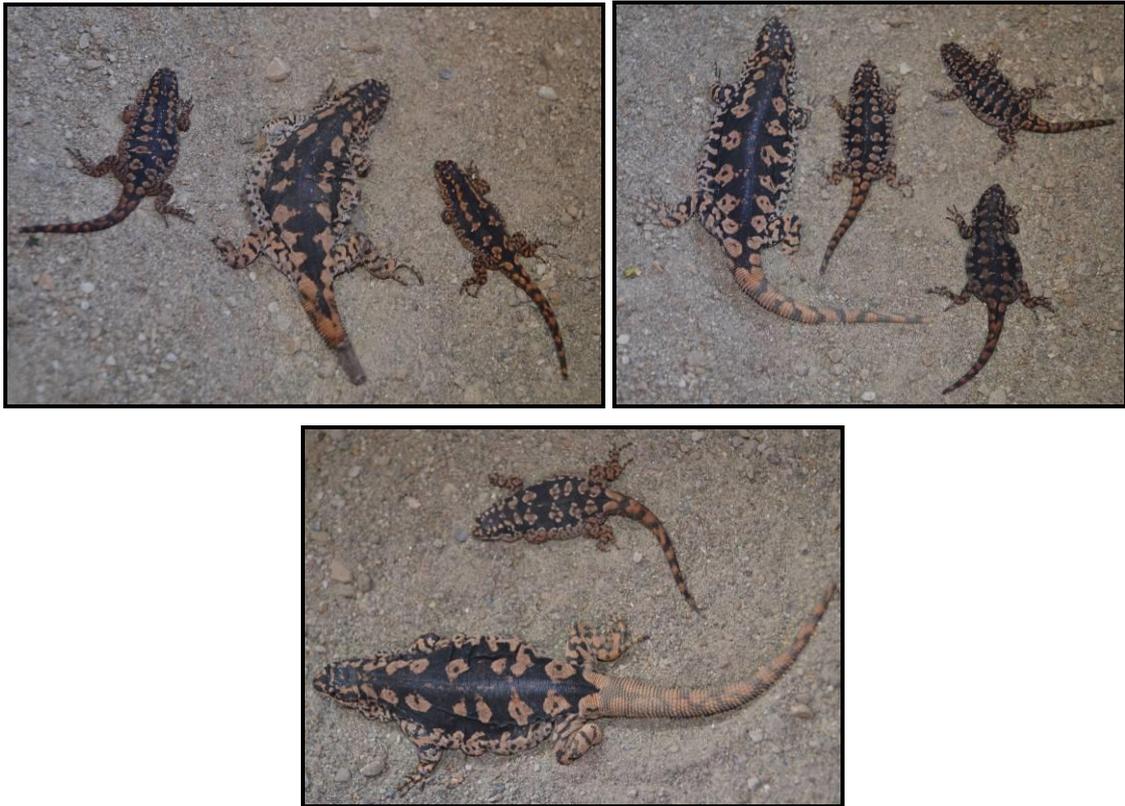


Figura 39: Hembras de *Phymaturus spectabilis* con sus crías.

EXPERIMENTOS DE COMPORTAMIENTO MATERNAL ANTE ESTÍMULOS PREDATORIOS

Los experimentos de depredación se llevaron a cabo a partir de las 48 horas del nacimiento. Estos consistieron en colocar a la familia en un nuevo terrario de 55 cm de largo x 35 cm de ancho y 24 cm de alto, con un sustrato arenoso. Sobre el terrario se colocó una cámara filmadora Sony Handycam DCR-SR45 (Sony Corporation, China) y una lámpara incandescente para lograr una buena iluminación del terrario. Inicialmente, se introdujo a la madre y sus crías en el terrario y se las dejó 15 minutos sin ningún tipo de estímulo. Este tiempo de 15 minutos fue elegido en base a otros estudios de comportamiento en lagartos (O'Connor y Shine, 2004; Labra, 2006; Aguilar *et al.*, 2009). De estos 15 minutos, se tomaron los últimos 10 minutos como tratamiento control. Luego, se presentaron en orden aleatorio tres estímulos: ejemplar macho vivo del matuasto *Pristidactylus nigroigulus* (depredador natural de la especie (Scolaro, comunicación personal) colectado en la misma localidad que las hembras), un milano blanco embalsamado (*Elanus leucurus*, ave rapaz con un

área de distribución que incluye la localidad de muestreo, Narosky e Yzurieta, 2010) y un macho de *Phymaturus spectabilis*. Tanto el *Pristidactylus* como el macho de *P. spectabilis* fueron introducidos en una esquina del terrario enlazados de la cintura para evitar que puedan perseguir y atacar a las crías (Figura 40). El ave rapaz fue pasada por encima del terrario cada 1 minuto, simulando el vuelo. Los experimentos duraron 10 minutos cada uno, y entre cada experimento se otorgó un período de descanso de 15 minutos sin estímulos. El tiempo de inicio del experimento fue considerado a partir del primer movimiento de alguno de los individuos. Este tipo de experimento ya fue puesto a prueba por nuestro grupo de trabajo para analizar el cuidado parental de otras especies de *Phymaturus* y *Liolaemus elongatus* (Halloy *et al.*, 2005; 2006; 2007).

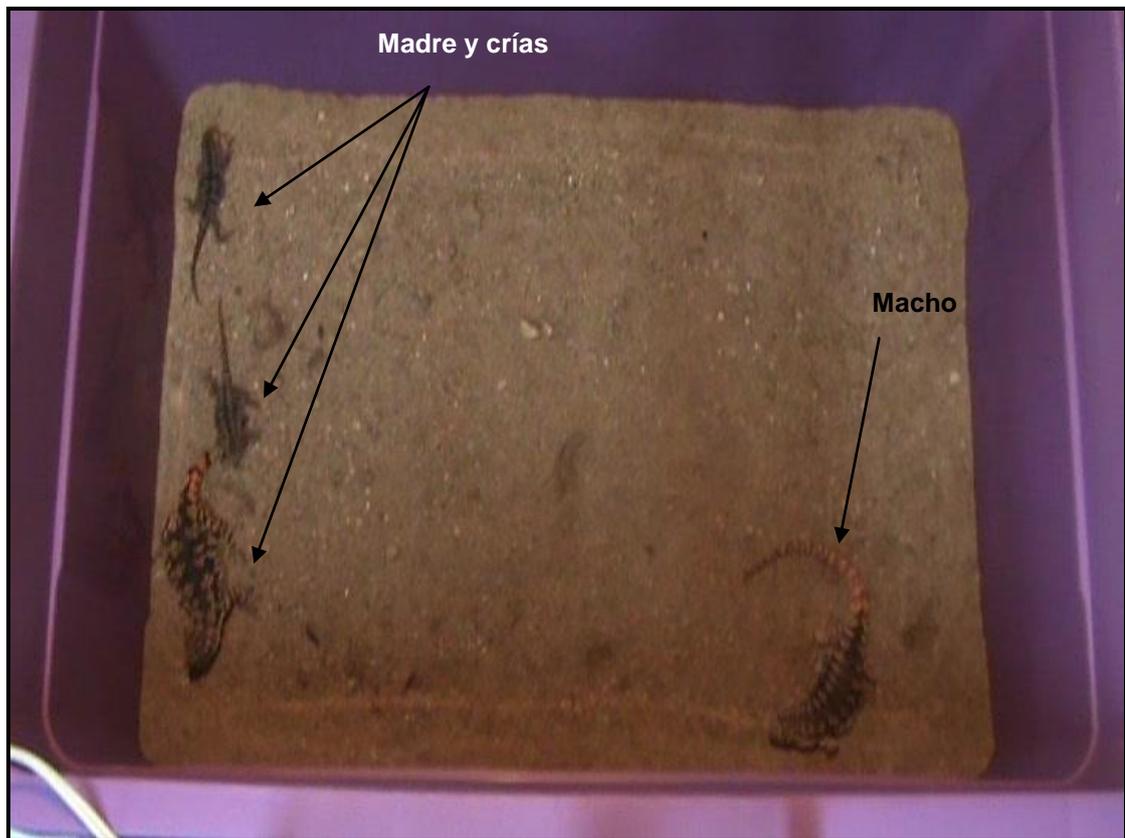


Figura 40: Vista del experimento correspondiente al macho de *P. spectabilis*.



Figura 41: Vista del experimento correspondiente al depredador aéreo (*Elanus leucurus*).



Figura 42: Vista del experimento correspondiente al depredador terrestre (*Pristidactylus nigroigulus*).

OBSERVACIONES DEL COMPORTAMIENTO MATERNO EN EL AMBIENTE NATURAL

Luego de concluidos los experimentos de laboratorio, las familias fueron trasladadas a la localidad de muestreo para su liberación en los mismos sitios donde habían sido capturadas las hembras. Previo a esto, se marcó a cada individuo con corte de falanges para al recapturarlas poder establecer si existe filopatría en la especie en estudios futuros. Además, se les pintó una marca en el dorso con esmalte para poder reconocerlas en los videos filmados al momento de liberarlas.

Al momento de la liberación se procedió a instalar un trípode con una cámara Sony Handycam DCR-SR45 ubicada aproximadamente a 3 m del sitio en el que serían liberados los individuos (en general las liberaciones se realizaron sobre una roca). Se colocó a toda la familia junta sobre la roca cuidando de taparlas con ambas manos por un minuto para que al retirar las manos no se asustaran y huyeran (Ibargüengoytía, comunicación personal). Probablemente el contacto de las manos y la oscuridad simule un refugio para

los lagartos y evita que huyan y se dispersen inmediatamente después de liberadas. Luego de sacar lentamente las manos, el observador se ubicó detrás de la cámara para poder observar y seguir los movimientos de los individuos. Las observaciones tuvieron una duración aproximada de 30 minutos posteriores a la liberación.

ANÁLISIS DE LOS VIDEOS Y VARIABLES REGISTRADAS

Se analizaron los videos siguiendo a cada individuo de la familia por vez, por ejemplo, si se trataba de una madre con dos crías se observó 3 veces cada video enfocando a un individuo distinto por vez. Esta metodología se siguió para una mayor precisión, pero sólo se consideró a la madre como animal focal para los análisis, respondiendo al objetivo de existencia de cuidado parental. Para el análisis de los videos se dividió el tiempo del experimento en intervalos de 15 segundos, en los que se registraron las siguientes variables comportamentales:

- **C1C:** Cercanía de la madre con al menos una cría. Se consideró que la madre estaba cerca de la cría si se encontraba dentro de una distancia equivalente a un LHC adulto, en este caso, aproximadamente 9 cm (Halloy y Halloy, 1997) por más de la mitad del tiempo del intervalo.
- **C2C:** Cercanía de la madre con ambas crías. Ídem que el anterior pero considerando la cercanía con las dos crías.
- **MHC:** Madre hacia cría. Cada vez que la madre y la cría volvían a estar en cercanía (9 cm o menos) debido a un acercamiento de la madre hacia la cría.
- **HB:** Cabeceos (“headbobs”): consisten en movimientos verticales de la cabeza y son específicos de cada especie (Martins *et al.*, 2004). Estos despliegues proveen información sobre la identidad de la especie, así como también del sexo, del estado reproductivo y hasta sobre la identidad del individuo. Los cabeceos pueden variar en intensidad, y combinados con diversas posturas, pueden transmitir diferentes mensajes o variaciones de los mismos (Halloy *et al.*, 2013). Se registró el número de cabeceos en cada intervalo.
- **TFT:** Lamidos (“tongue-flick”) hacia el terrario.

- **TFC:** Lamidos hacia las crías.
- **TFP:** Lamidos hacia el estímulo depredador. Igual a los anteriores pero considerando sólo los lamidos efectuados ya sea al matuasto o al macho de *P. spectabilis*.
- **COL:** Coletazos. Consisten en una elaborada oscilación de la cola de lado a lado y hacia arriba sobre el torso y la cabeza (Martins *et al.*, 2004).
- **MC:** Comportamiento de madre cubriendo a la cría. Comportamiento de cuidado parental registrado en *Liolaemus elongatus* (Halloy *et al.*, 2007).
- **CM:** Comportamiento de cría subida al dorso de la madre. Comportamiento registrado en *Phymaturus calcogaster*, posiblemente debido a que de esa manera la cría se hace menos visible ante un depredador, el cual ve algo más grande de lo que está dispuesto a manipular (Halloy *et al.*, 2013).
- **IE:** Intentos de escape. Definidos como la acción de mover las extremidades sobre las paredes del terrario con el cuerpo de forma vertical paralelo a la pared, como queriendo trepar la pared y huir del terrario.
- **MOV:** Movimiento. Se registró si el individuo pasaba la mayor parte del tiempo del intervalo moviéndose o, si por el contrario, pasaba más tiempo quieto que en movimiento.
- **HU:** Huida. Carrera muy veloz en dirección opuesta a un estímulo determinado.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS

Para los análisis estadísticos de los experimentos en el laboratorio se calcularon las frecuencias de ocurrencia de cada variable de comportamiento registrada. Luego, cada variable respuesta fue analizada por separado a través de un análisis de varianza de muestras repetidas (RMANOVA) de una vía con cuatro tratamientos: control (1), macho de *P. spectabilis* (2), depredador aéreo, ave rapaz (3) y depredador terrestre, matuasto (4). Luego, se aplicaron test *a posteriori* de comparaciones múltiples con el método de Diferencia menos significativa (LSD) con el objetivo de comparar de a pares los distintos

tratamientos. En el caso de las variables en las que no se cumplieron los supuestos de normalidad y/o homogeneidad de varianzas se utilizó la Prueba de Friedman para muestras repetidas y los test *a posteriori* de Tuckey con el objetivo de comparar de a pares los distintos tratamientos. Para analizar si existieron diferencias en la frecuencia de lamidos entre los tratamientos 2 y 4 se aplicó un test *t* de muestras apareadas. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron chequeados con el test de Kolomogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Se utilizaron los programa SPSS 17.0[®] y Sigma Plot 10.0[®] para estos análisis.

RESULTADOS

EXPERIMENTOS DE LABORATORIO

La Tabla 28 resume los resultados obtenidos en los distintos RMANOVAs y Pruebas de Friedman y para cada variable respuesta y la comparación *a posteriori* entre los tratamientos. También se muestra el resultado del test *t* apareado para la variable TFP, Lamidos al depredador.

Variable Respuesta	F o χ^2	P	Significancia (P) de la comparación entre tratamientos					
			Control vs macho	Control vs ave	Control vs matuasto	Macho vs ave	Macho vs matuasto	Ave vs matuasto
C1C								
Cercanía a una cría	3,904	0,016	0,169	0,020	0,125	0,053	0,430	0,160
C2C								
Cercanía a ambas crías	2,419	0,091	-	-	-	-	-	-
HB								
Cabeceos	25,087	<0,001	0,189	-	0,012	0,189	0,017	0,012
TFT								
Lamidos al terrario	8,984	<0,001	0,132	0,001	0,108	0,002	0,926	0,004
TFC								
Lamidos a las crías	19,040	<0,001	0,816	0,003	0,192	0,019	0,091	0,022
TFP								
Lamidos al depredador	1,905	0,188	-	-	-	-	-	-
COL								
Coletazos	7,333	0,062	-	-	-	-	-	-
MC								
Madre sobre cría	5,754	0,124	-	-	-	-	-	-
CM								
Cría sobre madre	1,330	0,722	-	-	-	-	-	-
MOV								
Movimiento	22,915	<0,001	0,130	<0,001	0,060	<0,001	0,139	<0,001
IE								
Intentos de escape	14,981	<0,001	0,188	<0,001	0,090	<0,001	0,358	<0,001
MHC								
Madre hacia cría	3,432	0,041	0,233	0,169	0,373	0,011	0,688	0,002
HU								
Huidas	23,000	<0,001	0,202	0,179	0,001	0,548	0,047	0,001

Tabla 28: Resultados de los RMANOVAs y Pruebas de Friedman de cada variable respuesta y las comparaciones *a posteriori* entre cada par de tratamientos: Control (1), Macho de *P. spectabilis* (2), depredador aéreo (3) y depredador terrestre (4). También se muestran los resultados del test *t* apareado para la variable TFP. Se indican el valor del estadístico *F* y la significancia (*P*). Los valores en negrita y recuadrados son significativos.

Se registraron diferencias entre los tratamientos en el tiempo que pasa la madre cerca de al menos una cría (C1C), los cabeceos (HB), los lamidos hacia el terrario (TFT) y hacia las crías (TFC), el movimiento (MOV), los intentos de escape (IE), los movimientos de la madre hacia las crías (MHC) y las huidas (HU). A continuación se presentan los diagramas de caja de cada una de estas variables.

Se puede observar que durante la presencia del estímulo de depredación aéreo (ave rapaz) las madres pasaron más tiempo cerca de al menos una de las crías que el que pasaron durante el tratamiento control (Figura 43).

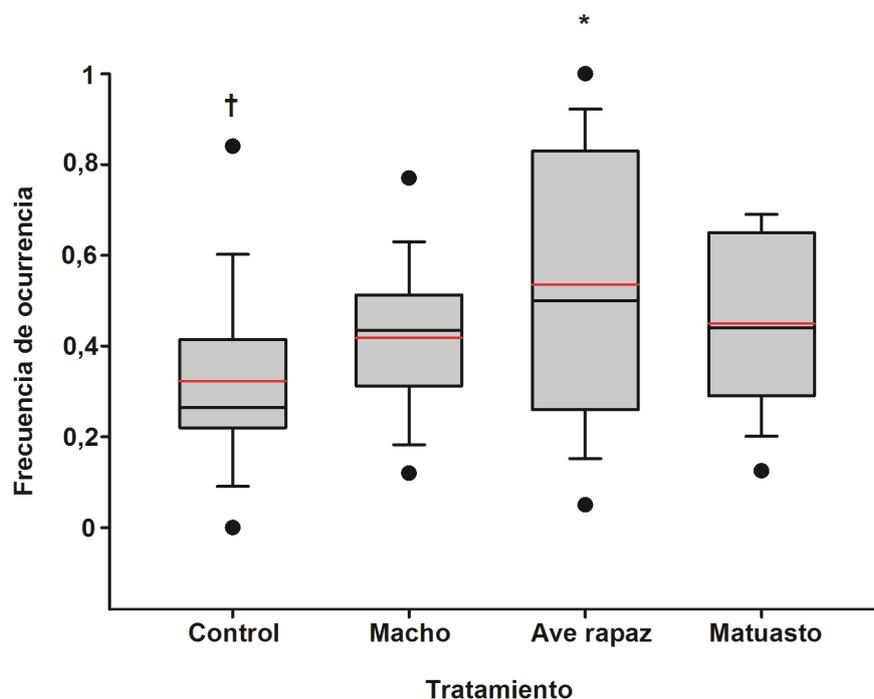


Figura 43: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Madre cerca de al menos 1 cría. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) y la cruz (†) indican los tratamientos que difirieron entre sí.

Con respecto a la frecuencia de ocurrencia de cabeceos, en el tratamiento correspondiente al depredador terrestre matuasto fue significativamente mayor que en el resto de los tratamientos (Figura 44).

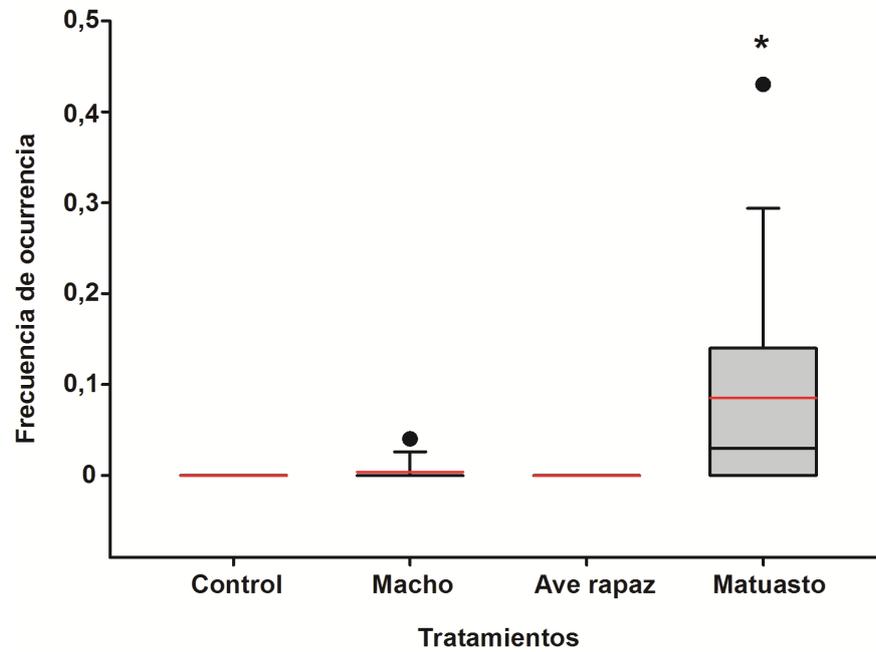


Figura 44: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Cabeceos. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

Ante la presencia del depredador aéreo (ave rapaz) las frecuencias de ocurrencia de lamidos hacia el terrario y hacia las crías fueron significativamente menores que en el resto de los tratamientos (Figura 45 y Figura 46).

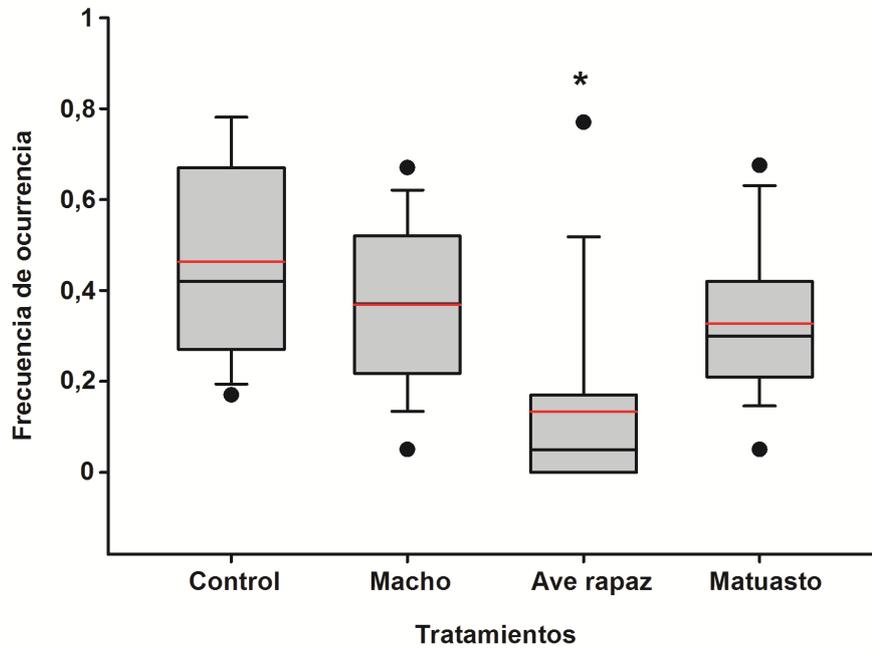


Figura 45: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Lamidos al terrario. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

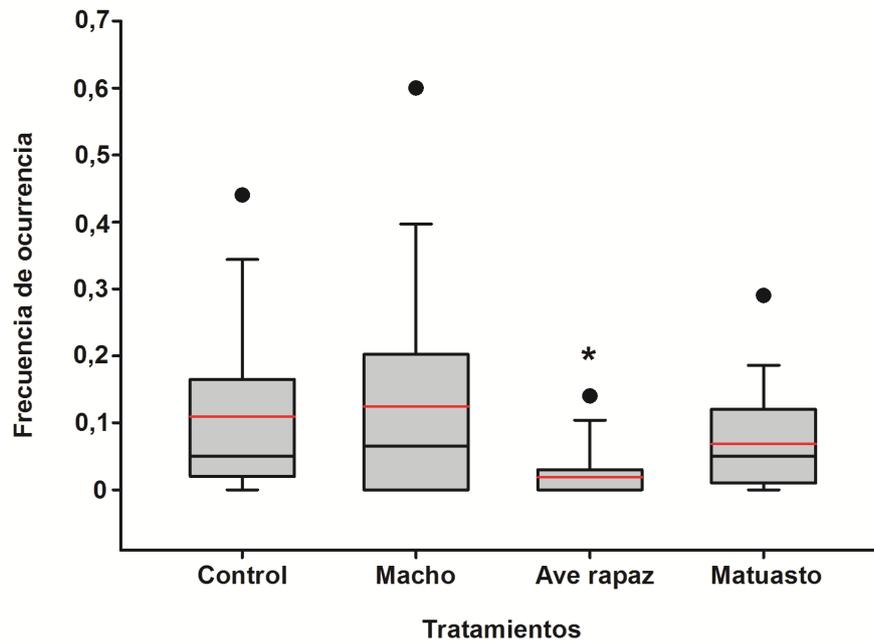


Figura 46: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Lamidos a las crías. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

Las madres se movieron significativamente menos en el tratamiento del ave rapaz que en el resto de los tratamientos (Figura 47). En concordancia, también se registraron menos intentos de escape (Figura 48).

