

Reproducción y ciclo de cuerpos grasos de *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina

MARÍA P. CABRERA^{1*} & GUSTAVO J. SCROCCHI^{1,2}

¹Instituto de Herpetología, Departamento Zoología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000. San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina. ²UEL-CONICET, Fundación Miguel Lillo. E-mail: mpcabrera@lillo.org.ar; gustavo.scrocchi@gmail.com.

Abstract: Reproduction and fat bodies cycle of *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) from Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. The reproductive pattern is a characteristic of major importance to understand the life history of a species, which depends of evolutionary history and ecology. We described the reproduction. We analyzed the reproductive and fat bodies cycle in males and females, and its relation with temperature, photoperiod and precipitation. *Liolaemus espinozai* is an oviparous species with a typical seasonal Spring-Summer reproductive pattern, starting its ovulation and fecundation in Spring, and its oviposition and hatching in Summer. Female reproductive activity begins with yolked follicles in November; from December to middle January oviductal eggs can be observed and from middle January to early February females show distended oviduct. Male activity begins at the end of September, its testicle volume increases, and reaches the maximum in November. Later, the volume decreases and is minimal between January and March. The number of eggs varies from 2 to 7 and is correlated with the SVL, indicating that bigger females have more eggs. The pattern is similar to that of phylogenetically closer species.

Key words: lizards, oviparous, reproductive pattern, temperate climate.

Resumen: El patrón reproductivo es una de las principales características de la historia de vida de los organismos. Este patrón depende tanto de historia evolutiva de los organismos como de los factores externos. Se estudió la reproducción de *Liolaemus espinozai* en Campo El Arenal, Catamarca. Se analizó el ciclo reproductivo y de los cuerpos grasos de machos y hembras y sus relaciones con la temperatura, fotoperíodo y precipitación. La especie es ovípara y exhibe un patrón reproductivo estacional típico de primavera - verano, con ovulación y fecundación de primavera y puesta y eclosión de verano. La actividad reproductiva de las hembras empieza en noviembre con folículos vitelogénicos; desde diciembre pueden observarse huevos en oviducto y a mediados de enero hasta principios de febrero aparecen hembras con oviducto distendido. Los machos presentan actividad desde fines de septiembre con máximo volumen testicular hasta noviembre, luego estos valores descienden hasta su expresión mínima entre enero y marzo. El tamaño de la puesta varió de 2 a 7 huevos y se correlacionó con el tamaño de la hembra indicando una tendencia a que individuos mayores tengan posturas mayores. La especie muestra un patrón con características similares a lo encontrado para especies filogenéticamente cercanas.

Palabras clave: lagartijas, ovíparos, patrón reproductivo, clima templado.

INTRODUCCIÓN

El patrón reproductivo, la tasa de crecimiento y la supervivencia son las principales características de la historia de vida de los organismos (Stearns, 1992). El tamaño o edad en que un individuo adquiere su madurez sexual, el tamaño de la puesta y la fenología reproductiva inciden sobre el reclutamiento y por tanto sobre la estabilidad del tamaño poblacional (Dunham *et al.*, 1988).

Los patrones reproductivos en los escamados

han sido relacionados con factores ambientales y con la filogenia. Según Fitch (1982), el ambiente ejerce fuerte influencia sobre los patrones reproductivos en saurios; para Vitt (1986), este efecto ambiental queda sujeto a la historia biogeográfica y al acervo genético de la especie. Para Dunham & Miles (1985), el patrón reproductivo de cada especie depende tanto de factores extrínsecos como de factores intrínsecos, principalmente la filogenia y la historia biogeográfica del grupo. En algunos taxones de lagartijas, la baja variabilidad

de los rasgos reproductivos revela la influencia de la historia filogenética (Ballinger, 1983; Dunham & Miles, 1985), por ejemplo, lagartijas del género *Anolis*, así como todos los gecónidos y gimnoftálmidos, tienen puestas de 1 o 2 huevos (Pianka & Vitt, 2003). Por el contrario, en especies con amplia distribución los rasgos reproductivos pueden variar, implicando que otros factores influyen en ellos (p. ej., variables ambientales y limitaciones morfológicas; Charnov *et al.*, 2007). En las regiones tropicales, las precipitaciones, la estacionalidad y la previsibilidad han sido consideradas los factores más importantes que configuran la biología reproductiva de una especie (Fitch, 1985). En regiones de clima templado, las variaciones de la temperatura y el fotoperíodo, a lo largo del año, inciden sobre el ciclo reproductivo de las especies ovíparas, resultando en un ciclo reproductivo estacional, y pudiendo, en el caso de grandes variaciones, determinar un receso reproductivo (Verrastro & Rauber, 2013). Las lagartijas de zonas templadas están limitadas por la necesidad de reproducirse durante sus meses activos, y están sujetas a las condiciones ambientales, con el momento de los principales eventos en el ciclo reproductivo orientado a las demandas térmicas y energéticas de cada fase (Saint Girons, 1985). El patrón de actividad reproductiva estacional con la máxima actividad en primavera-verano, se considera el patrón más típico de especies ovíparas de hábitats con ambientes estacionales en los escamados. En este patrón, la gonadogénesis se da en la primavera con subsecuente cortejo, cópula y ovulación (Fitch, 1970; Cuellar & Cuellar, 1977). Las causas últimas en la ubicación temporal de los ciclos reproductivos de las especies son aquellas inherentes a la especie, existiendo a su vez causas próximas o factores a los cuales el organismo responde dependiendo de su plasticidad genética; así, tanto los ciclos reproductivos, como el tamaño de la postura, son atributos poblacionales que son resultado de una combinación de caracteres genéticos como de respuestas directas de los individuos a las variantes ambientales (Fitch, 1985).

Los cuerpos grasos abdominales representan almacenamiento de lípidos, y una gran cantidad de literatura sobre lagartijas indica que algunas especies usan estos lípidos durante la hibernación (Dessauer, 1955; Mueller, 1969; Derickson, 1974), mientras que otras los usan durante la reproducción (Hahn & Tinkle, 1965; Licht & Gorman, 1970). En varias especies, el volumen de estos varía inversamente con el desarrollo gonadal y la actividad reproductiva (Vitt & Cooper, 1985;

Ramírez Pinilla, 1991a, 1994; Rocha, 1992; Benabib, 1994; Huang, 1998; Vrcibradic & Rocha, 1998; Wiederhecker *et al.*, 2002). Esta relación inversa, generalmente resulta de la utilización de la grasa almacenada durante la temporada no reproductiva, para la maduración de las gónadas y el mantenimiento de la actividad reproductiva durante la temporada reproductiva. En hembras, los cuerpos grasos pueden usarse para la vitelogenénesis y la nutrición invernal (Hahn & Tinkle, 1965; Goldberg, 1972; Guillette & Casas Andreu, 1981; Guillette & Bearce, 1986), mientras que en machos, estos pueden contribuir al reclutamiento testicular, el comportamiento de cortejo y nutrición invernal (Goldberg, 1971; Ruby, 1977; Guillette & Casas-Andreu, 1981; Guillette & Bearce, 1986). Por lo tanto, el análisis de los cambios estacionales en el almacenamiento de grasa puede ser útil en la interpretación de los ciclos reproductivos de lagartijas (Vitt & Cooper, 1985).