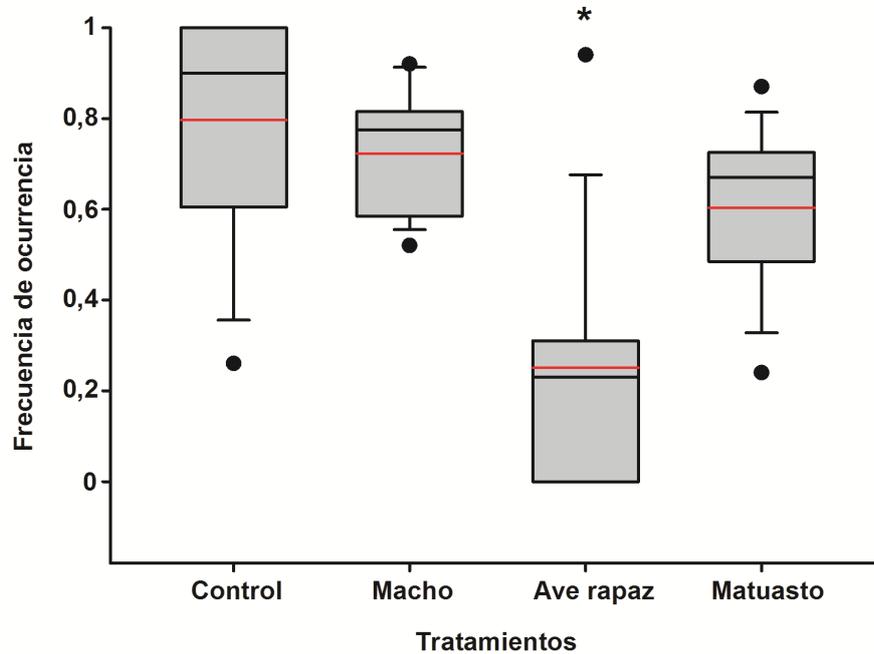


Figura 47: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Movimiento. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

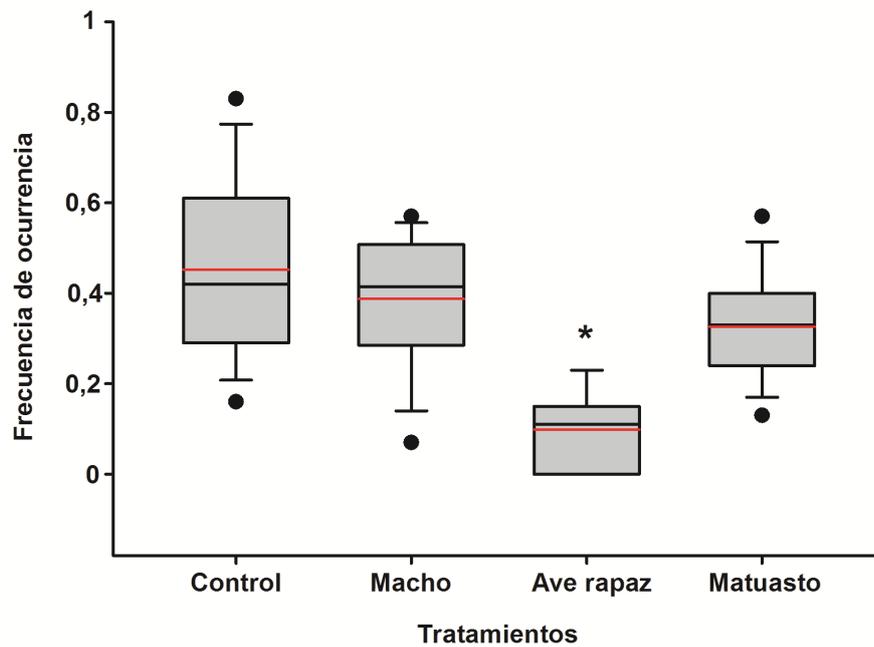


Figura 48: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Intentos de escape. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

El número de veces que una madre que se acercó hacia su cría fue significativamente distinto entre los tratamientos macho y ave rapaz, y entre ave rapaz y matuasto, lo que se relacionaría con la menor actividad presentada en el tratamiento del depredador aéreo (Figura 49).

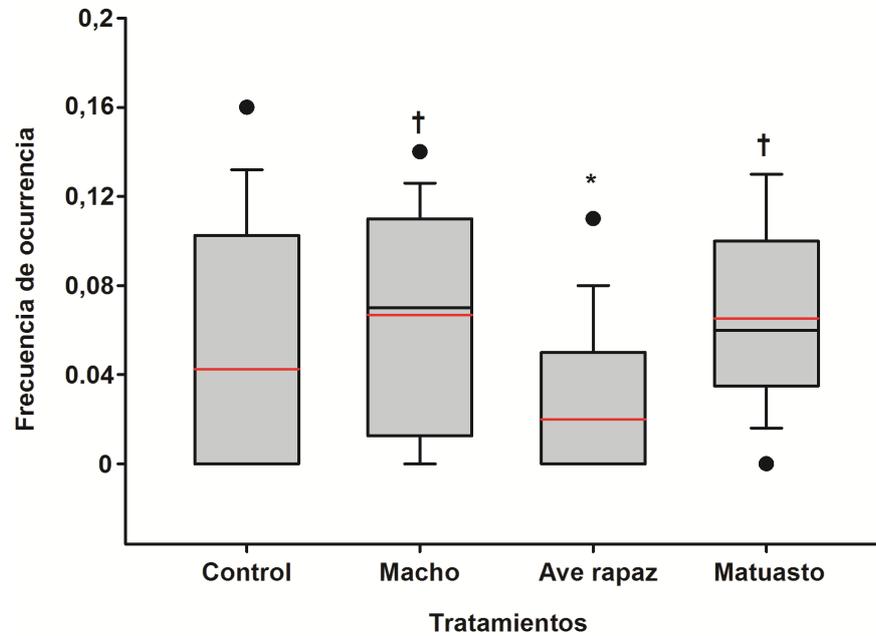


Figura 49: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Madre hacia crías. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió de los indicados con cruces (†).

Ante la presencia del matuasto se registró la mayor cantidad de huidas de las madres, en comparación con el resto de los tratamientos (Figura 50).

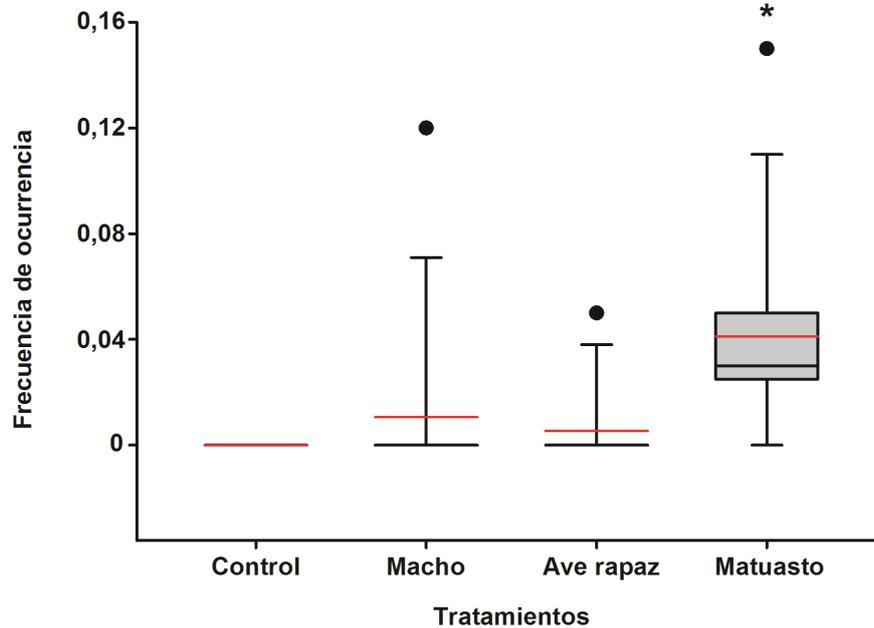


Figura 50: Diagrama de cajas y bigotes del efecto de los tratamientos en la variable Huidas. Se indican las medianas de las frecuencias de ocurrencia y los percentiles 10%, 25%, 75% y 90%. La línea roja indica la media de cada tratamiento. El asterisco (*) indica el tratamiento que difirió significativamente del resto.

OBSERVACIONES EN EL AMBIENTE NATURAL

A partir de la observación de las filmaciones realizadas en el ambiente natural al liberar a las familias se pudo constatar que en un 58,3% de los casos, las madres se mantuvieron en cercanía de al menos una de sus crías pasado el tiempo de filmación (30-60 minutos). Cabe aclarar que en 5 de las 17 familias liberadas no se registró actividad durante el tiempo de filmación por lo que fueron descartadas de los análisis. De las madres que se mantuvieron con al menos una de sus crías, el 43% de las veces la madre se encontró refugiada con una o ambas crías y en el restante 57% asoleándose ya sea manteniendo contacto visual con la cría o en la misma roca donde estaba refugiada la cría. Las madres pasaron en promedio un 48,9% del tiempo en cercanía de al menos una cría y un 10% del tiempo del tiempo cerca de la/s otra/s crías.

En el 50% de los casos se observaron interacciones entre madre y crías caracterizadas por cabeceos y lamidos entre sí. En un 42% de los casos, las

madres luego de explorar volvieron hacia la posición de la/las crías. En particular, una de las hembras que se había alejado casi 7-8 m de donde estaba su cría, luego de 23 minutos reapareció en la exacta posición donde se encontraba su cría, la cual había comenzado a interactuar con otros individuos de la misma especie. Luego, empezaron a interactuar con mucha intensidad a través de cabeceos y lamidos y se mantuvieron juntas hasta el final de la filmación, que en este caso particular duró aproximadamente una hora.

En las observaciones en el campo, se registró un comportamiento particular no registrado en los experimentos de laboratorio. Este consistió en que las hembras frotaban su hocico contra la roca probablemente con la intención de dejar una marca de olor sobre la misma. Este comportamiento fue registrado en el 33% de las hembras.

Como un dato complementario, en las observaciones realizadas en el campo y durante otras campañas realizadas para estudiar la especie, se registraron con frecuencia asociaciones entre adultos y juveniles refugiados en la misma grieta de una roca (Figura 51), así como también asoleándose juntos en una misma roca o rocas contiguas (Figura 52). En general, se observan dos adultos y un número variable de crías, lo que podría indicar la existencia de núcleos familiares dentro de los cuales los juveniles podrían acceder a recursos y protección.

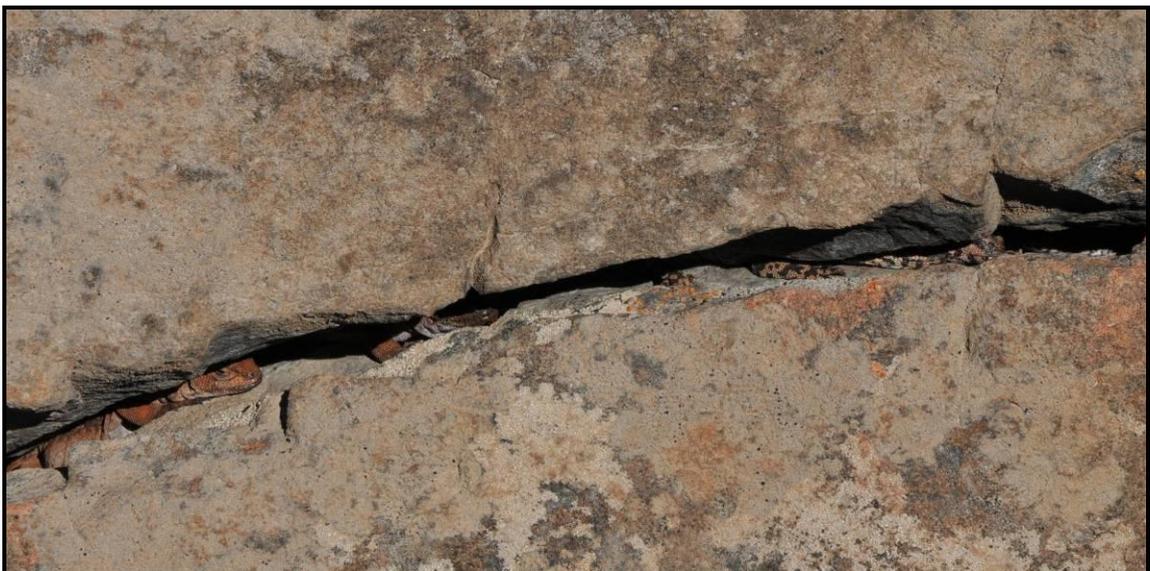


Figura 51: Ejemplares adultos y juveniles de *P. spectabilis* refugiados en la misma grieta. Foto: Daniel Aldo Gómez.



Figura 52: Dos individuos adultos, probablemente macho y hembra, y un juvenil de *P. spectabilis* asoleándose cercanos entre sí. Foto: Daniel Aldo Gómez.

DISCUSIÓN



Photo: Daniel Aldo Gómez

DISCUSIÓN

CARACTERÍSTICAS ÓSEAS, REABSORCIÓN Y CRECIMIENTO

El hueso es un tejido que sufre numerosas transformaciones debido a procesos naturales de modelación, durante el desarrollo embrionario, y remodelación ósea durante toda la ontogenia (Castanet *et al.*, 1993). En particular, la remodelación ósea presenta una primera fase de reabsorción ósea en la que los osteoclastos destruyen una parte del tejido óseo y una segunda fase de deposición de nuevo tejido óseo por parte de los osteoblastos tanto del endostio como del periostio (Dhem, 1967). La remodelación ósea y en particular, la reabsorción ósea son consideradas generalmente, consecuencia de las restricciones mecánicas y de las demandas fisiológicas a lo largo de la vida de un individuo (Castanet *et al.*, 1993). Las especies de *Phymaturus* estudiadas en la presente tesis exhibieron el patrón de anillos óseos típico de especies que habitan ambientes con una marcada estacionalidad, caracterizado como en otros liolaémidos, por zonas gruesas de crecimiento estival y zonas delgadas que corresponden a los períodos de detención del crecimiento (LAGs) durante otoño e invierno (Piantoni *et al.*, 2006a y b; Gutiérrez *et al.*, 2013; Boretto *et al.*, 2015). En comparación con otras especies de lagartos similares en talla y longevidad, las tasas de reabsorción ósea de los liolaémidos son muy altas. La reabsorción ósea en las especies de *Phymaturus* estudiadas en esta tesis varió entre 2 y 7 anillos reabsorbidos en individuos adultos (Tabla 2). Estos valores son similares a los observados en *Phymaturus tenebrosus* (2 a 6 anillos reabsorbidos, Piantoni *et al.*, 2006a) y en *Phymaturus punae* (1 a 8 anillos reabsorbidos, Boretto *et al.*, 2015). En *Liolaemus*, a pesar de presentar tallas más pequeñas que los *Phymaturus*, se observaron valores de reabsorción ósea similares: de uno a seis anillos en adultos de *L. pictus argentinus* (Gutiérrez *et al.*, 2013), uno a siete anillos reabsorbidos en *L. irregularis* y dos a 14 anillos reabsorbidos en *L. multicolor* (Valdecantos *et al.*, 2007).

En cambio, otras especies de tamaños medianos y de climas templado-fríos como *Lacerta agilis boemica* y *L. a. strigata*, exhiben 1-2 LAGs parcial o

completamente reabsorbidos (Roitberg y Smirina, 2006; Guarino *et al.*, 2010). Esta diferencia en los valores de reabsorción podría tener dos causas. Por un lado, los ambientes rocosos y de fuertes pendientes como los que habitan los *Phymaturus* (Cabezas-Cartes *et al.*, 2014), impondrían mayores restricciones biomecánicas sobre la locomoción, que se traducirían en una mayor remodelación ósea como se ha observado en tortugas (Curtin *et al.*, 2009) y, en consecuencia, mayor reabsorción. Por otro lado, teniendo en cuenta la rigurosidad ambiental de los ambientes de alta montaña en la Cordillera de los Andes y la estepa patagónica donde habitan los liolaémidos estudiados, es más probable que esta alta reabsorción se deba a un efecto del ambiente riguroso sobre la fisiología de individuo. Por ejemplo, las condiciones ambientales adversas impondrían demandas fisiológicas más altas sobre los liolaémidos, que los ambientes templado-fríos en los cuales habitan otros lagartos. De esta manera, los largos períodos de inactividad y la baja disponibilidad de alimentos de los Andes y la estepa patagónica favorecerían una relocalización de los minerales depositados en los huesos hacia otras regiones del cuerpo, produciendo la alta tasa de reabsorción ósea registrada en los *Phymaturus* estudiados en esta tesis.

Por otro lado, dado que el tejido óseo es un depósito temporal de calcio y fosfatos que pueden ser liberados hacia la sangre a través de la remodelación ósea (Curtin *et al.*, 2009), la relocalización de los nutrientes de los huesos hacia la reproducción podría explicar la mayor reabsorción de los anillos de las hembras adultas en comparación con machos adultos en *P. spectabilis*. Este resultado es coincidente con lo encontrado en *Varanus niloticus* donde se observó que luego de la madurez sexual la cavidad medular de las hembras se agranda con cada ciclo de puesta de huevos ya que el hueso que se pierde por reabsorción no es completamente regenerado antes del próximo período de puesta (de Buffrenil y Francillon-Viellot, 2001). De esta manera, luego de la madurez sexual, muchos reptiles experimentan una reasignación de recursos y energía desde el crecimiento, mantenimiento y almacenamiento hacia la reproducción (Castanet *et al.*, 1993; Niewiarowski, 2001; Charnov *et al.*, 2007). Considerando que *P. spectabilis* fue la especie que mostró mayor proporción de su biomasa destinada a la reproducción por unidad de tiempo (Tabla 16), es acorde a los resultados en esta especie

respecto a las demás. Es probable que la diferencia observada en la reabsorción ósea entre hembras y machos adultos se deba a una solución de compromiso entre la reproducción y las demás funciones vitales, dado que las hembras destinarían mayor cantidad de los nutrientes almacenados en el hueso para la reproducción como se observó en otras especies de lagartos (de Buffrenil y Francillon-Viellot, 2001; Curtin *et al.*, 2009).

Las soluciones de compromiso entre las distintas funciones vitales que presenta cada especie se ponen en evidencia en las curvas de crecimiento de las especies. Hasta la fecha, la mayoría de los lagartos estudiados presentaron curvas de crecimiento que se ajustan a un modelo logístico (Tinkle, 1967; Andrews, 1976; 1982; Dunham, 1978; Schoener y Schoener, 1978 Castanet *et al.*, 1988; El Mouden *et al.*, 1999; Boretto *et al.*, 2015), o bien al modelo de von Bertalanffy (James, 1991; Wapstra *et al.*, 2001; Roitberg y Smirina, 2006; Guarino *et al.*, 2010). En este estudio, se probaron dichos modelos y además se tuvieron en cuenta otros modelos menos utilizados que permitieron llevar a cabo una comparación exhaustiva para determinar con precisión cuál es la función que mejor se ajusta a los datos de cada especie y calcular las tasas de crecimiento con mayor precisión. En todas las especies, ambos sexos coincidieron en el tipo de curva de crecimiento, lo que indicaría que el patrón de crecimiento no varía mucho entre machos y hembras de una especie. La función elegida, de acuerdo al mayor peso de Akaike para los datos de edad versus talla de machos y hembras de *P. aguanegra* y *P. spectabilis* fue la sigmoideal, al igual que en *P. tenebrosus* (Piantoni *et al.*, 2006a). Sin embargo, en *P. zapalensis* y *P. antofagastensis* la función elegida por su mayor peso de Akaike fue la función logarítmica, al igual que en otras dos especies de liolaémidos de la Puna Argentina, *L. irregularis* y *L. multicolor* (Valdecantos *et al.*, 2007); mientras que en *P. punae* el crecimiento se ajustó mejor a una curva logística (Boretto *et al.*, 2015). Es importante aclarar que las curvas de crecimiento del trabajo de Valdecantos *et al.* (2007) y Boretto *et al.* (2015) fueron estimadas utilizando todos los individuos sin distinción del sexo. Dado que las curvas de crecimiento pueden ser diferentes entre machos y hembras, resulta más preciso ajustar una curva para cada uno, teniendo en cuenta que las demandas energéticas de machos y hembras son diferentes,

particularmente luego de alcanzar la madurez sexual (Olsson *et al.*, 2002; Cox *et al.*, 2003).

Las curvas de crecimiento obtenidas para los *Phymaturus* se caracterizan por presentar altas pendientes en los primeros años de vida, lo que se traduce en tasas de crecimiento de juveniles altas y un crecimiento asintótico e indeterminado luego de la adquisición de la edad de madurez sexual. Las fuertes pendientes de las curvas logarítmicas de *P. antofagastensis* (Figura 17 y Figura 18) indicarían tasas de crecimiento mayores en los juveniles que las correspondientes a las curvas sigmoideas de *P. spectabilis* y *P. aguanegra*. Sin embargo, las diferencias entre los modelos ajustados para cada especie no fueron significativas (diferencias menores a 2 en los valores de AICc) como para que se pueda afirmar con certeza que el crecimiento es descrito mejor por una función determinada. Por lo tanto, no es posible distinguir un patrón claro en cuanto a las curvas de crecimiento destacándose la similitud entre los modelos.

Las especies del género *Phymaturus* presentaron trayectorias de crecimiento a lo largo de la vida similares entre sí, lo que probablemente esté relacionado con la homogeneidad en las tasas de crecimiento que se observaron en los juveniles de las especies estudiadas. Se ha demostrado que las tasas de crecimiento del hueso en amniotas están influenciadas por factores filogenéticos, funcionales y estructurales (Cubo *et al.*, 2008). En general, se observa que los patrones de crecimiento óseo presentan una fuerte influencia filogenética, que las tasas metabólicas bajas limitan la máxima tasa de crecimiento óseo que puede alcanzar un organismo y que el tipo de crecimiento que presenta el tejido óseo en comparación con los tejidos blandos (aditivo versus multiplicativo) también restringe la posibilidad de alcanzar tasas de crecimiento óseo mayores (Cubo *et al.*, 2008). El género *Phymaturus* es altamente conservativo en muchos de sus aspectos eco-fisiológicos (Espinoza *et al.*, 2004; Scolaro, 2005; 2006; Ibarquengoytía *et al.*, 2008; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Cruz *et al.*, 2009; Corbalán *et al.*, 2013; Boretto *et al.*, 2014a) y las tasas de crecimiento óseo de juveniles parecen no ser la excepción. Además, se ha planteado que los nichos de los *Phymaturus* son muy parecidos entre sí (Debandi *et al.*, 2012) lo que se traduciría en que no presenten diferencias en

las tasas de crecimiento óseo que generen una divergencia en los patrones de crecimiento juvenil entre las especies.