El género *Liolaemus* posee aproximadamente 270 especies válidas (Abdala & Quinteros, 2014; Verrastro *et al.*, 2017); fue dividido en dos subgéneros, *Liolaemus* sensu stricto (grupo chileno) y *Eulaemus* (grupo argentino) por Laurent (1985), posteriormente corroborada por Schulte *et al.* (2000) y Espinoza *et al.* (2004). Es uno de los dos géneros de lagartijas más diverso del mundo, con especies distribuidas en América del Sur, desde Tierra del Fuego hasta Perú (Etheridge, 1995); por tal motivo es un taxón ideal para el análisis de estrategias reproductivas de lagartijas en un contexto ambiental y filogenético. Para este género se han descrito diferentes patrones reproductivos que incluyen modalidades ovíparas y vivíparas con ciclos anuales, estacionales y bienales (Ramírez Pinilla, 1991a; 1992; Rocha, 1992; Ramírez Pinilla 1994, 1995; Cruz & Ramírez Pinilla, 1996; Ibargüengoytía & Cussac, 1996; Martori & Aun, 1997; Aun & Martori, 1998; Ibargüengoytía & Cussac, 1998; Vega & Bellagamba, 2005; Cánovas *et al.*, 2006; Martori & Aun, 2010; Medina & Ibargüengoytía, 2010; Verrastro & Rauber, 2013; Semhan *et al.*, 2013; entre otros), pero se desconoce aún el potencial reproductivo de la mayoría de las especies (Ávila *et al.*, 2000).

Liolaemus espinozai pertenece al subgénero *Eulaemus*, grupo *laurenti*, y dentro de este al grupo *darwinii* (Abdala, 2005), junto a *L. abaucan*, *L. cinereus*, *L. diaguita*, *L. koslowskyi*, *L. montanezi*, *L. pacha*, *L. quilmes* y *L. uspallatensis*, además de los clados *ornatus* y *grosseorum* (Abdala & Quinteros, 2014). Es una especie de tamaño mediano (58 mm de longitud hocico-

cloaca-LHC, 49,5-62,8 mm [Cabrera & Scrocchi, 2012]), cuya distribución se encuentra restringida a Campo El Arenal, provincia de Catamarca, Argentina (Abdala, 2005).

El objetivo del presente trabajo fue estudiar el ciclo reproductivo en machos y hembras de *Liolaemus espinozai* y evaluar su relación con las variables climáticas (temperatura, precipitación y fotoperíodo); además, conocer el ciclo de cuerpos grasos y su relación con el volumen gonadal y con las variables térmicas. Relacionar los resultados con otras especies del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio. El sitio de estudio está ubicado en Campo El Arenal (27°07'5" S y 66°13'05" W, 2462 m.s.n.m.), departamento Andalgalá, provincia de Catamarca, Argentina. Es una región perteneciente a las provincias fitogeográficas del Monte y Prepuna (Cabrera, 1976); la vegetación herbácea es pobre y el suelo tiene una alta proporción de superficie desnuda; el clima es desértico, con inviernos secos y veranos cálidos y marcada amplitud térmica diaria. Las precipitaciones son muy escasas y exclusivamente en verano, el promedio anual oscila entre 100-200 mm anuales. Los datos de temperatura del aire y precipitación fueron obtenidos de la estación meteorológica del aeropuerto de La Alumbra (27°4'36.99" S, 66°35'37.20" W); los datos del fotoperíodo fueron obtenidos del sitio web www.tutiempo.net.

Toma de datos de ejemplares. Se colectaron ejemplares juveniles y adultos desde diciembre de 2007 a diciembre de 2009; fueron sacrificados por sobreenestesia con tiopental sódico, fijados con formaldehído al 10%, mantenidos en alcohol al 70% y depositados en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo. Se midió LHC (longitud hocico-cloaca) y se obtuvo el peso total (antes de la fijación), luego se disecaron los tractos reproductivos de cada ejemplar.