En concordancia con lo que se observa en todas las especies de vertebrados, en las especies de *Phymaturus* estudiadas los juveniles presentaron tasas de crecimiento más altas que los adultos. Este hecho se explica por una asignación diferencial de la energía, principalmente hacia el crecimiento en juveniles y a la reproducción en adultos (Kusano *et al.*, 1995; Measey, 2001; Wapstra *et al.*, 2001; Bruce *et al.*, 2002), ya que la madurez sexual está asociada con las demandas de energía del crecimiento y la maduración gonadal, la producción de gametos, la producción de estructuras sexuales secundarias y el despliegue de comportamientos relacionados con la reproducción (Andrews, 1982; Shine y Schwarzkopf, 1992; Bernardo, 1993). En *P. aguanegra* y *P. zapalensis* se registraron tasas de crecimiento más altas en hembras juveniles que en machos, que resultaron en tallas de madurez sexual mayores en hembras que en machos en el caso de *P. zapalensis*. En *P. aguanegra*, en cambio, el mayor crecimiento juvenil en hembras se reflejó en un mayor largo axila-ingle y ancho del cuerpo en hembras, dos caracteres sexualmente dimórficos y relacionados con la reproducción (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010).

En adultos, en cambio, se observó que los machos de *P. spectabilis* crecieron más lentamente que los machos de todas las demás especies (Figura 29). No obstante estos resultados deben tomarse con cautela dado que el bajo número de machos juveniles de *P. spectabilis* no permitió un ajuste preciso de la curva. La menor tasa de crecimiento de los machos de *P. spectabilis* podría deberse a que esta especie presenta un menor dimorfismo sexual y probablemente menor selección sexual y competencia intraespecífica que lo observado en las otras especies de *Phymaturus*, como por ejemplo en las especies del grupo *palluma* y en *P. zapalensis* del grupo *patagonicus* (Boretto e Ibargüengoytía, 2009). Por ejemplo, en *P. spectabilis* la proporción de sexo operativo de machos:hembras es de 65:35 (Boretto *et al.*, 2014a), mientras que en *P. zapalensis* es de 72:28 (Boretto, 2009), lo que podría traducirse en una selección sexual más intensa sobre *P. zapalensis*. Se ha postulado que la selección sexual en machos es la principal fuerza evolutiva que influye en tamaños corporales mayores en la mayoría de los organismos (p.ej.:

Andersson, 1994; Blanckenhorn, 2000; Fairbairn *et al.*, 2007). La selección sexual impondría fuertes presiones sobre el crecimiento de los machos, considerando que la variación en las tasas de crecimiento y, en consecuencia, el tamaño corporal puede estar relacionada con diferencias en las estrategias reproductivas (Dial *et al.*, 2008). En *Phymaturus*, los tamaños corporales mayores permitirían a los machos de las especies territoriales alcanzar tallas que les permitan competir con otros machos por un territorio o por hembras durante el apareamiento (Cox *et al.*, 2003). Por ejemplo, se ha observado que todos los machos que pertenecen al grupo *palluma* muestran tallas más grandes que las hembras, probablemente como resultado de una mayor competencia intrasexual (Boretto e Ibarquengoytía, 2009) y el comportamiento territorial que caracteriza a los machos del grupo (Habit y Ortiz, 1994; Araya-Díaz, 2007). En cambio, en el grupo *patagonicus*, las hembras alcanzan tallas más grandes que los machos, lo que estaría relacionado con la selección por fecundidad (Boretto e Ibarquengoytía, 2009; Boretto *et al.*, 2014a). Sin embargo, a diferencia de lo observado en *P. spectabilis* (Boretto *et al.*, 2014a), en *P. zapalensis* se han hallado en machos varios caracteres dimórficos que se relacionan con la selección sexual y la competencia por las hembras (Boretto e Ibarquengoytía, 2009) lo que podría explicar las mayores tasas de crecimiento de machos adultos de esta especie en relación con *P. spectabilis*.

Por otro lado, dentro de cada especie las tasas de crecimiento entre machos y hembras adultos fueron similares, excepto en *P. antofagastensis* y en *P. spectabilis*, donde las hembras presentaron tasas de crecimiento mayores que los machos, como ocurre en *P. punae* (Boretto *et al.*, 2015). Sin embargo, en el caso de *P. antofagastensis* el tamaño de muestra es bajo por lo que los resultados de esta especie deben ser interpretados con cautela. Teniendo en cuenta que la reproducción conllevaría requerimientos energéticos más altos en hembras que en machos (Saint Girons, 1985), sería esperable encontrar tasas de crecimiento más bajas en hembras. No obstante, en algunos reptiles los requerimientos energéticos de la espermatogénesis resultan equiparables a los necesarios para el cortejo, la cópula y la defensa del territorio (p.ej.: la serpiente *Vipera berus*; Olsson *et al.*, 1997) lo que se traduciría en tasas de crecimiento reducidas en machos también. Probablemente, las hembras crecen más durante su etapa adulta debido a que el incremento en el tamaño corporal

les confiere una mayor fecundidad (Roff, 2002) ya sea a través de un aumento en el tamaño de camada en especies con tamaño de camada variable, o un aumento en la talla y peso de las crías. En particular, en *Phymaturus* la posibilidad de las hembras de alcanzar mayores tamaños incrementaría la supervivencia de las crías al permitirles alcanzar tallas más grandes al nacer, más que incrementar la fecundidad, un patrón común cuando el tamaño de camada es bajo (Olsson *et al.*, 2002). Refuerzan esta predicción, las abundantes reservas de grasa observadas en las crías de *Phymaturus*, así como la elevada inversión parental en forma de grandes cuerpos grasos y reservas intra-abdominales de vitelo registrados en las crías de *P. punae* (Boretto *et al.*, 2007), *P. antofagastensis* (Boretto, 2009), *P. aguanegra* (Cabezas-Cartes *et al.*, 2010), *P. zapalensis* (Boretto e Ibarquengoytía, 2009) y *P. spectabilis* (Boretto *et al.*, 2014a). Estas reservas podrían potenciar la supervivencia de las crías aún cuando la inversión parental en las crías afecte negativamente la reproducción futura de las hembras (Boretto *et al.*, 2007; Boretto e Ibarquengoytía, 2009; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a).

EDAD DE MADUREZ SEXUAL

La edad de madurez sexual determina el comienzo de la vida reproductiva de una especie y es un carácter esencial porque está correlacionado con la adecuación biológica y usualmente es más sensible a la selección natural que cualquier otro carácter de historia de vida (Stearns, 2000). La teoría de historia de vida predice que la madurez tardía a una talla mayor es favorecida por un aumento en la fecundidad o supervivencia de las crías (Tinkle *et al.*, 1970; Roff, 1992; Kozlowski *et al.*, 2004; Arendt, 2011), y es común en lagartos que habitan climas fríos ya que las bajas temperaturas ambientales reducen la tasa metabólica, retrasando el crecimiento (Martori *et al.*, 1998; Castanet y Baez, 1991; Andreone y Guarino, 2003). Este es el caso de *Phymaturus*, pues las condiciones de rigurosidad ambiental de sus hábitats habrían favorecido el desarrollo de ciclos de vida lentos con madurez sexual tardía. Las edades de madurez sexual obtenidas a partir de este estudio variaron entre los 6 y los 9 años según la especie y el sexo (Tabla 7) y son

similares a los otros dos *Phymaturus* estudiados (*P. tenebrosus*: 7 años en hembras y 9 años en machos, Piantoni *et al.*, 2006a; *P. punae*: 9 años tanto en hembras como en machos, Boretto *et al.*, 2015). De igual manera, la edad media de madurez sexual de los *Phymaturus* (8 años) es similar a la edad media de madurez sexual del resto de los liolaémidos estudiados con esqueletocronología (7,1 años, Valdecantos *et al.*, 2007; Gutiérrez *et al.*, 2013) aunque muy superior a la edad media de todas las familias de lagartos estudiadas (1,6 años, Mesquita *et al.*, 2015). Sin embargo, las estimaciones de edad de madurez sexual del trabajo de Mesquita *et al.*, (2015), al menos de la familia Liolaemidae no provienen de datos obtenidos con la técnica de esqueletocronología lo que podría traducirse en diferencias en la estimación de las edades de madurez sexual. De cualquier forma es evidente que los liolaémidos en general y el género *Phymaturus*, en particular, son de los grupos que presentan madurez sexual más tardía de todos los lagartos y sólo se comparan con lagartos de mucho mayor tamaño corporal como algunas iguanas, varanos y el monstruo de Gila (Mesquita *et al.*, 2015). En coincidencia con la escasa variación observada en las tasas de crecimiento de juveniles, la edad de madurez sexual tardía de los *Phymaturus* podría ser resultado de la combinación entre la escasa plasticidad en los caracteres principales de la biología que presenta el grupo y las condiciones ambientales rigurosas en las que habitan los representantes del género.

Las hembras de los *Phymaturus* estudiados maduran a edades iguales o mayores que los machos, excepto en *P. antofagastensis*, donde las hembras maduran antes que los machos. Lo mismo ocurre en *P. tenebrosus* (Piantoni *et al.*, 2006a) y *P. punae* (Boretto *et al.*, 2015). Estas especies presentan ciclos reproductivos bianuales en hembras y anuales en machos (Boretto e Iburgüengoytía, 2006; Iburgüengoytía, 2004; Boretto *et al.*, 2007). Un adelanto en la edad de madurez les permitiría a las hembras presentar vidas reproductivas más largas, compensando la baja frecuencia reproductiva (Boretto *et al.*, 2015). En cambio, en *P. spectabilis* y *P. zapalensis* las hembras maduran sexualmente más tarde y a tallas mayores que lo machos, favoreciendo un incremento en el tamaño y/o número de crías (Arendt, 2011). Estas especies se caracterizan por tener una mayor frecuencia reproductiva que las demás (anual-bianual; Boretto e Iburgüengoytía, 2009, Boretto *et al.*,

2014a) lo que compensaría un retraso en la edad a la que empiezan a reproducirse. Así, pareciera que las hembras de las especies bianuales optan por prolongar el tiempo de vida reproductiva madurando antes que los machos, mientras que las hembras de las especies con mayor frecuencia reproductiva optan por retrasar la madurez sexual para alcanzar tamaños grandes y poder producir crías de mejores condiciones a expensas de presentar menores tiempos de vida reproductiva.

En algunas especies de lagartos, la madurez sexual pareciera depender de alcanzar una talla corporal determinada, más que una edad determinada (Zug y Rand, 1987; Leclair y Castanet, 1987; Fitzgerald *et al.*, 1993; Ibarguengoytía y Cussac, 1996; Piantoni *et al.*, 2006a; Valdecantos *et al.*, 2007; Kubisch *et al.*, 2012). En *Phymaturus*, a pesar de que se demostró que la talla aumenta con la edad, se registró una gran heterogeneidad en la edad observada para el mismo tamaño corporal en ambos sexos. Ejemplo de esto son los casos de un ejemplar juvenil de *P. aguanegra* cuya edad se estimó en ocho años siendo la edad mínima de madurez sexual estimada de siete años para ambos sexos, y una hembra juvenil de *P. antofagastensis* cuya edad coincidió con la edad mínima de madurez sexual (Tabla 3). Esto indicaría que en *Phymaturus*, como ocurre en otros grupos de reptiles, la madurez sexual no sería tan dependiente de alcanzar una edad determinada sino de las tasas metabólicas que permiten alcanzar una talla corporal determinada que posibilite a los machos ser competitivos ante otros machos (Cox *et al.*, 2003) y a las hembras producir crías en mejor condición corporal para sobrevivir al primer invierno (Boretto *et al.*, 2007).

LONGEVIDAD

El crecimiento es comparativamente más costoso para lagartos que viven en ambientes donde el tiempo de actividad es un recurso limitado, favoreciendo no sólo la madurez sexual tardía sino también una alta longevidad en las especies de *Phymaturus* estudiadas (Piantoni *et al.*, 2006a; Boretto *et al.*, 2015; esta tesis). En este estudio se obtuvieron edades máximas que variaron entre los 12 años de *P. spectabilis* y los 20 años de *P. antofagastensis*, mientras que *P. zapalensis* registró 15 años y *P. aguanegra*

16 años. Si se consideran las edades máximas de *P. tenebrosus* (16 años; Piantoni *et al.*, 2006a) y *P. punae* (20 años; Boretto *et al.*, 2015), la longevidad media de los *Phymaturus* (16,5 años) supera la longevidad media de los liolaémidos (14,5 años, datos no publicados) y de los saurios en general (9,6 años; Scharf *et al.*, 2015) poniendo en evidencia que este género es uno de los de mayor longevidad a pesar de no presentar tamaños corporales grandes como otras especies. La longevidad se relaciona con factores intrínsecos, como la tasa metabólica, la inversión reproductiva, el tamaño corporal y la dieta, y extrínsecos al individuo, tales como la depredación, la temperatura ambiental y la productividad del ambiente (Scharf *et al.*, 2015). Se ha demostrado que la longevidad es mayor en lagartos de climas más fríos, herbívoros y con baja frecuencia reproductiva, de gran tamaño y madurez sexual tardía (Scharf *et al.*, 2015).

La ocurrencia de especies menos longevas en sitios más cálidos se relaciona con la posibilidad que tienen estas especies de mantener metabolismos altos y, en consecuencia, tasas de crecimiento más altas (Valenzano *et al.*, 2006). Las altas tasas metabólicas generan una acumulación más rápida de metabolitos dañinos para el organismo, lo que impacta negativamente en la cantidad de años que puede vivir un individuo (Sohal, 1986; Wilkinson y South, 2002; Scharf *et al.*, 2015). A nivel bioquímico, un metabolismo alto implica un mayor consumo de oxígeno lo que puede causar un incremento en la tasa de reducción univalente del oxígeno y la consecuente generación de radicales libres, ya que una proporción del oxígeno consumido por un organismo es desviada para la generación de radicales libres e hidroperóxidos (Sohal, 1986). Los radicales libres producen daño oxidativo a los lípidos poli-insaturados de las membranas celulares (Tappel 1975; 1980), así como también a otras moléculas orgánicas (Gutteridge, 1982), lo que se evidencia en acumulaciones de lipofucsina y ácido tiobarbitúrico en los tejidos (Sohal y Allen, 1985). Aunque existen dentro de las células enzimas antioxidantes que mantienen en equilibrio los niveles de daño oxidativo, ante un aumento del metabolismo, la mayor generación de radicales libres y el consecuente daño oxidativo son inevitables (Sohal, 1986).

Las tasas metabólicas también se relacionan con el tipo de dieta por lo que el efecto de la herbivoría sobre la longevidad se ha relacionado con que

este tipo de dieta es más pobre en nutrientes que una dieta carnívora u omnívora, dando como resultado tasas metabólicas más bajas debido a una restricción calórica (Mair y Dillin, 2008). Esto ha sido confirmado también en liolaémidos, en los cuales se encontró que las especies herbívoras tienden a presentar tasas metabólicas estándar más bajas que las especies omnívoras o insectívoras (Cruz *et al.*, 2011).

Las tasas de crecimiento altas favorecen un patrón de historia de vida en el que la madurez sexual temprana se relaciona con una alta inversión reproductiva expresada en camadas frecuentes y de mayor tamaño, que también se traduce en vidas más cortas (Tinkle *et al.*, 1970; Scharf *et al.*, 2015). De esta manera, el patrón de alta longevidad que se manifiesta en los *Phymaturus* se ajusta a lo propuesto por Scharf *et al.* (2015), y probablemente se deba a la combinación de su dieta casi exclusivamente herbívora (Espinoza *et al.*, 2004), y a habitar ambientes de climas fríos, con temporadas de actividad reducidas (Ibargüengoytía, 2004; Boretto e Ibargüengoytía, 2006; 2009; Boretto *et al.*, 2007; Cabezas-Cartes *et al.*, 2010; Boretto *et al.*, 2014a).

Dentro del género *Phymaturus*, se observó que las especies andinas del grupo *palluma* presentaron mayores longevidades que las del grupo *patagonicus*, lo que sugeriría un efecto de la filogenia sobre la longevidad. Sin embargo, nuestros resultados no indican que la longevidad presente un fuerte componente filogenético. De todas maneras, estos resultados son preliminares y deben ser interpretados con cautela teniendo en cuenta que la información existente en el género es aún muy escasa como para que los análisis tengan un poder suficiente para detectar señal filogenética significativa (Blomberg *et al.*, 2003). A pesar de esto, las especies estudiadas en esta tesis pueden considerarse una muestra representativa, aunque pequeña, de los principales clados del género *Phymaturus*. Por otro lado, la longevidad sí se relacionó con las condiciones climáticas de cada ambiente, en particular, con la temperatura media y la intensidad del viento. Como se mencionó en párrafos anteriores, el efecto negativo de la temperatura ambiental sobre la longevidad se relaciona con la influencia que tiene ésta en las tasas metabólicas y, en consecuencia, en la generación de metabolitos relacionados con la senescencia (Sohal, 1986; Wilkinson y South, 2002; Valenzano *et al.*, 2006). Sin embargo, los ambientes más cálidos no sólo se relacionan con metabolismos más altos sino que

también con riesgos de depredación mayores (Werner y Anholt, 1993). En sitios más cálidos, los tiempos de actividad se alargan, exponiendo a los lagartos a mayores tasas de encuentro con depredadores (Werner y Anholt, 1993) y, en consecuencia, afectando la supervivencia anual, un factor que influye negativamente en la longevidad (Healy *et al.*, 2014; Valcu *et al.*, 2014). Este hecho podría explicar la menor edad máxima registrada en *P. spectabilis* en comparación con el resto de los *Phymaturus*, siendo que esta especie vive en uno de los sitios más cálidos y posiblemente pueda estar activo mayor cantidad de días en la temporada, sumado a que también sufre una gran presión de depredación en su hábitat por la presencia de varias especies saurófagas en comparación con las demás especies de *Phymaturus* (Scolaro *et al.*, 2008; Cabezas-Cartes, 2013).

Al igual que con la temperatura media, la longevidad en *Phymaturus* mostró una relación inversa con la velocidad del viento. La velocidad del viento ha sido señalada como un factor importante en la pérdida de agua por evaporación (Foley y Spotila, 1978) y el intercambio de calor (Porter y Gates, 1969). Por ejemplo, en ambientes desérticos se ha demostrado que un aumento en la intensidad del viento se relaciona con un aumento en la transferencia de calor mediante convección (Porter *et al.*, 1973). La temperatura del aire y la velocidad del viento se combinan en el proceso de convección para influenciar el intercambio de calor entre un organismo y su ambiente (Gates, 1980), así el efecto de un cambio en la temperatura del aire puede ser anulado o potenciado por un cambio en la velocidad del viento (Porter y Gates, 1969). Por esta razón podemos decir que, en lo que respecta al intercambio de calor, los lagartos no interactúan con la temperatura del aire y la velocidad del viento independientemente. En coincidencia con esto, se observó que la intensidad del viento afecta la temperatura corporal de *Liolaemus lutzae* de la Restinga de Brasil promoviendo la pérdida de calor en los individuos (Maia-Carneiro *et al.*, 2012). De esta manera, la velocidad del viento es una de las variables de mayor influencia sobre las temperaturas corporales de los lagartos, junto con la temperatura del aire, la temperatura del sustrato y la radiación (Castilla *et al.*, 1999).

Durante los períodos de actividad, las temperaturas corporales de los lagartos *Phymaturus* exhiben poca variación (Cruz *et al.*, 2009); sin embargo,

Ibargüengoytía *et al.* (2008), registraron para *P. zapalensis* temperaturas corporales más bajas que para *P. tenebrosus* y *P. punae* que se relacionaron con la mayor velocidad del viento en el ambiente de *P. zapalensis*. Estos autores también observaron que la dieta de *P. zapalensis* es omnívora (Ibargüengoytía *et al.*, 2008), al igual que en *P. spectabilis*, lo que les permitiría alimentarse dentro de los refugios.

La ausencia de otros *Phymaturus* omnívoros sugiere que la omnivoría es una adaptación reciente a los límites impuestos por el ambiente para alcanzar temperaturas corporales altas (Ibargüengoytía *et al.*, 2008). En general, la materia vegetal es menos energética que los insectos y su digestión es también más lenta y altamente dependiente de la temperatura (Pough, 1973; Tracy, 1994). La ingestión de dietas ricas en proteínas podría derivar en ciclos de vidas más rápidos y longevidades más bajas (Fisher *et al.*, 2001), lo que también contribuiría a explicar la menor longevidad que presentan las especies omnívoras de *Phymaturus* (*P. zapalensis* y *P. spectabilis*) que habitan ambientes más ventosos.

INVERSIÓN REPRODUCTIVA Y CRECIMIENTO

Se ha propuesto que la longevidad de una especie aumenta a medida que aumenta la edad de madurez sexual de la misma (Scharf *et al.*, 2015), por lo que es de esperar que la relación entre el largo de la vida adulta y la edad de madurez sexual (el tiempo reproductivo relativo, T) se mantenga relativamente constante a través de las especies pertenecientes a un mismo taxón (Charnov *et al.*, 2001). Sin embargo, en los *Phymaturus* estudiados en esta tesis se observaron diferencias entre las especies en este parámetro de historia de vida, ya que la poca variación en las edades de madurez sexual no se condice con la gran variación en las edades máximas registradas. El tiempo de vida reproductiva representa la relación costo-beneficio entre el tiempo que lleva prepararse para la reproducción (edad de madurez sexual, “costo”) y el tiempo de la vida que se destina a la reproducción (largo de vida adulta, “beneficio”; Charnov, 2005). Por ejemplo, *P. spectabilis* madura a la misma edad que *P. antofagastensis* pero su edad máxima registrada es 8 años menor (Tabla 7) lo que se traduce en un tiempo reproductivo relativo de 0,83 en machos y 0,71 en

hembras versus 1,86 en machos y 1,50 en hembras de *P. antofagastensis*. Estos resultados junto con los obtenidos para las otras dos especies de *Phymaturus* estudiadas, sugerirían que el tiempo reproductivo relativo se relaciona con el grupo filogenético al que pertenecen las especies, ya que *P. punae* (grupo *palluma*) presenta valores de 1,22 y 1,25 (Boretto *et al.*, 2015), mientras que *P. tenebrosus* (grupo *patagonicus*) presenta valores de 0,44 y 1,28 (datos no publicados), presentando las especies del grupo *palluma* valores más altos que las del grupo *patagonicus*.

Sin embargo, los análisis filogenéticos indican que no existe efecto de la filogenia sobre el tiempo reproductivo relativo. En cambio, el ambiente podría explicar las diferencias observadas. En general, la temperatura media ambiental ha sido considerada como la principal variable predictora en estudios de eco-fisiología de reptiles (Cruz *et al.*, 2014). Sin embargo, la variación de la temperatura ambiental y el efecto que esta variación puede tener sobre los organismos han sido subestimados (Angilleta *et al.*, 2002; Bozinovic *et al.*, 2011; Estay *et al.*, 2014). Al igual que la temperatura media, la amplitud térmica varía con la altitud y la latitud (Taylor, 1981), convirtiéndola en un factor ambiental importante a la hora de evaluar el efecto del ambiente sobre las especies (Ragland y Kingsolver, 2008). En este sentido, en machos de *Phymaturus* el tiempo reproductivo relativo fue mayor en ambientes con mayores amplitudes térmicas. Amplitudes térmicas altas implican que durante un mismo día se alcancen valores extremos de temperatura, restringiendo la actividad de los lagartos tanto por falta de temperatura como por exceso de la misma. Esto limitaría las posibilidades que tienen los lagartos de alcanzar sus temperaturas corporales preferidas que son las temperaturas óptimas para el rendimiento fisiológico (velocidad de carrera, forrajeo, tasas de digestión, etc.; Avery 1971; Van Damme *et al.*, 1991; Arribas y Galán, 2005; Scharf *et al.*, 2015) e influyen en el metabolismo de un organismo. En estos ambientes con tiempos de actividad más restringidos, la eficiencia termorregulatoria (Hertz *et al.*, 1993) de las especies estaría bajo una fuerte presión de selección. Sin embargo, como se mencionó anteriormente los *Phymaturus* presentan una fisiología térmica conservada y prácticamente similar entre todas las especies estudiadas (Cruz *et al.*, 2009), lo que se traduciría en que las especies de ambientes de mayor amplitud térmica no puedan ajustar su eficiencia

termoregulatoria y presenten tiempos de actividad más cortos. Por otro lado, el metabolismo se reduce notablemente en noches más frías incluso durante la temporada de actividad, reduciendo los daños oxidativos producto de la generación de radicales libres y aumentando la longevidad (Scharf *et al.*, 2015). En consecuencia, en ambientes con mayor amplitud térmica las especies de *Phymaturus* y en particular los machos, presentan un mayor tiempo de vida reproductiva en relación a su edad de madurez sexual.

La baja proporción de tiempo de vida que destinan a la reproducción los representantes del grupo *patagonicus* podría estar compensada por la mayor frecuencia reproductiva (anual-bianual en *P. zapalensis* y *P. spectabilis*; Boretto e Ibarquengoytía, 2009; Boretto *et al.*, 2014a) y/o tamaño de camada que presentan (*P. spectabilis*), lo que se evidenciaría en una producción de crías a lo largo de la vida similar en todos los *Phymaturus*. Esta premisa se cumple para *P. spectabilis* y *P. tenebrosus* que producen un número de crías similares a los del grupo *palluma* a lo largo de su vida (Tabla 16). Sin embargo, *P. zapalensis* presenta la tasa neta reproductiva más baja de las especies estudiadas, es decir, que las hembras de esta especie son las que menos crías producen a lo largo de su vida (5,62 crías), debido a que presenta un tamaño de camada menor a las demás especies patagónicas y el menor tiempo reproductivo relativo de todas. Una tasa reproductiva neta tan baja como la de *P. zapalensis* impacta negativamente sobre la tasa a la que una población crece y puede recuperarse luego de eventos de mortalidad comunes en la Patagonia como incendios, sequías prolongadas y caída de cenizas volcánicas (Dubey *et al.*, 2013; Cabezas-Cartes *et al.*, 2014; Boretto *et al.*, 2014b).

A pesar de presentar una baja producción de crías a lo largo de la vida, la fecundidad media anual (número de crías por hembra por año; Cree, 1994) de *P. zapalensis* junto con la de *P. spectabilis* son de las más altas del género. Esto se debe a que ambas especies son las únicas dentro del género que tienen la posibilidad de completar ciclos reproductivos en una temporada de actividad (Boretto e Ibarquengoytía, 2009; Boretto *et al.*, 2014a). Los análisis realizados evidenciaron que en *Phymaturus*, la fecundidad media anual no se relaciona con la filogenia aunque sí aumenta en los sitios con mayor intensidad de viento. En párrafos anteriores se ha postulado la posible relación entre las restricciones térmicas que imponen los ambientes ventosos a las temperaturas

corporales de los lagartos, y el cambio en la dieta de *P. spectabilis* y *P. zapalensis*. La omnivoría permitiría la incorporación de mayor cantidad de proteínas a la dieta favoreciendo a una mayor fecundidad (Fisher *et al.*, 2001) y esto podría posibilitar que las hembras tanto de *P. spectabilis* como de *P. zapalensis* completen los ciclos reproductivos en una temporada de actividad y alcancen fecundidades medias anuales mayores (Boretto e Iburgüengoytía, 2009; Boretto *et al.*, 2014a).

La producción de crías tiene asociados costos, usualmente denominados “costos de la reproducción” (Williams, 1966; Shine, 1980; 2005). Uno de los parámetros más utilizados para estimar estos costos es el esfuerzo reproductivo, que se define como la proporción de biomasa destinada a la reproducción por unidad de tiempo (Charnov *et al.*, 2007). Estudios de asignación de energía a la reproducción sugieren que los organismos de mayor longevidad usualmente presentan bajos esfuerzos reproductivos (Shine y Schwarzkopf, 1992; Stearns, 2000; Charnov *et al.*, 2007) y esto coincide con lo observado en *Phymaturus*. Las especies más longevas, *P. antofagastensis* y *P. punae*, presentaron esfuerzos reproductivos menores (0,12 y 0,14; respectivamente), mientras que las de vida más corta (*P. tenebrosus*, *P. spectabilis* y *P. aguanegra*) presentaron esfuerzos reproductivos más altos (0,31; 0,25 y 0,22; respectivamente). Esto indica la existencia de una solución de compromiso entre la cantidad de eventos reproductivos a lo largo de la vida y el esfuerzo reproductivo destinado a cada evento. Por un lado, algunas especies de *Phymaturus* presentan esfuerzos reproductivos menores pero mayor cantidad de eventos reproductivos a lo largo de la vida (*P. antofagastensis*, *P. punae*) y otras especies realizan grandes esfuerzos reproductivos en menor cantidad de eventos reproductivos a lo largo de la vida (*P. spectabilis*, *P. aguanegra* y *P. tenebrosus*). La única especie que no se corresponde con estos patrones es *P. zapalensis* ya que presenta un esfuerzo reproductivo medio (0,17) pero también pocos eventos reproductivos a lo largo de la vida, lo que indica nuevamente la vulnerabilidad de esta especie (Abdala *et al.*, 2012). Más allá de las diferencias interespecíficas, en comparación con otros grupos de reptiles, se ha planteado que los *Phymaturus* se encuentran entre las especies de lagartos con menor productividad específica (considerada como el peso total de las crías producidas en un año dividido el peso de la

hembra *sensu* Meiri *et al.*, 2012). La información obtenida a partir de los resultados de esta tesis contradicen lo planteado por Meiri *et al.* (2012), registrando especies como *P. tenebrosus* que llegan a destinar un 31% de su biomasa a la reproducción, lo que representa un alto esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo.

Las diferencias en las soluciones de compromiso entre esfuerzo reproductivo y tiempo destinado a la reproducción en las especies de *Phymaturus* se relacionaron con el clima de los sitios que habitan. En este sentido, dentro del género *Phymaturus* la amplitud térmica se relacionó negativamente con el esfuerzo reproductivo. Como se mencionó anteriormente, la amplitud térmica se relaciona con los tiempos de actividad de los *Phymaturus*. Así, las hembras de las especies de *Phymaturus* que viven en ambientes con menor variación diaria de la temperatura presentarán mayores oportunidades de alcanzar temperaturas corporales óptimas permitiendo un mejor rendimiento fisiológico (locomoción, alimentación, comportamiento social; Avery 1971; Van Damme *et al.*, 1991; Arribas y Galán, 2005) y mantener metabolismos más altos que permitan la producción de crías más grandes y/o mayor cantidad de crías (Meiri *et al.*, 2012). De esta manera, las hembras de *Phymaturus* que habitan ambientes con menor amplitud térmica pueden destinar mayor proporción de su biomasa a la reproducción por unidad de tiempo.

El esfuerzo reproductivo que realizan las especies a lo largo de la vida influye notablemente en la adecuación biológica ya que engloba los tres conceptos claves de la teoría de historia de vida: la inversión reproductiva, la talla de madurez sexual y la duración de la vida adulta (Charnov *et al.*, 2007). A pesar de presentar bajos esfuerzos reproductivos por unidad de tiempo, los *Phymaturus* del clado *palluma* alcanzan valores de esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida (1,62-2,17) mayores a la media de los lagartos en general (1,43; Charnov *et al.*, 2007), mientras que los representantes del clado *patagonicus* presentan valores levemente inferiores a esta media (1,26-1,36). Nuevamente, parecería existir una segregación filogenética en la variación de este parámetro de historia de vida. Sin embargo, los análisis realizados indican que las diferencias observadas en el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida

entre las especies de *Phymaturus* no tienen que ver con la filogenia sino más bien con las condiciones climáticas de los ambientes.

En *Phymaturus*, los menores esfuerzos reproductivos a lo largo de la vida se encontraron en las especies que viven donde las precipitaciones son mayores. Probablemente, esto se deba a que las precipitaciones están correlacionadas positivamente con la disponibilidad de alimento (Andrews, 1982; Henle, 1989; Smith y Ballinger, 1994) y los efectos de la variación en la disponibilidad de alimento y en el contenido nutricional del mismo repercuten en cambios en las tasas de crecimiento (Lagarde *et al.*, 2003) que afectan la longevidad. Los lagartos que tienen mayor disponibilidad de recursos alimenticios, producto de mayores precipitaciones, requerirían menores tiempos de desarrollo y podrían empezar a reproducirse antes, derivando en longevidades reducidas (Scharf *et al.*, 2015). La longevidad se encuentra íntimamente relacionada con el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida al ser este un parámetro que combina la inversión reproductiva, el tamaño adulto y el tiempo de vida adulta (Charnov *et al.*, 2007). En concordancia con lo planteado por Scharf *et al.* (2015), en *Phymaturus*, la longevidad de las especies que habitan sitios más lluviosos (grupo *patagonicus*) resultaron ser más bajas lo que puede relacionarse no sólo con la disponibilidad de recursos alimenticios sino también con una mayor presión de depredación en ambientes más productivos (Bohannan y Lenski, 2000). En consecuencia, el efecto negativo de las precipitaciones sobre el esfuerzo reproductivo a lo largo de la vida estaría relacionado indirectamente con la influencia que tiene la mayor disponibilidad de alimento y la mayor presión de depredación que existe en ambientes más productivos sobre la longevidad.

CUIDADO PARENTAL EN PHYMATURUS SPECTABILIS

Las condiciones ambientales y ecológicas en las cuales evoluciona una especie pueden determinar la existencia del cuidado parental (Shine, 1988). Por ejemplo, el cuidado parental sería favorecido en ambientes rigurosos dado que, como parte de la inversión reproductiva, favorece la supervivencia de los juveniles y aumenta la adecuación biológica de las crías (Shine, 1988; Somma, 1990). Además, varios autores señalan que las condiciones climáticas

rigurosas y los altos niveles de depredación y competencia influyen significativamente en la aparición del cuidado parental (Shine, 1988; Clutton-Brock, 1991). Como se mencionó anteriormente, *P. spectabilis* es una especie que habita este tipo de ambientes de gran rigurosidad climática y altos niveles de depredación (Scolaro *et al.*, 2008; Cabezas-Cartes, 2013). De acuerdo con esto, en el presente estudio se registraron comportamientos de cuidado parental. En particular, se distinguieron dos tipos de respuestas según la naturaleza del estímulo depredador. Por un lado, ante la presencia de un depredador terrestre como un matuasto se registró un aumento significativo en la frecuencia de cabeceos por parte de las madres. Por otro lado, ante la presencia de un depredador aéreo como un ave rapaz, la estrategia de las hembras de *P. spectabilis* fue mantenerse cerca de las crías y permanecer inmóvil.

Los despliegues visuales, como los cabeceos, son característicos en muchas especies de lagartos y formarían parte de elaborados sistemas de comunicación de cada especie (Carpenter, 1978; Fox *et al.*, 2003), relacionados con la defensa del territorio, el cortejo, el sexo, el contexto social e incluso la identidad del individuo (p.ej., Carpenter y Ferguson 1977; Martins 1991; 1993). Los cabeceos también forman parte del repertorio de comportamientos asociados a la defensa de las crías junto con la apertura de la boca frente a un intruso y/o la persecución (Halloy *et al.*, 2013). En *P. spectabilis*, la mayor frecuencia de cabeceos ante la presencia de un depredador terrestre estaría relacionada con la comunicación madre-cría del potencial peligro que representa el estímulo “matuasto” presente en el terrario. En el ambiente natural sin presencia de depredadores, en la mitad de las familias liberadas se detectaron interacciones a través de cabeceos y lamidos entre madres y crías lo que indicaría que estos despliegues son importantes en la comunicación madre-cría en el ambiente natural.

Los cabeceos podrían cumplir una doble función, representando también un comportamiento de disuasión hacia el depredador. Parecería paradójico que una presa respondiera a la presencia de un depredador emitiendo señales visuales llamativas. Sin embargo, durante una cacería, los depredadores deben estimar constantemente la probabilidad de atrapar exitosamente una presa (Krause y Godin 1996). Por lo tanto, las presas podrían beneficiarse al

comunicar su estado de alerta y su habilidad para escapar del depredador, si los depredadores tienen en cuenta esta información para decidir si atacan o no (Hasson 1991; Caro 1995). La hipótesis de señal disuasiva de caza o “pursuit-deterrent signal” predice que una presa puede comunicar al depredador su habilidad de escape a un ataque, y que si el depredador ataca una presa de alta-calidad tendría menos probabilidad de someterla exitosamente (Hasson, 1991; Vega-Redondo y Hasson, 1993; Caro, 1995). Por ejemplo, el lagarto *Anolis cristatellus* realiza notables despliegues (p.ej.: “pushups”, en los que mueven el cuerpo hacia arriba y abajo en un plano vertical mediante la flexión y extensión de las piernas) cuando se encuentra en condiciones naturales con un modelo de su depredador natural, la serpiente *Alsophis portoricensis*, sustentando la hipótesis de señal disuasiva de caza (Leal y Rodríguez-Robles, 1997). En experimentos de laboratorio, *A. portoricensis* respondió a las señales de *A. cristatellus* deteniendo la aproximación hacia los mismos (Leal y Rodríguez-Robles, 1995). Más aún, los lagartos que realizaron los despliegues fueron atacados significativamente menos que los que no realizaron despliegues (Leal y Rodríguez-Robles, 1995).

Ante la presencia de un depredador aéreo, la estrategia de las hembras de *P. spectabilis* fue totalmente opuesta a la que desplegaron ante un depredador terrestre. Específicamente, consistió en la inmovilización o “freezing” y en un mayor tiempo de permanencia a corta distancia de las crías (< 9 cm). La asociación entre madre y crías, representada por la cercanía que mantienen a lo largo de una determinada cantidad de tiempo ha sido señalada como una forma indirecta de cuidado parental en otras dos especies de *Phymaturus* (Halloy *et al.*, 2005), en el lagarto vivíparo de altura, *Liolaemus huacahuasicus* (Halloy y Halloy, 1997) y en *L. elongatus* de Patagonia (Halloy *et al.*, 2007). La asociación entre madres y crías también se observó en el ambiente natural, ya que las hembras en su mayoría se mantuvieron en cercanía de sus crías luego de finalizadas las filmaciones e incluso algunas regresaron hacia la ubicación de las crías luego de explorar su ambiente. La cercanía que establecen podría disuadir a los depredadores aéreos ya que madre y crías juntas podrían parecer un animal más grande del que el depredador está dispuesto a manipular, una táctica parecida a la registrada en

Phymaturus calcogaster, donde las crías suben al lomo de la madre posiblemente con este propósito (Halloy *et al.*, 2013).

El movimiento es una señal importante utilizada por los depredadores para detectar a las presas (Curio, 1976). Las tácticas de escape de los lagartos pueden ser divididas en tres clases: “huida”, en la que los lagartos son cautelosos y huyen largan distancias lejos de los depredadores; “crípsis” en la que los lagartos presentan coloraciones crípticas y permanecen quietos para evitar la detección cuando se aproxima un depredador; y “ruta de escape conocida”, que se da en los lagartos que huyen cortas distancias hacia un sitio de refugio aparentemente preseleccionado (Vitt y Congdon, 1978; Schwarzkopf y Shine, 1992). Teniendo en cuenta el mimetismo con el entorno que presenta su coloración, *P. spectabilis* adoptaría la crípsis ante los depredadores aéreos, mientras que ante la presencia de un depredador terrestre, se ha observado que en el campo utilizan la táctica de ruta de escape conocida (Observación Personal), teniendo en cuenta la abundancia de grietas que les sirven como refugio en los roquedales en los que habitan (Cabezas-Cartes *et al.*, 2014).

De acuerdo a los resultados obtenidos en esta tesis, se incluye a *P. spectabilis* dentro de dos de las categorías de cuidado parental establecidas por Somma (2003). Por un lado, en la categoría “Cuidado parental de los neonatos”, que se caracteriza porque el progenitor permanece con y expresa comportamientos parentales hacia sus neonatos luego del parto (Paul, 1997; Wesolowski, 1994; de Fraipont *et al.*, 1996), en el caso de *P. spectabilis*, caracterizados por cabeceos que permitirían alertar a las crías sobre la presencia de un depredador. Por el otro lado, puede que exista también “Asistencia social”, que se da cuando las crías establecen ámbitos de hogar o “home ranges” que se superponen con los de los padres, o se mantienen por algún tiempo dentro de los refugios, grupo social o familia de los padres (Clutton-Brock, 1991). Este comportamiento social se reforzaría con la tolerancia de las crías por parte de los padres. Esta suposición se basa en las observaciones realizadas de la permanencia de las madres en cercanía de las crías en el laboratorio y en la ocurrencia en el ambiente natural de asociaciones entre adultos y juveniles de distintos tamaños dentro de una misma grieta o refugio. Se planea llevar a cabo estudios de filopatría para estimar la existencia de este tipo de cuidado parental en *P. spectabilis*.

Los resultados de esta tesis junto a las evidencias de comportamiento parental halladas en *P. antofagastensis*, *P. punae* (Halloy *et al.*, 2005) y *P. calcoaster* (Halloy *et al.*, 2013), indicarían que estos comportamientos son importantes para la supervivencia de las crías en el género y refuerzan la idea de la existencia de un patrón de cuidado parental dentro de *Phymaturus*. En particular, el cuidado parental resultaría importante para *P. spectabilis* como parte de la inversión reproductiva de la especie, teniendo en cuenta el alto esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo que realizan y su corta vida reproductiva.

CONSIDERACIONES FINALES

La rigurosidad de los ambientes que habitan los *Phymaturus* restringe los tiempos de actividad de las especies y, por ende, la posibilidad de alcanzar temperaturas corporales que permitan un rendimiento fisiológico óptimo. Sumado a esto, el género *Phymaturus* se caracteriza por ser altamente conservativo en muchos de sus aspectos ecológicos, fisiológicos y comportamentales. Las restricciones ambientales y la escasa plasticidad que presentan los *Phymaturus* explican la existencia de historias de vida “lentas” en los representantes del género, con madurez sexual tardía y alta longevidad. De hecho, el género *Phymaturus* muestra un patrón en los caracteres de crecimiento que lo ubica entre las especies con mayor edad de madurez sexual y longevidad halladas para lagartos en general.

Dentro del género *Phymaturus*, la similitud entre las edades de madurez sexual contrasta con las diferencias en longevidad registradas, siendo las especies nortañas del grupo *palluma* más longevas que las especies patagónicas. De igual manera, las soluciones de compromiso entre el crecimiento y la reproducción muestran dos patrones distintos relacionados con la longevidad que puede alcanzar cada grupo: por un lado, las especies del grupo *palluma* invierten más tiempo de sus vidas en la reproducción pero menor cantidad de energía y biomasa en cada evento; por el otro lado, las especies patagónicas tienen un menor tiempo de vida reproductiva pero se compensa con una mayor frecuencia reproductiva e inversión de energía y biomasa en cada evento reproductivo. Además, la inversión reproductiva en el

género se ve acentuada por la existencia de cuidado parental, tal como se demostró en *P. spectabilis*, reforzando la idea de la existencia de un patrón común de cuidado parental en *Phymaturus*.

El análisis filogenético realizado en esta tesis permitió determinar que las diferencias observadas no parecen obedecer a la filogenia sino más bien a diferencias en las condiciones ambientales de cada localidad. La temperatura media, la amplitud térmica, las precipitaciones y la intensidad del viento, junto con factores ecológicos como la presión de depredación y la competencia intraespecífica explicarían las diferencias observadas. Finalmente, cabe destacar que los resultados obtenidos en esta tesis presentan implicancias en la conservación de estas especies, reafirmando la vulnerabilidad que presenta el género y en especial *P. zapalensis*. El conocimiento de las historias de vida de los *Phymaturus* permite el planeamiento de estrategias de manejo para asegurar la sustentabilidad de las poblaciones de este notable grupo de lagartos.

Biól. Facundo Cabezas-Cartes

Dra. Nora R. Ibargüengoytía

Dra. Jorgelina M. Boretto

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, C.S.**, J.L. Acosta, J.C. Acosta, B. Alvarez, F. Arias, L. Avila, G. Blanco, M. Bonino, J.M. Boretto, G. Brancatelli, M.F. Breitman, M.R. Cabrera, S. Cairo, V. Corbalán, A. Hernando, N.R. Ibarquengoytía, F. Kacoliris, A. Laspiur, R. Montero, M. Morando, N. Pelegrin, C.H.F. Fulvio Pérez, A.S. Quinteros, R.V. Semhan, M.E. Tedesco, L. Vega, S.M. Zalba. 2012. Categorización del estado de conservación de los lagartos de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26: 215–248.
- Adolph, S.C.**, W.P. Porter. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142: 273-295.
- . 1996. Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77:267–278.
- Aguado, C.** 1983. Comparación del inventario de glaciares de la cuenca del Río de los Patos con otros inventarios de los Andes Centrales de Argentina. *Anales IANIGLA* 4:3–11.
- Aguilar, P.M.**, A. Labra, H.M. Niemeyer. 2009. Chemical self-recognition in the lizard *Liolaemus fitzgeraldi*. *Journal of Ethology* 27:181–184.
- Alexander, R.D.**, G. Borgia. 1979. On the origin and basis of the male-female phenomenon. *En: Sexual selection and reproductive competition in insects* (Blum, M.S. y A. Blum, Eds.). Pp. 417-440. Academic Press. New York, USA.
- Andersson, M.** 1994. Sexual selection. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Andreone, F.**, F. M. Guarino. 2003. Giant and long-lived? Age structure in *Macroscincus coctei*, an extinct skink from Cape Verde. *Amphibia-Reptilia* 24:459-470.
- Andrews, R.M.** 1976. Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976:477-482.
- . 1982. Patterns of growth in reptiles. *En: Biology of Reptilia, Physiological Ecology* 13D (Gans, C., Pough, F.H., Eds). Pp. 273-320. Academic Press. London, UK.
- Andrews, R.M.**, T. Mathies. 2000. Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *Bioscience* 50:227–238
- Angilletta, J.M.Jr.** 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31: 541-545.
- . 2009. Thermal Adaptation. A theoretical and empirical synthesis. 291 pp. Oxford University Press. Oxford, UK.
- Angilletta, J.M.Jr.**, T. Hill, M.A. Robson. 2002. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology* 27: 199-204.
- Angilletta, J.M.Jr.**, T.D. Steury, M.W. Sears. 2004. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44: 498-509.