Se extrajeron las gónadas, en machos sólo el testículo derecho y en hembras ambos ovarios y oviductos; se midió largo y ancho (con calibre Vernier de 0,02 mm de precisión) y se calculó el volumen con la fórmula del esferoide: $\frac{4}{3}\pi (\frac{1}{2}L) * (\frac{1}{2}A)^2$ donde L = largo y A = ancho. El tamaño mínimo de madurez sexual se evaluó por presencia de testículos agrandados en los individuos de menor talla. La presencia de folículos vitelogénicos o huevos en oviducto se utilizaron como indicadores de actividad reproductiva, y el tamaño mínimo de madurez sexual se evaluó con base en la presencia de éstos en el individuo más

pequeño; la existencia de más de una postura se determinó por la presencia simultánea de huevos en oviducto y folículos vitelogénicos y/u oviductos ensanchados. Las hembras adultas se clasificaron según la condición reproductiva de acuerdo con Licht & Gorman (1970) en: previtelogénica (sin folículos vitelogénicos, ni presencia de huevos en los oviductos), vitelogénica (con folículos vitelogénicos, diámetro mayor a 2 mm, de color amarillo), y ovígeras (con huevos en oviducto).

Se extrajeron los dos cuerpos grasos abdominales y se pesaron con 0.0001 gr de precisión.

Análisis estadísticos. Se analizó la relación del volumen testicular, número de huevos y peso de los cuerpos grasos abdominales con la LHC, mediante regresión de Spearman; con el fin de eliminar el efecto del tamaño sobre el volumen de las gónadas y cuerpos grasos, se trabajó con los residuos estandarizados. Para evaluar si hay diferencias en el volumen testicular por año y por mes, se realizó Kruskal-Wallis. Para evaluar la relación del volumen gonadal y de los cuerpos grasos con las variables climáticas (temperatura media, fotoperíodo medio y precipitación media), se llevó a cabo una regresión de Spearman. Para comparar si el peso de los cuerpos grasos varió entre los diferentes meses, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA).

RESULTADOS

La hembra de menor tamaño reproductivamente activa, fue de 45.08 mm (LHC), la más grande 68.74 mm, y el tamaño medio fue de 55.30 mm, (DE = 5.07, $n = 56$). No se hallaron hembras con huevos oviductales y folículos vitelogénicos simultáneamente y mostraron actividad reproductiva durante la primavera y principios del verano (desde octubre a enero): hembras con folículos vitelogénicos se hallaron durante los meses de octubre y noviembre; los huevos oviductales se encuentran en diciembre y enero (Fig. 1). El tamaño de la puesta, determinado como el número de huevos presentes en ambos oviductos, varió entre 2 a 7 huevos (Media = 4.42, DE = 1.34, $n = 14$) y se correlacionó positivamente con la LHC ($r = 0.5912$, $p = 0.0260$; Fig. 2); el número de folículos vitelogénicos varió entre 3 y 10 (Media = 5, DE = 1.88, $n = 19$) y también se relacionó con el tamaño de la hembra (LHC) ($r = 0.6234$, $p = 0.0043$; Fig. 2).

El macho de menor tamaño reproductivamente activo, fue de 45.74 mm (LHC), el más grande 64.80 mm y el tamaño medio fue de 57.72 mm (DE = 3.84 mm, $n = 79$). Los mayores valores del

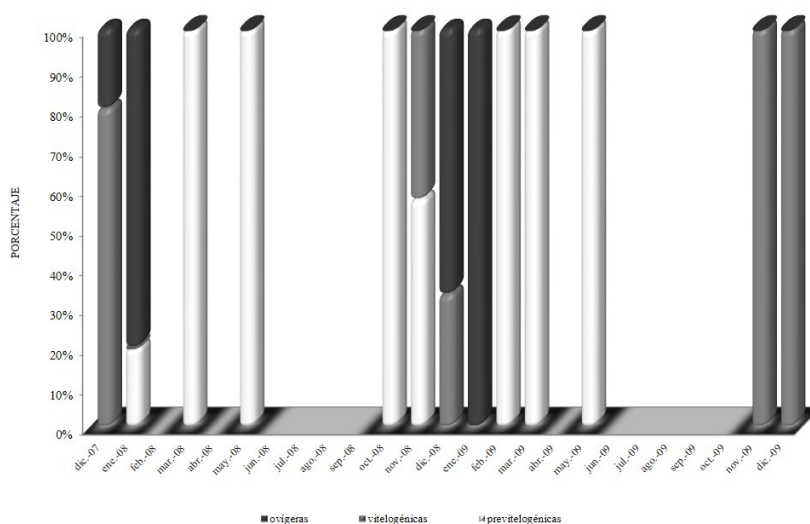


Figura 1. Distribución mensual (en porcentaje) de la actividad reproductiva de hembras.