- Araya-Díaz, S.** 2007. Aspectos autecológicos relevantes para la conservación de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropiduridae) en la reserva nacional Altos de Lircay, Región del Maule. Memoria de Título. Escuela de Agronomía. Santiago de Chile, Chile: Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad De Chile. 40 pp.
- Arendt, J.D.** 2011. Size-Fecundity Relationships, Growth Trajectories, and the Temperature-Size Rule for Ectotherms. *Evolution* 65(1): 43–51.
- Arribas, O.J., P. Galán.** 2005. Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Animal Biology* 55: 163–190.
- Autumn, K., D.F. De Nardo.** 1995. Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29: 157–162.
- Avery, R.A.** 1971. Estimates of food consumption by the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Journal of Animal Ecology* 40: 351–365.
- Avila, L.J., C.H.F. Perez, I. Minoli, M. Morando.** 2014. A New Lizard of the *Phymaturus* Genus (Squamata: Liolaemidae) from Sierra Grande, Northeastern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3793(1): 99–118.
- Ballinger, R.E.** 1983. Life-history variations. *En: Lizard Ecology: Studies of a Model Organism* (Huey R.B., Pianka E.R., Schoener T.W., Eds.). Pp. 241-260. Harvard. Cambridge, MA.
- Balon, E.K.** 1985. Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. 280 pp. Dr.W. Junk. Dordrecht. Holanda.
- Barbraud, C., H. Weimerskirch.** 2001. Emperor climate change. *Nature* 411: 183-186.
- Bernardo, J.** 1993. Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology & Evolution* 8(5): 166-173.
- Beuchat, C.A.** 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. *Copeia* 1986: 971–979.
- Bielby, J., G.M. Mace, O.R.P. Bininda-Emonds, M. Cardillo, J.L. Gittleman, K.E. Jones, C.D.L. Orme, A. Purvis.** 2007. The fast–slow continuum in mammalian life history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist* 169: 748–757.
- Blanckenhorn, W.U.** 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology* 75: 385–407.
- Blomberg, S.P., T.Jr. Garland, A.R. Ives.** 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717–745.
- Bogert, C.M.** 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.
- Bohannon, B.J., R.E. Lenski.** 2000. The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *American Naturalist* 156(4): 329-340.
- Boretto, J.M.** 2009. Ecofisiología reproductiva del género *Phymaturus* (Liolaemidae): estudio histológico, ultraestructural y bioquímico. Tesis de Doctorado en Biología. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina. 195 p.
- Boretto, J.M., N.R. Ibargüengoytía.** 2006. Asynchronous spermatogenesis and

- biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27: 25-36.
- . 2009. *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology* 43(1): 96-104.
- Boretto, J.M.**, F. Cabezas-Cartes, N.R. Ibagüengoytía. 2015. Energy allocation to growth and reproduction in a viviparous lizard endemic to the highlands of the Andes, Argentina. *Journal of Zoology* 297: 77–86.
- Boretto, J.M.**, G.A. Jahn, M.W. Fornés, V.E. Cussac, N.R. Ibagüengoytía. 2012. How Males Synchronize Their Reproductive Cycles with Females to Cope with Seasonal Climate: An Endocrinal and Ultrastructural Study of *Phymaturus zapalensis* Lizards (Liolaemidae). *Herpetological Journal* 22: 33–42.
- Boretto, J.M.**, N.R. Ibagüengoytía, J.C. Acosta, G.M. Blanco, H.J. Villavicencio, J.A. Marinero. 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28:1-7.
- Boretto, J.M.**, N.R. Ibagüengoytía, G. Jahn, J.C. Acosta, E. Vincenti, M.W. Fornés. 2010. Asynchronic Steroid Activity of Leydig and Sertoli Cells Related to Spermatogenic and Testosterone Cycle in *Phymaturus antofagastensis*. *General and Comparative Endocrinology* 166(3): 556–564.
- Boretto, J.M.**, F. Cabezas-Cartes, F. Tappari, F. Méndez-De la Cruz, B. Sinervo, J.A. Scolaro, N.R. Ibagüengoytía. 2014a. Reproductive biology of *Phymaturus spectabilis* (Liolaemidae): females skip reproduction in cold and harsh environments of Patagonia, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 9: 170–180.
- Boretto, J.M.**, F. Cabezas-Cartes, E.L. Kubisch, B. Sinervo, N.R. Ibagüengoytía. 2014b. Changes in female reproduction and body condition in an endemic lizard, *Phymaturus spectabilis*, following the Puyehue volcanic ashfall event. *Herpetological Conservation and Biology* 9: 181–191.
- Bozinovic, F.**, D.A. Bastias, F. Boher, S. Clavijo-Baquet, S.A. Estay, M.J. Angilletta Jr. 2011. The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology* 84(6): 543-552.
- Bran, D.**, V. Velasco, D. López, J. Gaitán, S. Quiroga. 2009. Informe sobre el Sitio Piloto Jacobacci, Región Patagonia. Estación Experimental Agropecuaria INTA Bariloche.
- Bruce, R.C.**, J. Castanet, H. Francillon-Vieillot. 2002. Skeletochronological analysis of variation in age structure, body size, and life history in three species of desmognathine salamanders. *Herpetologica* 58: 181-193.
- Bull, C.M.**, C.L. Griffin, M. Bonnett, M.G. Gardner, S.J.B. Cooper. 2001. Discrimination between related and unrelated individuals in the Australian lizard *Egernia striolata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 173-179.
- Burnham, K.P.**, D.R. Anderson. 2002. Model selection and inference. A

- practical information-theoretic approach. 2da edición. Springer-Verlag. New York, USA.
- . 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33: 261–304.
- Bustos, J.** 1995. Climodiagramas de estaciones seleccionadas de la Provincia de Río Negro. Informe técnico INTA EEA Bariloche.
- Cabezas-Cartes, F.** 2013. *Phymaturus spectabilis* (NCN). Predation. *Herpetological Review* 44: 679.
- Cabezas-Cartes, F., E.L. Kubisch, N.R. Ibagüengoytía.** 2014. Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 321A: 164–172.
- Cabezas-Cartes, F., J.M. Boretto, J.C. Acosta, G. Jahn, G. Blanco, A. Laspiur, N.R. Ibagüengoytía.** 2010. Reproductive biology of *Phymaturus cf. palluma*: a vulnerable lizard from the highlands of the Andes, San Juan, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 5(3): 430–440.
- Cabrera, A.L.** 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1–42.
- . 1976. Regiones Fitogeográficas de la República Argentina. *En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2. Editorial Acme S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina.
- . 1994. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *En: Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (W. Kugler, Ed.). Editorial Acme S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina.
- Cagle, F.R.** 1950. The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (Holbrook). *Ecological Monographs* 20: 31–54.
- Callard, I.P., L.A. Fileti, L.E. Pérez, L.A. Sorbera, G. Giannoukous, L. Klosterman, P. Tsang, J.A. Mc Cracken.** 1992. Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *American Zoologist* 32:264-275.
- Caro, T.M.** 1995. Pursuit-deterrence revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 500–503.
- Carpenter, C.C.** 1978. Ritualistic social behaviors in lizards. *En: Behavior and Neurology of Lizards* (Greenberg, N., McLean, P.D., Eds.). Pp. 253–267. NIMH. Bethesda, Maryland, USA.
- Carpenter, C.C., G.W. Ferguson.** 1977. Variation and evolution of stereotyped behaviour in reptiles. *En: Biology of the Reptilia* (Gans, C., Tinkle, D.W., Eds.). Pp. 335–554. Academic Press. New York, USA.
- Castanet, J.** 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'age chez les lézards. *Acta Zoologica* 59: 35-48.
- . 1979. Données comparatives sur la minéralisation des marques de croissance squelettique chez les Vertébrés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 289: 405–408.

- , 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40: 174–192.
- Castanet, J., M. Báez.** 1991. Identificación de dos especies de lagartos de un yacimiento sub-fósil de la Isla de Hierro (Islas Canarias) con histología osea. *Revista Española de Herpetología* 5:43-49.
- Castanet, J., E. Roche.** 1981. Détermination de l'âge chez le lézard des murailles, *Lacerta muralis* (Laurenti, 1768) au moyen de la squelettochronologie. *Revue Suisse de Zoologie* 88: 215–226.
- Castanet, J., D.G. Newman, H. Saint Girons.** 1988. Skeletochronological data on the growth, age and population structure of the tuatara, *Sphenodon punctulatus*, on Stephens and Lady Alice Islands, New Zealand. *Herpetologica* 52: 160–171.
- Castanet, J., H. Francillon-Vieillot, F.J. Meunier, A. de Ricqlès.** 1993. Bone and individual aging. *En: Bone growth* (Hall, B.K., Ed.). Pp. 245–283. CRC Press. Boca Raton, USA.
- Castilla, A.M., R. van Damme, D. Bauwens.** 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica* 8: 253–274.
- Cei, J. M.** 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monografía IV: 527 pp. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Italia.
- Cei, J.M., L.P. Castro.** 1973. Taxonomic and serological researches on the *Phymaturus patagonicus* complex. *Journal of Herpetology* 7: 237–247.
- Charland, M.B., P.T. Gregory.** 1995. Movements and habitat use in gravid and nongravid female garter snakes (Colubridae: *Thamnophis*). *Journal of Zoology* (Londres) 236:543-561.
- Charnov, E.L.** 2002. Reproductive effort, offspring size and benefit–cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4: 749-758.
- , 2005. Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span. *Evolutionary Ecology Research* 7: 1221–1222.
- Charnov, E.L., T.F. Turner, K.O. Winemiller.** 2001. Reproductive constraints and the evolution of life histories with indeterminate growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98(16): 9460-9464.
- Charnov, E.L., R. Warne, M. Moses.** 2007. Lifetime reproductive effort. *American Naturalist* 170: 129–142.
- Chébez, J.C., N.R. Rey, J.D. Williams.** 2005. Reptiles de los Parques Nacionales de la Argentina. Monografía L.O.L.A. Buenos Aires, Argentina.
- Clutton-Brock, T.H.** 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press. Princeton, N.J., USA.
- Corbalán, V., G. Debandi, E. Kubisch.** 2013. Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38: 384–389.

- Cowles, R.B.**, C.M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 261-296.
- Cox, R. M.**, S. L. Skelly, H. B. J. Alder. 2003. A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57:1653-1669.
- Cree, A.** 1994. Low annual reproductive output in female reptiles from New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 21:351-372.
- Crowley, S.R.**, R.D. Pietruszka. 1983. Aggressiveness and vocalization in the leopard lizard (*Gambelia wislizenii*): the influence of temperature. *Animal Behaviour* 31: 1055–1060.
- Cruz, F.B.**, D. Antenucci, F. Luna, C.S. Abdala, L.E. Vega. 2011. Energetics in Liolaemini Lizards: Implications of a Small Body Size and Ecological Conservatism. *Journal of Comparative Physiology B, Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 181(3): 373–382.
- Cruz, F.B.**, D.L.M. Azócar, M.F. Bonino, J.A. Schulte II, C.S. Abdala, M.G. Perotti. 2014. Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de *Liolaemus* (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Revista Ecosistemas* 23(1): 37-45.
- Cruz, F.B.**, L. Belver, J.C. Acosta, H.J. Villavicencio, G. Blanco, M.G. Cánovas. 2009. Thermal Biology of *Phymaturus* Lizards: Evolutionary Constraints or Lack of Environmental Variation? *Zoology* 112(6): 425–432.
- Cubo, J.**, P. Legendre, A. de Ricqlès, L. Montes, E. de Margerie, J. Castanet, Y. Desdèvises. 2008. Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. *Evolution & development* 10(2): 217-227.
- Curio, E.** 1976. The ethology of predation. Springer-Verlag. New York, USA.
- Curtin, A.J.**, G.R. Zug, J.R. Spotila. 2009. Longevity and Growth Strategies of the Desert Tortoise (*Gopherus agassizii*) in Two American Deserts. *Journal of Arid Environments* 73(4–5): 463–471.
- Custodia-Lora, N.**, I.P. Callard. 2002. Progesterone and progesterone receptors in reptiles. *General and Comparative Endocrinology* 127: 1-7.
- Davis, J.** 1967. Growth and size of the western fence lizard (*Sceloporus occidentalis*). *Copeia* 1967: 721-731.
- de Buffrenil, V.**, H. Francillon-Viellet. 2001. Ontogenetic changes in bone compactness in male and female Nile monitors (*Varanus niloticus*). *Journal of Zoology* 254: 539-546.
- de Fraipont, M.**, J. Clobert, R. Barbault. 1996. The evolution of oviparity with egg guarding and viviparity in lizards and snakes: A phylogenetic analysis. *Evolution* 50: 391-400.
- de Magalhães, J.P.**, J. Costa, G.M. Church. 2007. An analysis of the relationship between metabolism, developmental schedules, and longevity using phylogenetic independent contrasts. *Journal of Gerontology*, 62A: 149–160.
- Debandi, G.**, V. Corbalán, J.A. Scolaro, S.A. Roig-juñent. 2012. Predicting the

- environmental niche of the genus *Phymaturus*: are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated? *Austral Ecology* 37: 392–400.
- Dhem, A.** 1967. Le Remaniement de l'Os Adulte. Pp. 1-118. Maloine. Paris, Francia.
- Dial, K.P., E. Greene, D.J. Irschick.** 2008. Allometry of behavior. *Trends in Ecology & Evolution* 23(7): 394–401.
- Díaz-Gomez, J.M.** 2009. Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and Patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38(1): 1-7.
- Dubey, S., U. Sinsch, M.J. Dehling, M. Chevalley, R. Shine.** 2013. Population demography of an endangered lizard, the blue mountains water skink. *BMC Ecology* 13: 4.
- Dunham, A.E.** 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- Dunham, A.E., D.B. Miles, D.N. Resnick.** 1988. Life history patterns in squamate reptiles. *En: Biology of the Reptilia* (C. Gans, R. B. Huey, Eds.), Vol. 16, Ecology B: Defense and Life History. Pp. 441-522. Alan Liss. New York, U.S.A.
- Duvall, D., L.J. Guillette Jr., R.E. Jones.** 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. *En: Biology of the Reptilia. Physiology D* (Gans, C. y F. Harvey Pough, Eds.). Pp. 201-231. Academic Press, London, UK.
- El Mouden, E.H., M. Znari, R.P. Brown.** 1999. Skeletochronology and Mark–recapture Assessments of Growth in the North African Agamid Lizard (*Agama impalearis*). *Journal of Zoology* 249(4): 455–461.
- Enlow, D.H.** 1969. The bone of reptiles. *En: Biology of the Reptilia* (Gans, C., A. d'A Bellairs, Eds.). Pp.: 45–80. Academic Press. Londres, UK.
- Espinoza, R.E., J.J. Wiens, C.R. Tracy.** 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 16819–16824.
- Estay, S.A., M. Lima, F. Bozinovic.** 2014. The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* 123(2): 131-140.
- Etheridge, R.** 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1–34.
- Fairbairn, D.J., W.U. Blanckenhorn, T. Székely.** 2007. Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism (Vol. 266). Oxford University Press. Oxford, UK:
- Fisher, D.O., I.P.F. Owens, C.N. Johnson.** 2001. The ecological basis of life history variation in marsupials. *Ecology* 82: 3531–3540.
- Fitzgerald, L., F. B. Cruz, G. Perotti.** 1993. The reproductive cycle and the size

- at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 27(1): 70-78.
- Foley, R.E.**, J.R. Spotila. 1978. Effect of wind speed, air temperature, body size and vapor density difference on evaporative water loss from the turtle *Chrysemys scripta*. *Copeia* 1978: 627-634.
- Font, E.** 1996. Los sentidos químicos de los reptiles: Un enfoque etológico. *En: Etología, Psicología Comparada y Comportamiento Animal* (Colmenares, F., Ed.). Pp. 197-259. Síntesis. Madrid, España.
- Font, E.**, P. Carazo, G. Pérez i de Lanuza, D. Barbosa. 2010. Comportamiento y Comunicación Animal: ¿Qué Nos Enseñan Los Lagartos? *Acta Zoológica Lilloana* 54(1-2): 11-34.
- Fox, J.**, S. Weisberg. 2015. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks, CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.
- Fox, S.F.**, J.K. McCoy, T.A. Baird. 2003. Lizard social behaviour. The John Hopkins University Press. London, UK.
- Freckleton, R.P.**, P.H. Harvey, M. Pagel. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *American Naturalist* 160: 712-726.
- Garland Jr., T.**, A.R. Ives. 2000. Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist* 155: 346-364.
- Gates, D.M.** 1980. Biophysical ecology. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- Goldberg, S.R.** 1974. Reproduction in mountain and lowland populations of the lizard *Sceloporus occidentalis*. *Copeia* 1974: 176-182.
- Grant, B.W.**, A.E. Dunham. 1990. Elevational covariation in environmental constraints and life histories of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 71: 1765-1776.
- Guarino, F.M.**, I. Di Già, R. Sindaco. 2010. Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy. *Acta Herpetologica* 5: 23-29.
- Gutteridge, J.M.C.** 1982. Free radical damage to lipids, amino acids carbohydrates and amino acids determined by thiobarbituric acid reactivity. *International Journal of Biochemistry* 14: 463-472.
- Gutiérrez, J.A.**, C. Piantoni, N.R. Ibargüengoytía. 2013. Altitudinal Effects on Life History Parameters in Populations of *Liolaemus pictus argentinus* (Sauria: Liolaemidae). *Acta Herpetologica* 8(1): 9-17.
- Habit, E. M.**, J. C. Ortiz. 1994. Ámbito de hogar de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia: Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* (Chile) 65:149-152.
- , 1996. Ciclo reproductivo de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Tropicuridae). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* (Chile) 67:7-14.

- Halloy, M.**, S. Halloy. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropiduridae). Bulletin of the Maryland Herpetological Society 33: 139-155.
- Halloy, M.**, J.M. Boretto, N.R. Ibargüengoytía. 2007. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. South American Journal of Herpetology 2(2): 141-147.
- Halloy, M.**, J.M. Boretto, N.R. Ibargüengoytía, J.C. Acosta, G.M. Blanco. 2005. Observaciones sobre permanencia materna y defensa de crías en una hembra de *Phymaturus antofagastensis*, Liolaemidae. VI Congreso Argentino de Herpetología, p. 75. Paraná, Entre Ríos, Argentina.
- Halloy, M.**, J.M. Boretto, N.R. Ibargüengoytía, J.C. Acosta, A. Scolaro. 2006. Indicios de cuidado parental en el género *Phymaturus* (Sauria: Liolaemidae): un estudio preliminar. VII Congreso Argentino de Herpetología, p. 138. Corrientes, Argentina.
- Halloy, M.**, C. Robles, M.J. Salica, R. Semhan, V. Juárez Heredia. 2013. Estudios de Comportamiento y Ecología de lagartijas de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Iguania: Liolaemini). Cuadernos de Herpetología 27(1): 15–26.
- Hasson, O.** 1991. Pursuit-deterrent signals: communication between prey and predator. Trends in Ecology and Evolution 6: 325–329.
- Healy, K.**, T. Guillerme, S. Finlay, A. Kane, S.B.A. Kelly, D. McClean, D.J. Kelly, I. Donohue, A.L. Jackson, N. Cooper. 2014. Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 281: 20140298.
- Henle, K.** 1989. Population ecology and life history of the diurnal skink *Morethia boulengeri* in arid Australia. Oecologia 78(4): 521-532.
- Hertz, P.E.**, R. Huey, R.D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. American Naturalist 142: 796–818.
- Hill, R.W.** 1980. Fisiología Animal Comparada, un enfoque ambiental. (Harper y Row, Eds.). Reverté. Barcelona, España.
- Horváthová, T.**, C.R. Cooney, P.S. Fitze, T.A. Oksanen, D. Jelić, I. Ghira, D. Jandzik. 2013. Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. Ecology and Evolution 3(8): 2424-2442.
- Huang, W.S.** 2006. Parental care in the long-tailed skink, *Mabuya longicaudata*, on a tropical Asian island. Animal Behaviour 72: 791-795.
- Huang, W.S.**, D.A. Pike. 2013. Testing Cost-Benefit Models of Parental Care Evolution Using Lizard Populations Differing in the Expression of Maternal Care. PloS One 8(2): 1–6.
- Huey, R.B.**, E.R. Pianka. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. Ecology 58: 1066-1075.
- Huey, R.B.**, R.D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. American Zoologist 19: 357-

- 366.
- Huey, R.B.**, P.E. Hertz. 1982. Effects of body size and slope on sprint speed of a lizard (*Stellio (Agama) stellio*). *Journal of Experimental Biology* 97: 401-409.
- Huey, R.B.**, P.E. Hertz, B. Sinervo. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *American Naturalist* 161: 357-366.
- Hughes, K.A.**, R.M. Reynolds. 2005. Evolutionary and mechanistic theories of aging. *Annual Review of Entomology* 50: 421–445.
- Hunt, J.**, D. Hodgson. 2010. What is fitness, and how do we measure it? *En: Evolutionary Behavioral Ecology* (Westneat, D.F. y C.W. Fox, Eds.), Capítulo 4. Oxford University Press. New York, USA.
- Hurvich, C.M.**, C.L. Tsai. 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76: 297–307.
- Ibargüengoytía, N.R.** 2004. Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous lizards from Patagonia, Argentina: Reproductive cycle of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology* 38:73-79.
- Ibargüengoytía, N.R.**, V. Cussac. 1996. Reproductive biology of *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): a biennial viviparous lizard? *Herpetological Journal* 6:137-143.
- 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of the southern South America: plastic cycles in response to climate? *Herpetological Journal* 8:99-105.
- Ibargüengoytía, N.R.**, L. Casalins. 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: Convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41:71-79.
- Ibargüengoytía, N.R.**, J.C. Acosta, J.M. Boretto, H.J. Villavicencio, J.A. Marinero, J.D. Krenz. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 1620-1630.
- James, C.D.** 1991. Growth rates and ages at maturity of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in Central Australia. *Journal of Herpetology* 25: 284-295.
- Kirkwood, T.B.L.** 2001. Sex and ageing. *Experimental Gerontology* 36: 413–418.
- Kozlowski, J.**, M. Czarnoleski, M. Danko. 2004. Can Optimal Resource Allocation Models Explain Why Ectotherms Grow Larger in Cold? *Integrative and Comparative Biology* 44(6): 480–493.
- Krause, J.**, J.G. Godin J. 1996. Influence of prey foraging posture on flight behavior and predation risk: predators take advantage of unwary prey. *Behavioral Ecology* 7: 264–271.
- Kubisch, E.** 2013. Efectos del cambio climático global en el crecimiento y aptitud de tres especies de lagartos. Tesis de Doctorado en Biología.

- Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, Argentina. 161 pp.
- Kubisch, E.**, C. Piantoni, J. Williams, A. Scolaro, C.A. Navas, N.R. Ibarquengoytía. 2012. Do Higher Temperatures Increase Growth in the Nocturnal Gecko *Homonota darwinii* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed at temporal and geographic scales. *Journal of Herpetology* 46(4):587-595.
- Kusano, T.**, K. Fukuyama, N. Miyashita. 1995. Age determination of the stream frog, *Rana sakuraii*, by skeletochronology. *Journal of Herpetology* 29: 625-628.
- Labra, A.** 2006. Chemoreception and the assessment of fighting abilities in the lizard *Liolaemus monticola*. *Ethology* 112: 993–999.
- Lagarde, F.**, X. Bonnet, B. Henen, K. Nagy, J. Corbin, A. Lacroix, C. Trouvé. 2003. Plasma steroid and nutrient levels during the active season in wild *Testudo horsfieldi*. *General and Comparative Endocrinology* 134: 139-146.
- Lanham, E.**, C.M. Bull. 2000. Maternal care and infanticide in the Australian skink, *Egernia stokesii*. *Herpetological Review* 31: 151–152.
- Leal, M.**, J.A. Rodríguez-Robles. 1995. Antipredator responses of *Anolis cristatellus* (Sauria: Polychrotidae). *Copeia* 1995: 155–161.
- 1997. Signalling displays during predator–prey interactions in a Puerto Rican anole, *Anolis cristatellus*. *Animal Behaviour* 54: 1147–1154.
- Leclair, R.**, J. Castanet. 1987. A skeletochronological assessment of age and growth in the frog *Rana pipiens* Schreber (Amphibia, Anura) from southwestern Quebec. *Copeia* 1987: 361–369.
- Lemos-Espinal, J.A.**, G.R. Smith, R.E. Ballinger. 1997. Neonate–female associations in *Xenosaurus newmanorum*: a case of parental care in a lizard? *Herpetological Review* 28: 22–23.
- León, R.J.C.**, D. Bran, M. Collantes, J.M. Paruelo, A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* 8: 125–144.
- Licht, P.** 1971. Regulation of the annual testis cycle by photoperiod and temperature in the lizard *Anolis carolinensis*. *Ecology* 52: 240-252.
- Ljubuncic, P.**, A.Z. Reznick. 2009. The evolutionary theories of aging revisited – a mini-review. *Gerontology* 55: 205–216.
- Lobo, F.**, S. Quinteros. 2005. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeis Avulsos Zoologia* 45: 143–177.
- Lobo, F.**, C. Abdala, S. Valdecantos. 2012. Morphological Diversity and Phylogenetic Relationships within a South-American Clade of Iguanian Lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*). *Zootaxa* 3315: 1–41.
- Lobo, F.**, A. Laspiur, J.C. Acosta. 2013. Description of New Andean Species of the Genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Northwestern Argentina. *Zootaxa* 3683(2): 117–132.

- Low, B.S.** 1978. Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals. *American Naturalist* 112: 197-213.
- Luiselli, L., G.C. Akani.** 2002. Is thermoregulation really unimportant for tropical reptiles? Comparative study in four sympatric snake species from Africa. *Acta Oecologica* 23: 59–68.
- Maia-Carneiro, T., T.A. Dorigo, C.F.D. Rocha.** 2012. Influences of seasonality, thermal environment and wind intensity on the thermal ecology of Brazilian sand lizards in a restinga remnant. *South American Journal of Herpetology* 7(3): 241-251.
- Main, A.R., C.M. Bull.** 1996. Mother-offspring recognition in two Australian lizards, *Tiliqua rugosa* and *Egernia stokesii*. *Animal Behaviour* 52: 193-200.
- Mair, W., A. Dillin.** 2008. Aging and survival: the genetics of life span extension by dietary restriction. *Annual Review of Biochemistry* 77: 727–754.
- Martins, E.P.** 1991. Individual and sex differences in the use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour* 41: 403–416.
- 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behaviour* 45: 25–36.
- Martins, E.P., T.F. Hansen.** 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* 149: 646–667, Erratum. *American Naturalist* 153: 448.
- Martins, E.P., A. Labra, M. Halloy, J. Tolman-Thompson.** 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Martoja, R., M. Martoja Pierson.** 1970. Técnicas de histología animal. Toray-Masson. Barcelona, España.
- Martori, R., L. Cardinale, P. Vognolo.** 1998. Growth in a population of *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropiduridae) in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 19:1-9.
- Mautz, W.J., C.B. Daniels, A.F. Bennett.** 1992. Thermal dependence of locomotion and aggression in a Xantusiid lizard. *Herpetologica* 48: 271–279.
- Measey, G.J.** 2001. Growth and ageing of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, U.K. *Journal of Zoology* 254: 547-555.
- Medina, M., A. Scolaro, F. Méndez-De la Cruz, B. Sinervo, D.B. Miles, N.R. Ibarquengoytía.** 2012. Thermal Biology of Genus *Liolaemus*: A Phylogenetic Approach Reveals Advantages of the Genus to Survive Climate Change. *Journal of Thermal Biology* 37: 579–586.
- Meiri, S., J.H. Brown, R.M. Sibly.** 2012. The ecology of lizard reproductive output. *Global Ecology and Biogeography* 21: 592–602.
- Mesquita, D.O., R.G. Faria, G.R. Colli, L.J. Vitt, E.R. Pianka.** 2015. Lizard life-history strategies. *Austral Ecology*. doi:10.1111/aec.12276.

- Montgomery, D.C.**, E.A. Peck. 1992. Introduction of linear regression analysis. Wiley. New York, USA.
- Morando, M.**, L.J. Avila, C.H.F. Perez, M.A. Hawkins, J.W. Sites Jr. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66, 694–714.
- Moreno-Klemming, J.** 2002. La evolución de las estrategias vitales. *En: Evolución, la base de la biología* (Soler, M., Ed.), Capítulo 8. Proyecto Sur de Ediciones. Madrid, España.
- Mouton, P.F.N.**, A.F. Flemming, E.M. Kanga. 1999. Grouping behaviour, tail-biting behaviour and sexual dimorphism in the armadillo lizard (*Cordylus cataphractus*) from South Africa. *Journal of Zoology* 249: 1–10.
- Narosky, T.**, D. Yzurieta, D. 2010. Aves de Argentina y Uruguay: guía de identificación: a field guide. Vazquez Mazzini. Buenos Aires, Argentina.
- Niewiarowski, P.H.** 2001. Energy Budget, Growth Rates, and Thermal Constraints: Toward an Integrative approach to the Study of Life History Variation. *American Naturalist* 157: 421-433.
- Norusis, M.J.** 1986. Advanced Statistics SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT. SPSS inc. Chicago, USA.
- Núñez, H.**, A. Veloso, P. Espejo, C. Veloso, A. Cortés, S. Araya. 2010. Nuevas especies de *Phymaturus* (grupo “*palluma*”) para la zona Cordillerana Central de Chile (REPTILIA, SAURIA, LIOLAEMIDAE). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 59: 41-74.
- O’Connor, D.E.**, R. Shine. 2003. Lizards in ‘nuclear families’: a novel reptilian social system in *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Molecular Ecology* 12: 743-752.
- . 2004. Parental care protects against infanticide in the lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Animal Behaviour* 68: 1361-1369.
- . 2005. Kin discrimination in the social lizard *Egernia saxatilis* (Scincidae). *Behavioral Ecology* 17: 206-211.
- Ogle, D.H.** 2011. FSA: fisheries stock analysis. R package version 0.4.30. Disponible en: <<http://www.rforge.net/FSA/>>.
- Olalla-Tárraga, M.A.**, M.A. Rodríguez, B.A. Hawkins. 2006. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography* 33: 781–793.
- Olsson, M.**, R. Shine. 1999. Plasticity in frequency of reproduction in an alpine lizard *Niveoscincus microlepidotus*. *Copeia* 1999: 794–796.
- Olsson, M.**, T. Madsen, R. Shine. 1997. Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264(1380): 455-459.
- Olsson, M.**, R. Shine, E. Wapstra, B. Ujvari, T. Madsen. 2002. Sexual dimorphism in lizard body shape. The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56:1538-1542.

- Orme, D.,** R. Freckleton, G. Thomas, T. Petzoldt, S. Fritz, N. Isaac. 2012. Caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. R package version 0.4/r71. Disponible en: [/http://www.R-Forge.R-project.org/projects/caper/S](http://www.R-Forge.R-project.org/projects/caper/S).
- Pagel, M.** 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877–884.
- Patnaik, B.K.,** H.N. Behera. 1981. Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin) based on bone histology. *Experimental Gerontology* 16: 295–307.
- Paul, G.S.** 1997. Reproductive behavior and rates. *En: Encyclopedia of Dinosaurs.* (Currie, P.J., K. Padian, Eds.). Pp. 630-637. Academic Press. San Diego, California, USA.
- Pearson, O.P.** 1954. Habits of the lizard *Liolaemus multiformis multiformis* at high altitudes in Southern Peru. *Copeia* 1954: 111-116.
- Pereyra, E.A.** 1985. Nuevo iguánido del género *Phymaturus* del noroeste argentino. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 2:4.
- Pianka, E.R.** *Ecología evolutiva.* 1982. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.
- Piantoni, C.** 2004. Edad y crecimiento de *Phymaturus patagonicus* y *Homonota darwini*: un estudio basado en la esqueleto-cronología. Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue. Río Negro, Argentina. 55 pp.
- Piantoni, C.,** N.R. Ibargüengoytía, V.E. Cussac. 2006a. Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. *Amphibia-Reptilia* 27:385-392.
- . 2006b. Growth and age of the southernmost nocturnal Gecko *Homonota darwini*: a skeletochronological assessment. *Amphibia-Reptilia* 27: 393–400.
- Pinch, F.C.,** D.L. Claussen. 2003. Effects of temperature and slope on the sprint speed and stamina of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology* 37: 671-679.
- Pincheira-Donoso, D.,** J.A. Scolaro, P. Sura. 2008. A monographic catalogue on the systematics and phylogeny of the South American iguanian lizard family Liolaemidae (Squamata, Iguania). *Zootaxa* 1800: 1–85.
- Porter, W.P.,** D. Gates. 1969. Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39: 245–270.
- Porter, W.P.,** J.W. Mitchell, W.A. Beckman, C.B. DeWitt. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. *Oecologia* 13(1): 1-54.
- Pough, F.H.** 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* 54(4): 837-844.
- Prosser, C.L.,** F.A. Brown Jr. 1991. Temperature. *En: Environmental and Metabolic Animal Physiology* (Prosser, C.L., Ed.). Pp.: 109-165. Editorial Interamericana. Mexico D.F., Mexico.
- Prothero, J.** 1993. Adult life span as a function of age at maturity. *Experimental Gerontology* 28: 529–536.

- R Core Team.** 2014. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: <<http://www.R-project.org/>>.
- Ragland, G.J.,** J.G. Kingsolver. 2008. The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evolutionary Ecology Research* 10(1): 29-44.
- Revell, L.J.** 2011. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*. 10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x.
- Ricklefs, R.E.,** M. Wikelski. 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology and Evolution* 17(10): 462-468.
- Roff, D.A.** 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman y Hall. New York, USA.
- . 2002. Life history Evolution. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA, USA.
- Roitberg, E.S.,** E.M. Smirina. 2006. Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology. *Herpetological Journal* 16: 133–148.
- Roitberg, E.S.,** V.N. Kuranova, N.A. Bulakhova, V.F. Orlova, G.V. Eplanova, O.I. Zinenko, R.R. Zhamgunova, S. Hofmann, V.A. Yakovlev. 2013. Variation of reproductive traits and female body size in the most widely-ranging terrestrial reptile: testing the effects of reproductive mode, lineage, and climate. *Evolutionary biology* 40(3): 420-438.
- Saint Girons, H.** 1985. Comparative data on Lepidosaurian reproduction and some time tables. *En: Biology of the Reptilia* (C. Gans, Ed.), Capítulo 15. Pp. 35-58. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Sanz, J.J.,** J. Potti, J. Moreno, S. Merino, O. Frías, 2003. Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. *Global Change Biology* 9: 461-472.
- Scharf, I.,** A. Feldman, M. Novosolov, D. Pincheira-Donoso, I. Das, M. Böhm, P. Uetz, O. Torres-Carvajal, A. Bauer, U. Roll, S. Meiri. 2015. Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecology and Biogeography* 24(4): 396-405.
- Schoener, T.W.,** A. Schoener. 1978. Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978: 390-405.
- Schwarzkopf, L.,** R. Shine. Costs of Reproduction in Lizards: Escape Tactics and Susceptibility to Predation. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 17–25.
- Scolaro, J.A.** 2005. Reptiles patagónicos sur. Una guía de campo. 112 pp. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Trelew, Chubut, Argentina.
- . 2006. Reptiles patagónicos norte. Una guía de campo. 80 pp. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Comodoro Rivadavia, Chubut, Argentina.

- . 2010. Redescipción del neotipo *Phymaturus palluma*: un aporte a la delimitación de su tierra típica (REPTILIA, SAURIA, LIOLAEMIDAE). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile 59: 29-39.
- Scolaro, J.A.**, N.R. Ibagüengoytía. 2007. A new species of *Phymaturus* from rocky outcrops in the central steppe of Río Negro province, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Liolaemidae). Zootaxa 1524: 47–55.
- Scolaro, J.A.**, D. Pincheira-Donoso. 2010. Lizards at the end of the world: Two new species of *Phymaturus* of the *patagonicus* clade (Squamata, Liolaemidae) revealed in southern Patagonia of Argentina. Zootaxa 2392: 17-32.
- Scolaro, J.A.**, N.R. Ibagüengoytía, D. Pincheira-Donoso. 2008. When starvation challenges the tradition of niche conservatism: On a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudoarboreal foraging behaviour (Iguania, Liolaemidae). Zootaxa 1786: 48–60.
- Sears, M.W.**, M.J. Anguilleta Jr. 2004. Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. Integrative and Comparative Biology 44:433–442.
- Shine, R.** 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. Oecologia 46: 92–100.
- . 1988. Parental care in Reptiles. *En: Biology of the Reptilia* (C. Gans, R.B. Huey, Eds.). Volumen 16. Pp. 275-329. Alan R. Liss, Inc. New York, USA.
- . 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? Evolution 58:1809-1818.
- . 2005. Life-history evolution in reptiles. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 36: 23-46.
- Shine, R.**, L. Schwarzkopf. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. Evolution 46(1): 62-75.
- Shuter, B.J.**, J.R. Post. 1990. Climate, population viability, and the zoogeography of temperate fishes. Transactions of the American Fisheries Society 119: 314–336.
- Sinervo, B.** 1990. Evolution of thermal physiology and growth rate between populations of the western fence lizard *Sceloporus occidentalis*. Oecologia 83: 228–237.
- Smirina, E.M.**, N.B. Ananjeva. 2007. Growth layers in bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczka* (Blanford, 1875) (Agamidae: Sauria). Amphibia-Reptilia 28: 193–204.
- Smith, G.R.**, R.E. Ballinger. 1994. Temporal and spatial variation in individual growth in the spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. Copeia 1994: 1007-1013.
- . 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. Contemporary Herpetology 3:1-37.

- Sohal, R.S.** 1986. The rate of living theory: a contemporary interpretation. *En: Insect aging* (K.G. Collatz, R.S. Sohal, Eds.). Pp. 23–44. Springer Verlag. Berlin, Alemania.
- Sohal, R.S., R.G. Allen.** 1985. Relationship between metabolic rate, free radicals, differentiation and aging: A united theory. *En: The molecular biology of aging* (Woodhead, A.D., A.D. Blackett, A. Hollaender, Eds.). Plenum Press. New York, USA.
- Sokal, R.R., F. Rohlf.** 1969. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. W.H. Freeman and Co. NY, USA.
- Somma, L.A.** 1990. A categorization and bibliographic survey of parental behavior in lepidosaurian reptiles. *Smithsonian Herpetological Information Service* 81: 1–53.
- . 2003. Parental behavior in lepidosaurian and testudinian reptiles. A literature survey. Krieger Publishing Company. Malabar, Florida, USA.
- Soriano, A.** 1956. Los distritos florísticos de la Provincia Patagónica. *Revista de Investigaciones Agrícolas* (Buenos Aires) 10:32-348.
- Stearns, S.C.** 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
- . 2000. Life History Evolution: Successes, Limitations, and Prospects. *Naturwissenschaften* 87(11): 476–86.
- Tappel, A.L.** 1975. Lipid peroxidation and fluorescent molecular damage to membranes. *En: Pathobiology of cell membranes* (Trump, B.F., A.V. Arstila, Eds.). Volumen 1. Pp. 145. Academic Press, London, UK.
- . 1980. Measurement and protection from in vivo lipid peroxidation. *En: Free radicals in biology* (Pryor, W.A., Ed.). Volumen 4. Academic Press, Londres, UK.
- Taylor, F.** 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *American Naturalist* 117: 1–23.
- Tinkle, D.W.** 1967. The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications of Museum of Zoology of the University of Michigan* 132: 1-182.
- Tinkle, D.W.** 1972. The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulates*. *Herpetologica* 28: 351-359.
- Tinkle, D.W., R.E. Ballinger.** 1972. *Sceloporus undulatus*: a study of the intraspecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- Tinkle, D.W., J. W. Gibbons.** 1977. The Distribution and Evolution of Viviparity in Reptiles. *Miscellaneous publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 154.
- Tinkle, D.W., H.M. Wilbur, S.G. Tilley.** 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24: 55-74.
- Tracy, R.** 1994. Ecological responses of animals to climate. *En: Global Warming and Biological Diversity* (Robert, L.P., E.L. Thomas, Eds.). Pp. 171–179. Yale University Press. New Haven, USA.

- Troncoso-Palacios, J., D. Esquerré.** 2014. A new species of *Phymaturus* of the *P. mallimaccii* group from the Andes of central Chile (Iguania: Liolaemidae). *Phyllomedusa* 13(1):3–15.
- Uetz, P.** 2015. The Reptile Database. Disponible en: <http://reptile-database.reptarium.cz> (acceso 4 abril 2015).
- Valcu, M., D.M. Griesser, S. Nakagawa, B. Kempenaers.** 2014. Global gradients of avian longevity support the classic evolutionary theory of ageing. *Ecography* 37: 930–938.
- Valdecantos, S., F. Lobo, V. Martínez.** 2007. Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 21(1): 31-44.
- Valenzano, D.R., E. Terzibasi, A. Cattaneo, L. Domenici, A. Cellerino.** 2006. Temperature affects longevity and age-related locomotor and cognitive decay in the short-lived fish *Nothobranchius furzeri*. *Aging Cell* 5: 275–278.
- van Damme, R., D. Bauwens, R.F. Verheyen.** 1991. The thermal-dependence of feeding-behavior, food-consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5: 507–517.
- Vega-Redondo, F., O. Hasson.** 1993. A game theoretic model of predator–prey signaling. *Journal of Theoretical Biology* 162: 309–319.
- Vitt, L.J., J.D. Congdon.** 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *American Naturalist* 112: 595-608
- von Bertalanffy, L.** 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10: 181–213.
- Wapstra, E., R. Swain, J.M. O'Reilly.** 2001. Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 2001: 646-655.
- Wasser, D.E., P.W. Sherman.** 2010. Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *Journal of Zoology* 280: 103–155.
- Werner, E.E., B.R. Anholt.** 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist* 142: 242–272.
- Wesolowski, T.** 1994. On the origin of parental care and the early evolution of male and female parental roles in birds. *American Naturalist* 143: 39-58.
- Wilkinson, G.S., J.M. South.** 2002. Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* 1: 124–131.
- Williams, G.C.** 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Winkler, D.W., P.O. Dunn, C.E. McCulloch.** 2002. Predicting the effects of climate change on avian life-history traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 13595-13599.
- Zar, J.H.** 2009. *Biostatistical analysis*. Pearson International. New Jersey, USA.

- Zug, G.R.,** A. S. Rand. 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: Testing skeleto-chronology in a tropical lizard. *Amphibia-Reptilia* 8: 237-250.
- Zug, G.R.,** L.G. Vitt, G.P. Caldwell. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians & Reptiles*. 2nd Edition. 630 pp. Academic Press. Londres, UK.

TRABAJO DE RESPALDO



Age, growth and life-history parameters of an endemic vulnerable lizard from Patagonia, Argentina

Facundo Cabezas-Cartes, Jorgelina M. Boretto & Nora R. Ibargüengoytía

¹INIBIOMA (CONICET – Universidad Nacional del Comahue), Bariloche, Río Negro, Argentina

For ectotherms like lizards, temperature plays a key role in shaping life history traits such as age and size at sexual maturity, longevity and growth. In cold, temperate habitats like Patagonia, balancing the energy expended to growth and reproduction is vital for persistence. In the present study, age and growth of the lizard *Phymaturus spectabilis* were studied using skeletochronology. We estimated individual ages, growth rates and life history parameters related to growth and reproduction. Juveniles were up to five years old. The youngest adult male was six years and the youngest adult female was seven years of age; females reached a higher longevity, and the oldest specimen was a female of 12 years. Resulting from the short activity season of Patagonia, *P. spectabilis* were characterised by delayed sexual maturity and medium longevity. Considering the rather short reproductive lifetime and small clutch size, *P. spectabilis* is characterised by the lowest net reproductive rate documented for liolaemids so far. This suggests that the capability to demographically recover from disturbances is low.

Key words: age, life-history, Liolaemidae, sexual maturity, skeletochronology

INTRODUCTION

The life history of a species comprises several traits related to growth and reproduction, such as age and size at sexual maturity, clutch size, frequency of reproduction, and longevity (Tinkle et al., 1970; Dunham et al., 1988; Stearns, 2000; Gotthard, 2001). One of the most influential environmental variables for the life history of a species is temperature. This is especially true for ectotherms such as reptiles, given the high thermal dependence of many aspects of their physiology and behaviour that affect survival and fecundity (Angilletta et al., 2002; 2004). In lizards however, it has been proposed that selection on life history traits imposed by the thermal environment could also arise through its effect on activity times rather than body temperature per se (Adolph & Porter, 1993; Sears & Angilletta, 2004; Olalla-Tárraga et al., 2006; Horvathova et al., 2013). Considering that the rate and duration of somatic growth determine when sexual maturity is reached, lizards with a longer activity period should grow more per year and may mature sooner at a smaller size (Adolph & Porter 1993). In cold temperate climates, short active seasons result in less opportunity for growth, reflected in distinctive life history traits such as late maturity and increased longevity (Tinkle et al., 1970; Dunham et al., 1988; Wapstra et al., 2001).

In cold climates, lizards must be efficient thermoregulators in order to reach body temperatures included in their set point range (T_{set} : interquartile of T_{pref}

Barber & Crawford, 1977; Firth & Turner, 1982). Lizards present behavioural mechanisms of thermoregulation, usually consisting of basking on exposed rocks during the morning and evening, and moving under bushes or inside crevices during noon (Bauwens et al., 1996). Behavioural thermoregulation requires energy expenditure, and increases mortality risk and missed opportunities for feeding or reproduction (Angilletta, 2009). Organisms moving between microclimates will spend more energy, attract more predators, and alarm more possible prey compared to organisms that remain still (Huey, 1974; 1982; Huey & Slatkin, 1976). Energy expended for moving between thermal microsites to thermoregulate cannot be used to grow or reproduce, which could prolong the time needed to reach sexual maturity (Angilletta, 2009).

Seasonal extremes in climates, with long cold winters and short summer breeding seasons, are common at high altitudes in the Andes of Argentina and Chile, and at high latitudes, in Patagonia, Argentina, where many liolaemid lizards live (Ceï, 1986; Pincheira-Donoso et al., 2008; Díaz-Gómez, 2009; Morando et al., 2013). The climatic restrictions of these habitats poses significant limitations for growth. For example, in the Argentinean Puna, at 3478 m asl, *Liolaemus multicolor* males mature at 12 years and females at 9 years, attaining longevities of up to 20 years (Table 1; Valdecantos et al., 2007). However, the sympatric *L. irregularis* matures earlier and attains a significantly lower longevity, which has been explained by a different reproductive behaviour (Table 1; Valdecantos et al., 2007, see also Scharf et al., 2014).

Correspondence: Facundo Cabezas-Cartes (facundo.cabezas.cartes@gmail.com)

Table 1. Age and size at sexual maturity, longevity, net reproductive rate (R_0), thermoregulatory efficiency (E), altitude (m asl), and mean±standard error or median, and (range) of air temperatures (T_a), preferred temperatures (T_{pref}), operative temperatures (T_e) and body temperatures (T_b) of *L. multicolor*, *L. irregularis*, *L. pictus argentinus*, *P. tenebrosus* and *P. spectabilis*. ^a Valdecantos et al. (2007); ^b Valdecantos et al. 2013; ^c Gutierrez et al., 2013; ^d Gutierrez et al., 2010; ^e Piantoni et al., 2006a; ^f unpublished data.

Species	Age at Sexual maturity	Size at Sexual maturity	Longevity	R_0	E	Altitude	T_a	T_{pref}	T_e	T_b
<i>Liolaemus multicolor</i> ^{a,b}	♂=12 ♀=9	♂=53.9 mm ♀=55.6 mm	♂=16 ♀=19	-	0.94	3478	32.66±4.81 (20.9–42.6)	35.2±0.5	32.2±10.5	36.5±1.3 (33.7–39.1)
<i>Liolaemus irregularis</i> ^{a,b}	♂=7 ♀=8	♂=61.7 mm ♀=62.1 mm	♂=10 ♀=8	-	0.88	3478	32.66±4.81 (20.9–42.6)	36.2±1.8	32.2±10.5	36.6±1.4 (33.1–39.3)
<i>Liolaemus pictus argentinus</i> (high altitude) ^{c,d}	♂=4 ♀=3	♂=51.4 mm ♀=50.4 mm	♂=8 ♀=8	9	0.40	1692	22.8±1.0 (14.3–37.2)	36.2±2.08	24.9 (20.6–37.9)	28.9±4.38 (22.7–37.0)
<i>Liolaemus pictus argentinus</i> (low altitude) ^{c,d}	♂=4 ♀=4	♂=49.8 mm ♀=51.7 mm	♂=9 ♀=7	9	0.24	771	23.2±0.9 (16.6–36.0)	35.6±2.74	31.3 (17.7–59.5)	32.6±5.17 (22.3–43.5)
<i>Phymaturus tenebrosus</i> ^{e,f}	♂=9 ♀=7	♂=87.2 mm ♀=90.2 mm	♂=13 ♀=16	9	0.71	902	-	36.03±2.64	12.87 (-0.9–45.4)	28.95±0.83 (22.0–35.0)
<i>Phymaturus spectabilis</i> ^f	♂=6 ♀=7	♂=79 mm ♀=83 mm	♂=11 ♀=12	6.7	0.45	1023	21.51±4.39 (14.8–30.0)	33.54±2.34	24.41	30.01±4.68 (16–35.8)

Liolaemus pictus argentinus, an insectivorous species of the temperate forests (770–1770 m asl), mature relatively early and live up to 9 years (Table 1; Gutierrez et al., 2013), whereas *Phymaturus tenebrosus* (previously known as *Phymaturus patagonicus*; Lobo & Quinteros, 2005), a herbivorous species of steppe rocky habitats (575–1230 m asl), presents delayed maturity and high longevity (Table 1; Piantoni et al., 2006a). The genus *Phymaturus* is characterised by a viviparous reproductive mode, a strictly saxicolous life style, predominantly herbivorous diets and conserved thermal preferences (Ceï, 1986; Espinoza et al., 2004; Scolaro, 2005; 2006; Ibargüengoytia et al., 2008; Pincheira-Donoso et al., 2008; Cruz et al., 2009; Corbalán et al., 2013). While the reproductive biology of the genus has been the focus of several studies (Ibargüengoytia, 2004; Boretto & Ibargüengoytia, 2006; 2009; Boretto et al., 2007; 2014a; Cabezas-Cartes et al., 2010), little is known about the age and growth of the species of the genus.