volumen testicular se observaron durante octubre y noviembre, fueron decreciendo hacia fines de la primavera y los menores valores se obtuvieron en el verano, entre enero y marzo (Kruskal-Wallis, $p < 0.0001$; Fig. 3).

El volumen ovárico mostró una relación positiva con la temperatura ($r = 0.3277$, $p = 0.0137$) y negativa con la precipitación ($r = -0.5110$, $p < 0.0001$), pero no hubo relación con el fotoperíodo ($r = 0.0975$, $p = 0.4745$). En machos, el volumen testicular se correlacionó de manera inversa con la precipitación ($r = -0.5308$, $p < 0.0001$), pero no se encontró relación con el fotoperíodo ($r = -0.2094$, $p = 0.0559$), ni con la temperatura ($r = -0.0877$, $p = 0.4276$).

En hembras no se encontró relación entre el peso de los cuerpos grasos y la LHC ($r = 0.2030$, $p = 0.1917$) y tampoco con el volumen de los ovarios ($r = -0.0012$, $p = 0.9937$). Los cuerpos grasos variaron significativamente entre meses (ANOVA, $p = 0.0310$), con los máximos valores desde marzo a mayo y los mínimos en diciembre y enero. No se observó relación con la precipitación ($r = 0.1015$, $p = 0.5170$), ni con la temperatura ($r = -0.2804$, $p = 0.0686$), pero sí se correlacionó de manera inversa con el fotoperíodo ($r = -0.5639$, $p < 0.0001$).

En machos se encontró que sí hay relación entre el peso de los cuerpos grasos y la LHC ($r = 0.3814$, $p = 0.0016$); el peso de estos varió significativamente entre meses (ANOVA, $p = 0.0002$), con los máximos valores desde marzo a mayo y los mínimos en diciembre y enero. No hay relación entre el peso de los cuerpos grasos y el vo-

lumen testicular ($r = 0.1048$, $p = 0.4025$). Existe relación inversa y significativa con la temperatura ($r = -0.4569$, $p = 0.0001$), y el fotoperíodo ($r = -0.5236$, $p < 0.0001$), pero no con la precipitación ($r = 0.1143$, $p = 0.3608$).

DISCUSIÓN

Los patrones reproductivos en los reptiles son altamente variables, y el género *Liolaemus* no es la excepción. En este género, el patrón más común es el encontrado en especies ovíparas de ambientes templados, donde la reproducción ocurre durante la primavera y el verano (Ramírez Pinilla, 1991a) y está relacionado a la altitud y/o latitud de los hábitats que ocupan. Este es el patrón encontrado en *L. espinozai* y en otras especies del subgénero *Eulaemus*: *L. wiegmanni* (Ramírez Pinilla, 1991b), *L. chacoensis*, *L. melanops*, *L. scapularis* y *L. cuyanus* (Ramírez Pinilla, 1991a), *L. quilmes* y *L. pacha* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. lutzae* (Duarte Rocha, 1992), *L. multi-maculatus* (Vega, 1997) y *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010); dentro del subgénero *Liolaemus* sensu stricto, también hay varias especies ovíparas con este mismo patrón: *L. kuhlmanni* (Ortiz & Zunino, 1976), *L. nigromaculatus* y *L. zapallarensis* (Ortiz, 1981), *L. saxatilis* (Aun & Martori, 1998) y *Liolaemus occipitalis* (Verrastro & Rauber, 2013). Por otro lado, el patrón parcial de otoño también se encuentra en algunas especies de *Eulaemus*, por ejemplo, *L. fitzingeri* y *L. rothi* (Ramírez Pinilla, 1991a) y *L. boulengeri* (Ramírez Pinilla, 1991a; Medina e Ibargüengoytia,