Skeletochronology is a technique for age and growth estimation that has been widely used in many species of reptiles from temperate and tropical habitats (Castanet, 1978, 1979; Castanet & Roche, 1981; Castanet et al., 1988; Patnaik & Behera, 1981; Smirina & Ananjeva, 2007). Lizards are the best studied group because of their simple bone structure with low vascularisation (except varanids) and thus no intracortical remodelling and few supplementary marks (Castanet, 1994). Lizards from temperate regions appear better study models than tropical species, given that their growth rings are more evident (Cagle, 1950; Enlow, 1969). In the present study,

we used skeletochronology as a tool for age estimation in *Phymaturus spectabilis*. In addition, we determined age at sexual maturity and other life history parameters relating to reproduction. Considering the homogeneity of life history traits within genus, we predict that *P. spectabilis* will present a growth pattern similar to *P. tenebrosus*. We provide novel information regarding the life history of this vulnerable and endemic species (Abdala et al., 2012) essential for conservation and management.

MATERIAL AND METHODS

Study area and sampling

The studied specimens were collected from a population of *P. spectabilis* located 25 km south of Ingeniero Jacobacci, Río Negro Province, Argentina (41°26' S and 69°45' W, 983 to 1064 m asl). This biotope is included within the occidental district of the Patagonian steppe, a steppe showing open ground, with gravel and effusive rocks. The dominant landscape is barren steppe, with shrubby, low herbaceous coverage, and bare soil percentages above 50%. The dominant vegetation is composed by cushion bushes and sparse large clumps, and the Floristic Physiognomy Dominions are low shrubby steppes, and mean shrubby-grass steppes (Cabrera, 1971). The outcrops of Patagonia are characterised by a diverse, regionally varied flora. The predominant plant families are Poaceae followed by Asteraceae (Speziale & Ezcurra, 2012). According to data obtained from the National Meteorological Service of the Argentinean Air Force station Maquinchao (87 km northeast of the

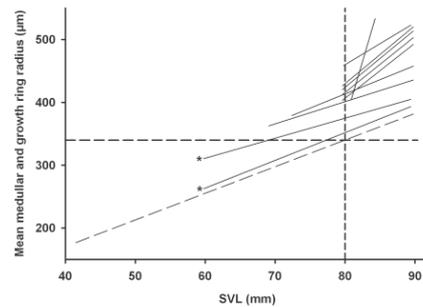


Fig. 1. Estimation of medullar resorption. Regression lines of the observed medullar radius versus SVL (long dashed line) and radius of LAGs versus SVL (continuous lines) in *P. spectabilis*. Medullar resorption was calculated placing a vertical line on a particular SVL (in this case 80 mm) and a horizontal line on the intersection between the vertical line and the medullar radius regression line. The number of reabsorbed rings at a certain SVL corresponds to the number of regression lines that are under the horizontal line mentioned above (in this case for a individual of 80 mm, two reabsorbed rings; methodology used in Piantoni et al., 2006 a, b, and Gutiérrez et al., 2013). Asterisks illustrate the regression lines below the horizontal line.

study site), the mean maximum temperature in the area reaches 27°C in late January, and the mean minimum temperature reaches -5°C in late July. Precipitation reaches an annual mean of 185 mm, with a peak in winter.

We captured 5 juveniles, 16 males and 10 females of *P. spectabilis*, during the active season (late September to late March) between 2006 and 2012. We further included five juvenile specimens (ages 0 to 5) from the J.A. Scolaro-Diagnostic Collection, CENPAT-CONICET, Puerto Madryn, Argentina, sampled from the same population in 2006. Specimens were captured by slipknot, and transported to the laboratory of the Department of Zoology at the Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional de Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina. For histological studies, the specimens were euthanised with an overdose of thiopental sodium, fixed in a Bouin solution for 24 hours, and transferred to a solution of 70% ethanol. Snout-vent length (SVL) of each lizard was measured using a digital vernier caliper (SVL

±0.01 mm). The reproductive stages of the individuals used in the present study were obtained from Boretto et al. (2014a), based on morphological and histological analysis of gonads. We deposited the specimens in the collection of the Centro Regional Universitario Bariloche of the Universidad Nacional del Comahue.

Histological techniques and age determination

Our skeletochronological techniques were adapted from the standard procedures of Piantoni et al. (2006a) and Gutierrez et al. (2013). The left femur of each specimen was removed for decalcification and placed in 5–7% nitric acid; the smaller femurs for 3 hours and the larger ones for 6 hours. Bones were then dehydrated through a series of increasing concentrations of ethanol solutions, cleared with toluene, and then embedded in paraplast for at least 24 hours at 60°C. Cross-sections at mid-diaphysal level were stained with Hematoxylin and Eosin according to Martoja & Martoja Pierson (1970).

The histological preparations were analysed and photographed using an Olympus BX40 microscope equipped with a Pro-Series High Performance CCD Camera. Digital images were taken at different magnifications (x40, x100, x200 and x400) and measurements made using an Image-Pro Plus analyser. The five best sections of each bone were selected from an approximated total of 50 slices per specimen, to estimate the following variables proposed by Leclair & Castanet (1987): (i) the minimum and maximum radius from the centre of the medullar cavity, (ii) minimum and maximum diaphysal diameter, (iii) growth rings thickness, and (iv) the number of lines of arrested growth (LAGs). We assume LAGs correspond to annual arrested winter growth and thus, lizard age. The average of the minimum and maximum radius of each variable was calculated to minimise the asymmetry of the bone sections and medullar cavity.

When endosteal resorption of LAGs was present, estimated age was calculated using the size of the marrow cavity of newborns in order to back-calculate the number of rings reabsorbed. Medullar resorption was calculated graphically in a plot of mean medullar and growth rings radius versus SVL (Fig. 1). The estimation of the growth rings reabsorbed by an individual was calculated by placing a vertical line on its value of SVL and a horizontal line on the intersection between the vertical line and the medullar radius regression line. The number of reabsorbed rings corresponds to the

Table 2. Sex, reproductive state, and mean±SE, and range of SVL (mm), number of LAGs and estimated age (years) of *P. spectabilis*.

Sex and reproductive state (n)	SVL	Number of LAGs	Estimated age
Juveniles males (2)	46.12±1.20 (44.92–47.33)	0±0 (0)	0±0 (0)
Juvenile females (8)	58.91±3.78 (41.5–72.4)	1.62±0.53 (0-4)	1.87±0.66 (0–5)
Adult females (10)	86.51±2.50 (83.13–89.76)	9.1±1.10 (7–11)	10.3±1.70 (7–12)
Adult males (16)	82.91±2.28 (79.62–86.91)	8.62±1.41 (6–11)	9.25±1.39 (6–11)

F. Cabezas-Cartes et al.

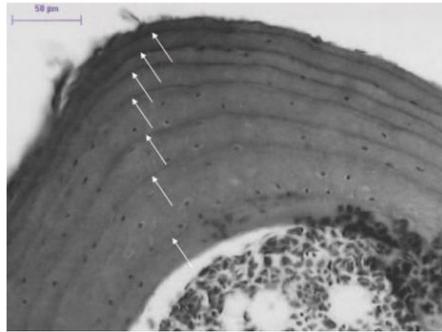


Fig. 2. Diaphysal cross-section of an 11 year old female of *P. spectabilis* with 3 reabsorbed LAGs. Arrows indicate the lines of arrested growth (LAGs).

number of regression lines under the horizontal line for that size (Fig. 1; methodology used in Piantoni et al., 2006a, b, and Gutiérrez et al., 2013). In those cases, the number of reabsorbed rings was added to the number of observed rings to estimate age. The outer rings were only considered for age estimation when the date of death of the specimen corresponded to the period from February to April when lizards start brumation, considering that births occur in February in this species (Boretto et al., 2014a). Specimens younger than 1 year were considered as age class 0. Age at maturity was determined considering the youngest adult specimen of each gender that presented reproductive activity following Boretto et al. (2014a).

Growth models and life history

To determine the relationships between individual SVL and age (in months), we obtained the three best fitted curves for males, females and the total of specimens using the software Table Curve 2D v.5.01 (SYSTAT Software Inc., 2002). The best models were chosen according to the corrected Akaike information criterion (AICc; Hurvich & Tsai, 1989; Angilletta, 2006). Growth rates were calculated as the first derivative of the curve of SVL versus age for the model chosen. Specific growth rates were obtained by dividing the growth rates by the SVL of each individual.

For comparative purposes we also estimated the growth curve according to von Bertalanffy's (1938) equation: $(L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}])$, where L_t is the body size at time t , L_{∞} is the asymptotic body size that correspond to the estimated maximum mean SVL that can be reached, and the growth coefficient (K) is the rate at which asymptotic SVL is reached and determines the shape of the curve. The curve was fitted to length-at-age (in months) data, with separate readings for males and females.

We estimate the following life history parameters related to growth and reproduction following Charnov (2002, 2005): (i) relative reproductive time (T), considering the average adult life span and the age at first reproduction of males and females, and (ii) the net reproductive rate (R_0), which is the number of offspring

produced over an individual's life span, estimated as the product of: clutch size x reproductive frequency x relative reproductive time. Clutch size and frequency of reproduction were obtained from Boretto et al. (2014a).

Statistical analysis

We performed Linear Regressions to estimate the relationship between SVL and medullar radius, and between SVL and age in juveniles, adult males and females. As the assumptions of normality and/or homogeneity of variance were not fulfilled, we used Mann-Whitney Rank Sum tests to compare adult ages, the number of rings reabsorbed and the specific growth rates between sexes, and between juveniles and adults. ANCOVA was used for computing for size differences between adults of both sexes controlling the effect of age.

To compute the best age-growth curve and calculate the growth rates, we used the software Table Curve and chose the three best fitted models sorted by the highest Degree of Freedom Adjusted Coefficient of Determination ($DOF r^2$). Then, we calculated the corrected Akaike information criterion (AICc) of the three models chosen to decide which growth model provided the best fit among them (Angilletta, 2006). The AICc modifies the standard AIC with a correction for small sample sizes (Hurvich & Tsai, 1989). We also calculated the differential AICc (Δ_i), which is the difference between a given model's AICc and the lowest AICc, and the Akaike weight (w_i), as a measure of strength of evidence for each model, indicating the probability that a given model is the best among a series of candidate models (Burnham & Anderson, 2004).

The von Bertalanffy model was adjusted with the Package FSA (Ogle, 2011) in R. Asymptotic SVL (L_{∞}), and growth constant (K) of the von Bertalanffy growth model were calculated for male and female samples of the studied population. Following the conservative approach of Schoener & Schoener (1978) we considered as significant the observed differences between sample estimates of growth curve parameters only if their 95% bootstrapped confidence intervals did not overlap.

Assumptions of normality and homogeneity of variance were tested with the one-sample Kolmogorov-

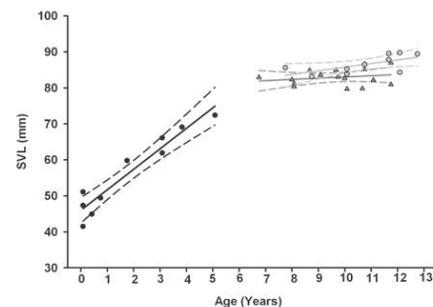


Fig. 3. Regressions of SVL versus age of juveniles (black line and full circles), females (light grey line and circles), and males (dark grey line and triangles). The discontinued lines indicate the 95% confidence intervals.

Smirnov test and with the Levene test, respectively (Sokal & Rohlf, 1969). Means are given \pm standard error (SE). We used the statistical software Sigma Stat 3.5⁺ (Systat Software Inc., Chicago, Illinois, U.S.A.), Sigma Plot 10.0⁺ (Systat Software Inc., Chicago, Illinois, U.S.A.), Table Curve 2D v. 5.01 (SYSTAT Software Inc., 2002), and R v. 3.1.1 (R Core Team, 2014).

RESULTS

Bone growth patterns and age

The individuals exhibited similar bone growth patterns of lamellar bone. Most of the mid-diaphyses examined showed periosteal bone with an abundant number of rounded osteocytes, and a larger medullar cavity diameter was observed in older specimens. Lines of arrested growth (LAGs) were strongly stained by Hematoxylin and appeared between lighter and thicker growth zones which correspond to growth rings (Fig. 2). Endosteal bone was characterised by elongated osteocytes and delimited by an irregular resorption line. Periostium and endostium were observed as layers of osteoblasts surrounding the femur and the medulla, respectively.

Medullar radius showed a significant increment with SVL (Linear Regression, $F_{1,35}=63.236, r^2=0.650, p<0.001$). Medullar resorption removed a maximum of one growth ring in juveniles, and from one to four growth rings in adults. The number of rings removed was significantly higher in females than males (Mann-Whitney, $U=43.5, p=0.010$; median_{females} =2.5 rings, median_{males} =2 rings). The estimated age, adjusted for reabsorbed growth rings, ranged from one to five years for juveniles (Table 2). Age did not differ between females and males (Mann-Whitney, $U=47.5, p=0.084$; Table 2).

Body size and growth

Females were significantly larger than males treating estimated age as the covariate (ANCOVA, $F_{1,26}=9.175, p=0.006$; range_{males} =79.62 to 86.91 mm; mean SVL_{males} =82.91 mm; range_{females} =83.13 to 89.76 mm; mean SVL

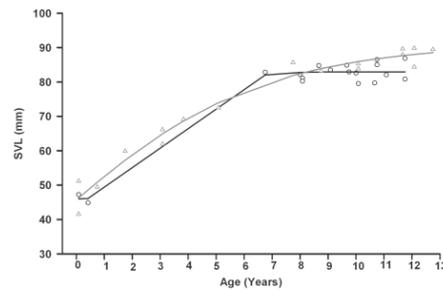


Fig. 4. Sigmoidal relationships between SVL and age in males (black line and circles) and females (grey line and triangles) of *P. spectabilis*.

{females} =86.51 mm). Body length was positively correlated to age in juvenile specimens (Fig. 3; Linear Regression, $F{1,9}=85.168, r^2=0.914, p<0.001$). Age was not significantly related to the SVL in males (Linear Regression, $F_{1,15}=0.662, r^2=0.045, p=0.429$). However, in females age positively affected SVL (Fig. 3, Linear Regression, $F_{1,5}=5.782, r^2=0.420, p=0.043$).

Table 3 shows the models fitted for the age-at-length data of *P. spectabilis* males, females and overall. In both males and females, the function that best fitted the data was a sigmoidal equation (Fig. 4): $y=a+b/(1+\exp(-(x-c)/d))$. In males, due to the lack of data of juveniles, Table Curve was only able to fit the sigmoidal function. When considering males and females together the growth curve was best fitted by a logarithmic equation (Fig. 5). However, the differences between models adjusted by Table Curve are minimal, as reflected by the AICc differential (Δ_i) and the Akaike weights (w_i , Table 3). Thus, growth rates were calculated from the sigmoidal equation, which allows comparison with the other *Iliolaemids* studied in Patagonia.

Growth rates of juveniles were significantly higher than those of adults (Mann-Whitney, $U=21, p<0.001$).

Table 3. Growth models fitted to the age-at-length data with Table Curve 2D and R package FSA. The number of parameters (K), the corrected Akaike Information criterion (AICc), the differential AICc (Δ_i), the Akaike weight (w_i) and the number of iterations to convergence are presented.

	Model	K	AICc	Δ_i	w_i	Iterations to convergence
Overall (n=36)	Logarithmical	4	40.79917	0	0.3333622	7
	Logistic	4	40.79924	0.00007	0.3333506	8
	Sigmoidal	4	40.79962	0.00045	0.3332872	10
	Von Bertalanffy	3	184.1859	143.38673	~0	7
Females (n=18)	Sigmoidal	4	24.61101	0	0.3333839	11
	Logistic	4	24.61138	0.00037	0.3333222	11
	Logarithmical	4	24.61155	0.00054	0.3332939	9
	Von Bertalanffy	3	91.62219	67.01118	~0	7
Males (n=18)	Sigmoidal	4	25.08113	0	~1	60
	Von Bertalanffy	3	92.37324	67.29211	~0	13

Table 4. Summary of the estimated parameters, growth coefficient (K) and asymptotic SVL (L_{∞}) for each von Bertalanffy growth curve for the population of *P. spectabilis*. The sample size (n), the 95% bootstrapped Lower Confidence interval (LCI), the 95% bootstrapped Upper Confidence Interval (UCI), and the standard error (\pm SE) are also indicated.

	K	LCI - UCI of K	Asymptotic SVL (L_{∞})	LCI - UCI of L_{∞}
Overall (n=36)	0.014 \pm 0.002	0.011-0.018	92.031 \pm 2.611	88.480-97.909
Females (n=18)	0.013 \pm 0.002	0.009-0.016	96.350 \pm 3.674	90.342-104.203
Males (n=18)	0.024 \pm 0.008	0.014-0.045	85.432 \pm 2.437	82.587-91.437

Additionally, the specific growth rates of adult females were significantly higher than those of adult males (Mann-Whitney, $U=6$, $p<0.001$). The observed differences between males and females' growth curve parameters of the von Bertalanffy equation were not significant (Table 4).

Life history parameters

The youngest adult male of the sample was a specimen of six years, and the youngest adult female was a specimen of seven years. Based on LAGs, the maximum estimated age was 11 years for males and 12 years for females. Considering these data, the estimated relative reproductive time (T) was 0.83 for males and 0.71 for females. The net reproductive rate (R_0) estimated was 6.7 offspring over a reproductive female life span, considering the frequency of reproduction of 1.5 years (given that the female reproductive cycle is annual-biannual) and the mean clutch size of two offspring (Boretto et al., 2014a).

DISCUSSION

Phymaturus spectabilis showed the ring bone pattern typical of species that inhabit highly seasonal environments characterised by thick zones of spring-summer growth interrupted by thin lines that correspond to the periods of arrested growth during winter. The bone resorption estimation resulted in one to four growth rings reabsorbed, similar to that observed in the slightly larger *P. tenebrosus* (maximum of six rings reabsorbed, Piantoni et al., 2006a). However, in *Liolaemus*, despite being smaller in size, the resorption is significantly higher: 1–4 and 2–6 rings reabsorbed in juveniles and adults of *L. pictus argentinus*, respectively (Gutiérrez et al., 2013), 1–7 rings reabsorbed in *L. irregularis*, and 2–14 rings reabsorbed in *L. multicolor* (Valdecantos et al., 2007).

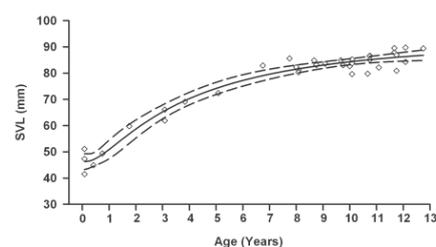


Fig. 5. Logarithmic relationship between SVL and age considering the whole sample of *P. spectabilis*.

Bone resorption is generally considered as the consequence of mechanical constraints and physiological demands (Castanet et al., 1993). Liolaemids resorption rates are high when compared to other similar-sized lizards inhabiting cold temperate habitats (for example *Lacerta agilis* shows 1–2 LAGs partially or completely removed, Roitberg & Smirina, 2006; Guarino et al., 2010). The environmental harshness of the Andes and Patagonian steppe might impose greater physiological demands over liolaemids than the environments where other cold-temperate lizards inhabit. The large periods of inactivity and limited food availability might favour a relocation of minerals deposited in bones to other regions of the body.

As in *P. tenebrosus* and *L. pictus argentinus* (Piantoni et al., 2006a; Gutiérrez et al., 2013; respectively), a sigmoid curve fitted best to the age-length relationship for *P. spectabilis* males and females, thus appearing typical for Patagonian liolaemids. In many other species of lizards, growth fits a logistic model (e.g., Tinkle, 1967; Andrews, 1976, 1982; Dunham, 1978; Schoener & Schoener, 1978; Castanet et al., 1988; El Mouden et al., 1999) or the von Bertalanffy model (James, 1991; Wapstra et al., 2001; Roitberg & Smirina, 2006; Guarino et al., 2010). When considering males and females together, the best fitted equation was the logarithmic function, similar to other liolaemids from Argentinean Puna (*L. irregularis* and *L. multicolor*, Valdecantos et al., 2007). Growth trajectories, however, are generally expected to differ between sexes, given their contrasting energetic demands (Olsson et al., 2002; Cox et al., 2003).

Like most other reptiles, juvenile *P. spectabilis* grow faster than adults, due to an allocation of energy primarily toward growth in juveniles and toward reproduction in adults (Kusano et al., 1995; Measey, 2001; Wapstra et al., 2001; Bruce et al., 2002): sexual maturity is associated with the energy demands of gonadal maturation and other costs associated with reproduction (Andrews, 1982; Shine & Schwarzkopf, 1992; Bernardo, 1993). Females grew faster than males, translating into larger sizes. This contrasts with for example *P. tenebrosus* (Piantoni et al., 2006a), *Homonota darwini* (Piantoni et al., 2006b; Kubisch et al., 2012), *L. irregularis*, *L. multicolor* (Valdecantos et al., 2007), *Iguana iguana* (Zug & Rand, 1987) and *Tupinambis rufescens* (Fitzgerald et al., 1993).

Life-history theory predicts that late maturity at a larger size is favoured by the increment in fecundity or survivorship (Tinkle et al., 1970; Roff, 1992; Kozłowski et al., 2004; Arendt, 2011). The harsh environmental

conditions of Patagonia might have favoured the development of a late maturity life cycle in *P. spectabilis* females. Even when we have to be cautious because of the limited sample size due to working with a vulnerable species, present results showed that *P. spectabilis* females mature later and at a larger size than males. This statement is also sustained by the great heterogeneity in age that was observed for the same body size in both males and females which indicates that sexual maturity might be more dependant of reaching a certain body size as has been found in other lizard species (Zug & Rand, 1987; Leclair & Castanet, 1987; Fitzgerald et al., 1993; Ibagüengoytia & Cussac, 1996; Valdecantos et al., 2007). Particularly, in *Phymaturus* a larger size would increase the survivorship of the offspring by allowing them to reach a greater size at birth rather than increase the fecundity, a common pattern when brood size is small (Olsson et al., 2002). The abundant fat reserves observed in the offspring of *P. spectabilis* (Boretto et al., 2014a), as well as the high parental investment per offspring denoted by large fat bodies and intra-abdominal yolk reserves found in the offspring of *P. punae* (Boretto et al., 2007), *P. antofagastensis* (Boretto, 2009), *P. aguanegra* (Cabezas-Cartes et al., 2010) and *P. zapalensis* (Boretto & Ibagüengoytia, 2009), reinforces this prediction. These reserves could enhance offspring survival, traded against higher investment in offspring which might impede future reproduction for females (Boretto et al., 2007; Boretto & Ibagüengoytia, 2009; Cabezas-Cartes et al., 2010).

Delayed maturity and larger sizes at maturity are common in lizards inhabiting cold climates (Martori et al., 1998; Castanet & Baez, 1991; Andreone & Guarino, 2003). Growth patterns are determined by reaching and maintaining preferred body activity temperatures required for an optimum metabolism (e.g., sprint speed, prey encounter rate, gut-passage rate, food digestion, Avery 1971; Van Damme et al., 1991; Arribas & Galán, 2005; Scharf et al., 2014). In environments with constrained activity periods, thermoregulation efficiency should be under strong selection. The effectiveness of thermoregulation (E , *sensu* Hertz et al., 1993) is higher in *P. tenebrosus* than *P. spectabilis* (Table 1), in line with a larger size at sexual maturity. *Phymaturus tenebrosus* appears more efficient in thermoregulating, which might enhance its capabilities for feeding and growing before reaching sexual maturity. In *L. pictus argentinus*, for example, high altitude populations seem to compensate the lower temperatures and shorter active season by enhancing thermoregulation efficiency, which results in similar ages at sexual maturity, reproductive lifespan and fecundities in both low and high altitude populations (Table 1; Gutiérrez et al., 2010, 2013).

Reduced activity seasons correlate with other ecological variables that select for delayed maturation, large body size and higher longevity (Arribas & Galán, 2005; Horvathova et al., 2013; Scharf et al., 2014). It is expected that lizards living in habitats with long activity seasons may benefit from longer growth opportunities at however higher predation risk (Werner & Anholt, 1993). Given that low mortality is associated with higher longevity, females living in cold environments can thus

compensate the delayed sexual maturity and lower frequency of reproduction by reaching a higher longevity and thus a larger body size (Kubisch et al., 2012). This could explain the higher longevity registered for *P. tenebrosus* (Piantoni et al., 2006a). The risk of predation in turn might be higher for *P. spectabilis*, as a result of a longer active season and a higher abundance of predators (Scolaro et al., 2008; Cabezas-Cartes, 2013).

A longer reproductive life could mitigate the negative effects of delayed maturity, prolonged reproductive cycles and small clutch sizes over the net reproductive rate (R_0). R_0 is higher in *P. tenebrosus* than in *P. spectabilis* (Table 1), due to a longer relative reproductive lifetime (0.71 versus 1.28 years; Piantoni et al., 2006a). In the same way, R_0 of *L. pictus argentinus* is higher than for *P. spectabilis* due to its bigger clutch size (Table 1; Ibagüengoytia & Cussac, 1996). As a result, *P. spectabilis* has the lowest value of net reproductive rate across *Liolaemidae* so far. This suggests that population declines for example caused by bushfires, prolonged drought and volcanic ashfall (see Cabezas-Cartes et al., 2014; Boretto et al., 2014b) can only be followed by rather slow demographic recoveries (Dubey et al., 2013). Considering that *P. spectabilis* has recently been categorised as Vulnerable (Abdala et al., 2012), future studies should focus on the population dynamics of the species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Erika Kubisch for her help in the laboratory and with the analyses of images, and Alejandro Scolaro for kindly lending us some specimens of his collection. This work was partially supported by CONICET (PIP-11420110100033) and FONCYT (PICT-2010-1125). Field work was carried out with authorisation from the Wild Life Service of the Province of Río Negro (Permit #: 132973-DFS-2010). We followed the ASIH/HL/SSAR Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles as well as the regulations detailed in Argentinean National Law #14346.

REFERENCES

- Abdala, C.S., Acosta, J.L., Acosta, J.C., Alvarez, B., et al. (2012). Categorización del estado de conservación de los lagartos de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26, 215–248.
- Adolph, S.C. & Porter, W. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *American Naturalist* 142, 273–295.
- Adolph, S.C. & Porter, W. (1996). Growth, seasonality, and lizard life histories: age and size at maturity. *Oikos* 77, 273–295.
- Andreone, F. & Guarino, F.M. (2003). Giant and long-lived? Age structure in *Macrosclincus coctei*, an extinct skink from Cape Verde. *Amphibia-Reptilia* 24, 459–470.
- Andrews, R.M. (1976). Growth rate in island and mainland anoline lizards. *Copeia* 1976, 477–482.
- Andrews, R.M. (1982). Patterns of growth in reptiles. In *Biology of the Reptilia. Volume 13, Physiology: D. Physiological ecology*, 273–320. Gans, C. & Pough, F.H. (eds.). New York: Academic Press.
- Angilletta, J.M. Jr. (2006). Estimating and comparing thermal

- performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31, 541–545.
- Angilletta, J.M. Jr. (2009). *Thermal adaptation. A theoretical and empirical synthesis*. Oxford: Oxford University Press.
- Angilletta, J.M. Jr., Hill, T. & Robson, M.A. (2002). Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior? A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology* 27, 199–204.
- Angilletta, J.M. Jr., Steury, T.D. & Sears, M.W. (2004). Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and Comparative Biology* 44, 498–509.
- Arendt, J.D. (2011). Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution* 65, 43–51.
- Arribas, O.J. & Galan, P. (2005). Reproductive characteristics of the Pyrenean high-mountain lizards: *Iberolacerta aranica* (Arribas, 1993), *I. aurelioi* (Arribas, 1994) and *I. bonnali* (Lantz, 1927). *Animal Biology* 55, 163–190.
- Avery, R.A. (1971). Estimates of food consumption by the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Journal of Animal Ecology* 40, 351–365.
- Barber, B.J. & Crawford, E.C. (1977). A stochastic dual-limit hypothesis for behavioural thermoregulation in lizards. *Physiological Zoology* 50, 53–60.
- Bauwens, D., Hertz, P.E. & Castilla, A.M. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77, 1818–1830.
- Bernardo, J. (1993). Determinants of maturation in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 8, 166–173.
- Boretto, J.M. (2009). *Ecofisiología reproductiva del género Phymaturus (Liolaemidae): estudio histológico, ultraestructural y bioquímico*. Ph.D Thesis. Argentina: Universidad Nacional del Comahue.
- Boretto, J.M. & Ibagüengoytia, N.R. (2006). Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes and temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27, 25–36.
- Boretto, J.M. & Ibagüengoytia, N.R. (2009). *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: Reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology* 43, 96–104.
- Boretto, J.M., Ibagüengoytia, N.R., Acosta, J.C., Blanco, G.M., Villavicencio, J. & Marinero, J.A. (2007). Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28, 427–432.
- Boretto, J.M., Cabezas Cartes, F., Tappari, F., Méndez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Scolaro, J.A. & Ibagüengoytia, N.R. (2014a). Reproductive biology of *Phymaturus spectabilis* (Liolaemidae): females skip reproduction in cold and harsh environments of Patagonia, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 9, 170–180.
- Boretto, J.M., Cabezas-Cartes, F., Kubisch, E.L., Sinervo, B. & Ibagüengoytia, N.R. (2014b). Changes in female reproduction and body condition in an endemic lizard, *Phymaturus spectabilis*, following the Puyehue volcanic ashfall event. *Herpetological Conservation and Biology* 9, 181–191.
- Bruce, R.C., Castanet, J. & Francillon-Vieillot, H. (2002). Skeletochronological analysis of variation in age structure, body size and life history in three species of desmognathine salamanders. *Herpetologica* 58, 181–193.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33, 261–304.
- Cabezas-Cartes, F. (2013). *Phymaturus spectabilis* (NCN). Predation. *Herpetological Review* 44, 679.
- Cabezas-Cartes, F., Kubisch, E.L. & Ibagüengoytia, N.R. (2014). Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 321A, 164–172.
- Cabezas-Cartes, F., Boretto, J.M., Acosta, J.C., Jahn, G.A., et al. (2010). Reproductive biology of *Phymaturus cf. palluma*: A vulnerable lizard from the highlands of the Andes, San Juan, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 5, 430–440.
- Cabrera, A.L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14, 1–42.
- Cagle, F.R. (1950). The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troostii* (Holbrook). *Ecological Monographs* 20, 31–54.
- Castanet, J. (1978). Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez les lézards. *Acta Zoologica* 59, 35–48.
- Castanet, J. (1979). Données comparatives sur la minéralisation des marques de croissance squelettique chez les Vertébrés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 289, 405–408.
- Castanet, J. (1994). Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40, 174–192.
- Castanet, J. & Báez, M. (1991). Identificación de dos especies de lagartos de un yacimiento sub-fósil de la isla de Hierro (Islas Canarias) con histología ósea. *Revista Española de Herpetología* 5, 43–49.
- Castanet, J. & Roche, E. (1981). Détermination de l'âge chez le lézard des murailles, *Lacerta muralis* (Laurenti, 1768) au moyen de la squeletochronologie. *Revue Suisse de Zoologie* 88, 215–226.
- Castanet, J., Newman, D.G. & Saint Girons, H. (1988). Skeletochronological data on the growth, age and population structure of the tuatara, *Sphenodon punctatus*, on Stephens and Lady Alice Islands, New Zealand. *Herpetologica* 52, 160–171.
- Castanet, J., Francillon-Vieillot, H., Meunier, F.J. & de Ricqlès, A. (1993). Bone and individual aging. In *Bone growth*, 245–283. B.K. Hall (ed.). Boca Raton, CRC Press.
- Cei, J.M. (1986). *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali.
- Charnov, E.L. (2002). Reproductive effort, offspring size and benefit–cost ratios in the classification of life histories. *Evolutionary Ecology Research* 4, 749–758.
- Charnov, E.L. (2005). Reproductive effort is inversely proportional to average adult life span. *Evolutionary Ecology Research* 7, 1221–1222.
- Corbalán, V., Debandi, G. & Kubisch, E. (2013). Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus*

- from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38, 384–389.
- Cox, R.M., Skelly, S.L. & John-Alder, H.B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution* 57, 1653–1669.
- Cruz, F.B., Belver, L., Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., et al. (2009). Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lacks of environmental variation. *Zoology* 112, 425–432.
- Díaz-Gómez, J.M. (2009). Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and Patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38, 1–7.
- Dubey, S., Sinsch, U., Dehling, M.J., Chevalley, M. & Shine, R. (2013). Population demography of an endangered lizard, the blue mountains water skink. *BMC Ecology* 13, 4.
- Dunham, A.E. (1978). Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59, 770–778.
- Dunham, A.E., Miles, D.B. & Reznick, D. (1988). Life history patterns in squamate reptiles. In *Biology of the Reptilia*, 443–511. Gans, C. & Huey, R. (eds). New York: Alan R. Liss.
- El Mouden, E.H., Znari, M. & Brown, R.P. (1999). Skeletochronology and mark-recapture assessments of growth in the North African agamid lizard (*Agama impalearis*). *Journal of Zoology* 249, 455–461.
- Enlow, D.H. (1969). The bone of reptiles. In *Biology of the Reptilia: 1A*, 45–80. Gans, C. & d'A Bellairs, A. (eds). London: Academic Press.
- Espinoza, R.E., Wiens, J.J. & Tracy, C.R. (2004). Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101, 16819–16824.
- Firth, B.T. & Turner, J.S. (1982). Sensory, neural, and hormonal aspects of thermoregulation. In *Biology of the Reptilia*, vol. 12: *Physiology C, Physiological and Ecology*, 213–274. Gans, C. & Pough, F.H. (eds). New York: Academic Press.
- Fitzgerald, L., Cruz, F.B. & Perotti, G. (1993). The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: teiidae) in the dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 27, 70–78.
- Gotthard, K. (2001). Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In *Environment and Animal Development: Genes, Life Histories, and Plasticity*, 287–303. Atkinson, D. & Thorndyke, M. (eds). Oxford: BIOS Scientific Publishers.
- Guarino, F.M., Di Già, I. & Sindaco, R. (2010). Age and growth of the sand lizards (*Lacerta agilis*) from a high Alpine population of north-western Italy. *Acta Herpetologica* 5, 23–29.
- Gutiérrez, J.A., Krenz, J.D. & Ibagüengoytia, N.R. (2010). Effect of altitude on thermal responses of *Liolaemus pictus argentinus* in Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35, 332–337.
- Gutiérrez, J.A., Piantoni, C. & Ibagüengoytia, N.R. (2013). Altitudinal effects on life history parameters in populations of *Liolaemus pictus argentinus* (Sauria: Liolaemidae). *Acta Herpetologica* 8, 9–17.
- Hertz, P.E., Huey, R. & Stevenson, R.D. (1993). Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142, 796–818.
- Horvathova, T., Cooney, C.R., Fitze, P.S., Oksanen, T.A., et al. (2013). Length of activity season drives geographic variation in body size of a widely distributed lizard. *Ecology and Evolution* 3, 2424–2442.
- Huey, R.B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184, 1001–1003.
- Huey, R.B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In *Biology of the Reptilia*, 25–91. Gans, C. & Pough, F. H. (eds). New York: Academic Press.
- Huey, R.B. & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51, 363–384.
- Hurvich, C.M. & Tsai, C.L. (1989). Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76, 297–307.
- Ibagüengoytia, N.R. (2004). Prolonged cycles as a common reproductive pattern in viviparous lizards species from Patagonia, Argentina: reproductive cycles of *Phymaturus patagonicus*. *Journal of Herpetology* 38, 73–79.
- Ibagüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (1996). Reproductive biology of *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): a biennial viviparous lizard? *Herpetological Journal* 6, 137–143.
- Ibagüengoytia, N.R., Acosta, J.C., Boretto, J.M., Villavicencio, H.J., et al. (2008). Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72, 1620–1630.
- James, C.D. (1991). Growth rates and ages at maturity of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in Central Australia. *Journal of Herpetology* 25, 284–295.
- Kozłowski, J., Czarnołęski, M. & Dańko, M. (2004). Can optimal resource allocation models explain why ectotherms grow larger in cold? *Integrative and Comparative Biology* 44, 480–493.
- Kubisch, E., Piantoni, C., Williams, J., Sclaro, A., et al. (2012). Do higher temperatures increase growth in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkota: Phyllodactylidae)? A skeletochronological assessment analyzed in temporal and geographic scales. *Journal of Herpetology* 46, 587–595.
- Kusano, T., Fukuyama, K. & Misshayita, N. (1995). Age determination of the stream frog *Rana sakurarii* by skeletochronology. *Journal of Herpetology* 29, 625–628.
- Leclair, R. & Castanet, J. (1987). A skeletochronological assessment of age and growth in the frog *Rana pipiens* Schreber (Amphibia, Anura) from southwestern Quebec. *Copeia* 1987, 361–369.
- Lobo, F. & Quinteros, S. (2005). A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45, 143–177.
- Martoja, R. & Martoja Pierson, M. (1970). *Técnicas de histología animal*. Barcelona: Toray-Masson.
- Martori, R., Cardinale, L. & Vognolo, P. (1998). Growth in a population of *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropiduridae) in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 19, 1–9.
- Measey, G.J. (2001). Growth and ageing of feral *Xenopus laevis* (Daudin) in South Wales, UK. *Journal of Zoology* 254, 547–555.
- Morando, M., Avila, L.J., Perez, C.H.F., Hawkins, M.A. & Sites, J.W. Jr. (2013). A molecular phylogeny of the lizard genus

- Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66, 694–714.
- Ogle, D.H. (2011). FSA: fisheries stock analysis. R package version 0.4.30. Available from: <http://www.rforge.net/FSA/>.
- Olalla-Tárraga, M.A., Rodríguez, M.A. & Hawkins, B.A. (2006). Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography* 33, 781–793.
- Olsson, M., Shine, R., Wapstra, E., Ujvari, B. & Madsen, T. (2002). Sexual dimorphism in lizard body shape. The roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution* 56, 1538–1542.
- Patnaik, B.K. & Behera, H.N. (1981). Age-determination in the tropical agamid garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin) based on bone histology. *Experimental Gerontology* 16, 295–307.
- Piantoni, C., Ibagüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (2006a). Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. *Amphibia-Reptilia* 27, 385–392.
- Piantoni, C., Ibagüengoytia, N.R. & Cussac, V.E. (2006b). Growth and age of the southernmost nocturnal gecko *Homonota darwini*: a skeletochronological assessment. *Amphibia-Reptilia* 27, 393–400.
- Pincheira-Donoso, D., Scolaro, J.A. & 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.
- R Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.R-project.org/>.
- Roff, D.A. (1992). *The evolution of life histories: theory and analysis*. New York: Chapman & Hall.
- Roitberg, E.S. & Smirina, E.M. (2006). Age, body size and growth of *Lacerta agilis boemica* and *L. strigata*: a comparative study of two closely related lizard species based on skeletochronology. *Herpetological Journal* 16, 133–148.
- Scharf, I., Feldman, A., Novosolov, M., Pincheira-Donoso, D., et al. (2014). Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/geb.12244.
- Schoener, T.W. & Schoener, A. (1978). Estimating and interpreting body-size growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978, 390–405.
- Scolaro, A. (2005). *Reptiles Patagónicos Sur: Una guía de campo*. Trelew: Universidad Nacional de la Patagonia.
- Scolaro, A. (2006). *Reptiles Patagónicos Norte: Una guía de campo*. Trelew: Universidad Nacional de la Patagonia.
- Scolaro, J.A., Ibagüengoytia, N.R. & Pincheira-Donoso, D. (2008). When starvation challenges the tradition of niche conservatism: On a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudoarborescent foraging behaviour (Iguania, Liolaemidae). *Zootaxa* 1786, 48–60.
- Sears, M.W. & Angilletta, M.J. Jr. (2004). Body size clines in *Sceloporus* lizards: proximate mechanisms and demographic constraints. *Integrative and Comparative Biology* 44, 433–442.
- Shine, R. & Schwarzkopf, L. (1992). The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. *Evolution* 46, 62–75.
- Smirina, E.M. & Ananjeva, N.B. (2007). Growth layers in bones and acrodont teeth of the agamid lizard *Laudakia stoliczka* (Blanford, 1875) (Agamidae: Sauria). *Amphibia-Reptilia* 28, 193–204.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F. (1969). *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. USA: W.H. Freeman and Co.
- Speziale, K. & Ezcurra, C. (2012). The role of the outcrops in the diversity of the Patagonian vegetation: relicts of glacial paleo-flora? *Flora* 207, 141–149.
- Stearns, S.C. (2000). Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87, 476–486.
- Tinkle, D.W. (1967). The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan* 132, 1–182.
- Tinkle, D.W., Wilbur, H.M. & Tinley, S.G. (1970). Evolution strategies in lizard reproduction. *Evolution* 24, 55–75.
- Valdecantos, S., Lobo, F. & Martínez, V. (2007). Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 21, 31–44.
- Valdecantos, S., Martínez, V., Lobo, F. & Cruz, F.B. (2013). Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38, 126–134.
- Van Damme, R., Bauwens, D. & Verheyen, R.F. (1991). The thermal-dependence of feeding-behavior, food-consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5, 507–517.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10, 181–213.
- Wapstra, E., Swain, R. & O'Reilly J.M. (2001). Geographic variation in age and size at maturity in a small Australian viviparous skink. *Copeia* 3, 646–655.
- Werner, E.E. & Anholt, B.R. (1993). Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist* 142, 242–272.
- Zug, G.R. & Rand, A.S. (1987). Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: testing skeletochronology in a tropical lizard. *Amphibia-Reptilia* 8, 237–250.

Accepted: 12 December 2014

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quisiera agradecer a todo el grupo de trabajo (Nora, Jor, Eri, Jime, Maru, Marlin, Sole, Joel) porque desde el primer día que empecé mi doctorado me sentí muy cómodo y a gusto en el ambiente de trabajo lo que contribuyo a que pueda desarrollarme mucho mejor durante la carrera.

Quisiera agradecer a mi directora, la Dra. Nora Ibargüengoytía, por abrirme las puertas de su laboratorio para desarrollar mi tesina de grado y motivarme para que publique mis resultados de la tesina. Gracias a esto pude obtener la beca que permitió realizar este doctorado. Además, quisiera agradecerle por transmitirme su experiencia en el trabajo de campo, sus consejos, correcciones, contribuciones y por la libertad con la que pude trabajar durante mi doctorado. Finalmente, me gustaría agradecerle la posibilidad que me dio de conocer y trabajar con investigadores de distintas partes del mundo que enriquecieron mucho mi formación y aportaron a esta tesis.

Un agradecimiento especial para mi co-directora, la Dra. Jorgelina Boretto, por su constante ayuda y motivación durante la carrera. En especial, quiero agradecerle la gran ayuda que me dio para poder incluir a las 4 especies estudiadas en esta tesis. Quiero agradecerle también sus consejos y la buena onda con la que me ayudo a encarar las dificultades lógicas que aparecen en el transcurso de una tesis.

A mis compañeras y amigas del laboratorio, Jimena Fernandez y Erika Kubisch. A Jime, compañera de cursada, fuente de consulta permanente durante el doctorado compartiendo papers, información, dudas, programas, etc... A Eri por su invaluable ayuda en las campañas, en los análisis estadísticos, en la esqueletocronología y por su enfoque crítico de las cosas que muchas veces contribuyo a mejorar aspectos de la tesis.

Un muy especial agradecimiento a la Dra. Monique Halloy por su invaluable aporte al estudio del cuidado parental de esta tesis, su predisposición a venir a Bariloche y analizar los videos con nosotros y transmitirnos un poco de su vasta experiencia y sabiduría en el campo del comportamiento.

Un especial agradecimiento al jurado de esta tesis los Dres. Antenucci, Chiaraviglio y Piña que con sus comentarios y observaciones contribuyeron a mejorar significativamente esta tesis.

Quisiera agradecer también al Dr. Fausto Mendez de la Cruz por aceptar ser director de las dos becas de CONICET que permitieron desarrollar este doctorado y por sus consejos y colaboración en el trabajo de campo.

Al Dr. Alejandro Scolaro por mostrarse siempre predispuesto a responder mis inquietudes sobre los *Phymaturus* y por su invalorable aporte en las campañas a la Línea Sur.

Al Dr. Barry Sinervo por su valiosa ayuda en las campañas de muestreo y por transmitirme algo de su enorme conocimiento y su pasión por los “lizards”.

Al Dr. Donald Miles por su gran ayuda con los análisis filogenéticos y por su paciencia y buena predisposición a responder mis inquietudes.

Al Dr. John Krenz por sus comentarios y observaciones sobre el capítulo de cuidado parental.

A los amigos y compañeros que me ayudaron en las distintas campañas: Nora Ibargüengoytía, Jorgelina Boretto, Erika Kubisch, Barry Sinervo, Alejandro Scolaro, Fausto Mendez de la Cruz, Rafa Lara, Sergio Naretto, Maru Fernandez, Carla Piantoni, Leandro Becker, Seba Marquez, Juan Escobar, Agustín Gregori y a nuestros choferes Pepe y Mauricio.

A la Dra. Marlin Medina por su ayuda con los análisis de PGLS.

Al Dr. Victor Cussac y al Lic. Juan Mauro Chiarello por su ayuda en la fase de preparación de preparados histológicos.

A Ricardo Derbes por su incalculable ayuda para recuperar los videos de comportamiento a los que no podíamos acceder por un accidente con un disco extraíble. Gracias a su ayuda pude incluir el capítulo de cuidado parental en esta tesis.

A la comunidad de Ingeniero Jacobacci que siempre nos recibió de la mejor manera y mostrando la mayor predisposición para que estemos cómodos durante nuestras campañas. En especial, quiero agradecer a Hector Mondillo, Fermin Franco y Marta por facilitarnos nuestra estadía en los gimnasios del pueblo.

A mis amigos Javo Barragán, Agu Gregori y Fer Reyes por su interés y predisposición a darme una mano en lo que sea durante la carrera.

Quisiera agradecer a mis padres por permitirme elegir libremente mi vocación, solventar mi carrera en Córdoba y darnos una gran mano con la mudanza a Bariloche. Les estaré siempre agradecido por permitirme seguir mi vocación y poder vivir de lo que me gusta hacer. Quiero agradecer también a mi hermana, Ale, por su compañerismo y buena onda que siempre me transmitió en momentos complicados de la carrera.

A mi abuela Mabel que siempre se interesó en mi carrera y me motivó a seguir adelante. A toda mi familia: tíos, primos, suegros, cuñados, por su interés y motivación durante la carrera.

Finalmente, quisiera dedicar esta tesis a mi compañera de ruta, Lau Castro, por jugársela por mí y mudarse a Bariloche para empezar una nueva vida dejando atrás muchas cosas en Neuquén. Agradezco también a mi hijo Fausti por ser mi cable a tierra y por sus largas siestas que me permitieron trabajar en casa todas las tardes y poder completar esta tesis en tiempo y forma.

Creo que están todos, pero si me olvido de alguien sepan disculpar!

A las instituciones que brindaron algún tipo de apoyo y posibilitaron la realización de esta tesis: Universidad Nacional del Comahue, INIBIOMA, Municipalidad de Ingeniero Jacobacci, CONICET, National Geographic Society e Idea Wild. A la Dirección de Fauna de la Provincia de Río Negro por otorgarnos los permisos de investigación:

La realización de esta Tesis Doctoral fue posible gracias a las siguientes becas y subsidios:

- ✓ Beca de Postgrado Tipo I. CONICET.
- ✓ Beca de Postgrado Tipo II. CONICET.
- ✓ Proyecto CONICET PIP-1142011010003: *“Balance energético entre crecimiento y reproducción en lagartos patagónicos del género Phymaturus (Liolaemidae) con estructura de núcleos familiares: crecimiento, esfuerzo reproductivo y mecanismos de selección por parentesco”*.

- ✓ Proyecto FONCyT PICT-2010-1125: “*Estudio comparado del crecimiento, longevidad y esfuerzo reproductivo de especies del género Phymaturus en condiciones de diferente rigurosidad climática.*”
- ✓ Proyecto National Geographic Society, Committee for Research and Exploration 9154-12: “*Lizards Vulnerability to Global Warming Aggravated by Volcanic Ashes.*”
- ✓ Subsidio de Equipamiento de IDEA WILD.
- ✓ Proyecto (IBOL-CONICET): “*Conservación de la biodiversidad y preservación de muestras biológicas para el barcode a partir del estudio de los efectos del calentamiento global en reptiles.*”