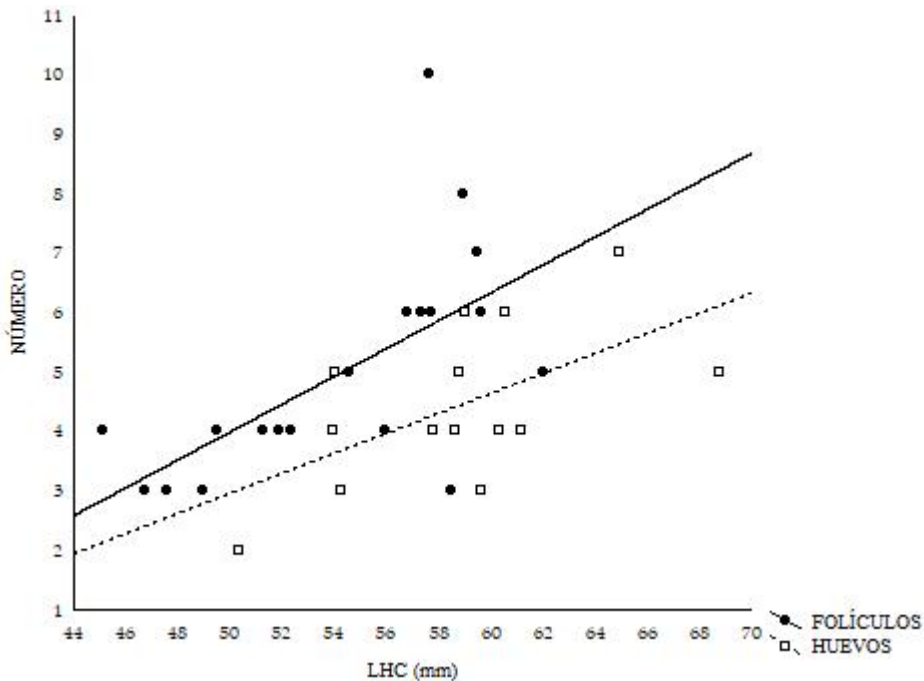


Figura 2. Regresión entre el número de huevos y número de folículos vitelogénicos con la Longitud Hocico-Cloaca (LHC).

2010) y en *Liolaemus* sensu stricto, por ejemplo, *L. bitaeniatus*, *L. bibronii*, *L. chiliensis*, *L. nitidus* y *L. ramirezae* (Ramírez Pinilla, 1991a) y *L. gracilis* (Vega & Bellagamba, 2005). Al parecer y de acuerdo con Guillette & Casas-Andreu (1980), la mayoría de las especies de saurios que presentan actividad reproductiva parcial o total de otoño son de grandes alturas, existiendo un componente altitudinal y/o latitudinal en la distribución temporal de las diferentes fases de la actividad reproductiva (Ramírez Pinilla, 1992).

Las hembras vitelogénicas se observan desde octubre hasta diciembre, presentando un ciclo más corto que los encontrados para otras especies emparentadas filogenéticamente. En *L. quilmes*, las hembras tienen folículos vitelogénicos desde octubre a enero (Ramírez Pinilla, 1992), en *L. scapularis* (Ramírez Pinilla, 1994) de septiembre a febrero y en *L. wiegmanni* (Martori & Aun, 1997) y *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001), de agosto a febrero; en *L. koslowskyi* se encontró diferente duración en dos localidades de distinta altura, en Pomán (Catamarca) a 700 m de altura, se encontraron hembras vitelogénicas desde octubre a marzo (Aun & Martori, 1998), mientras que para la población de mayor altura, en Anillaco (La Rioja) a 1350 m, se encontraron de octubre a enero (Martori & Aun, 2010).

El período de huevos oviductales de *L. espinozai* también difirió respecto a las otras especies, extendiéndose de diciembre a enero, mientras que Ramírez Pinilla (1992), encontró que en *L. quilmes* (población a 1600 m.s.n.m.), las hembras tienen huevos en oviducto a partir de enero, y para *L. pacha* (2700 m.s.n.m.), encontró huevos oviductales en noviembre; Aun & Martori (1998), para *L. koslowskyi* en Pomán, encontraron hembras con huevos en oviducto en diciembre y en marzo, y en la población de Anillaco (Martori & Aun, 2010), estuvieron grávidas de noviembre a febrero; para *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001), se encuentran huevos en oviducto desde octubre a febrero. Por último, en *L. espinozai* no se encontraron huevos en oviducto y folículos vitelogénicos simultáneamente, mientras que para *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001) y *L. koslowskyi* (Aun & Martori, 1998), sí se encuentran en simultáneo, evidenciando una segunda postura. En base al análisis del ciclo representado por estas especies, las cuales pertenecen al mismo grupo filogenético, y se encuentran en ambientes con condiciones similares, se observa una tendencia a acortar el período reproductivo y a tener solo una postura con el incremento de la altitud.

El patrón reproductivo de *Liolaemus espinozai*, con la puesta ocurriendo en el mes de enero,

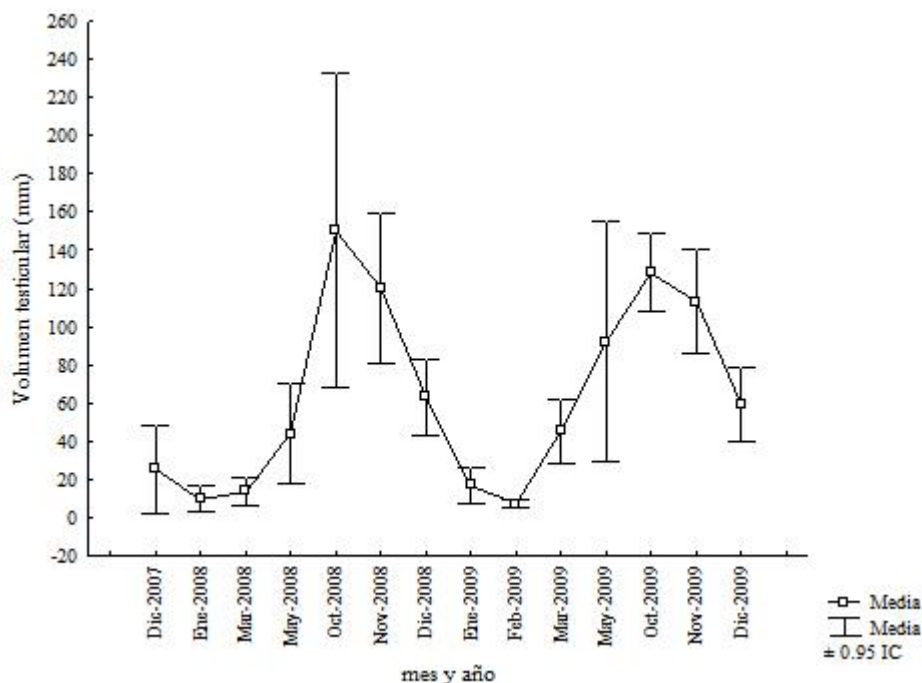


Figura 3. Variación mensual del volumen testicular. IC= intervalo de confianza.

en donde las temperaturas son de las más altas del año, podría ser favorable, ya que éstas afectan las condiciones térmicas de los nidos y condicionan la supervivencia de los huevos y el crecimiento y supervivencia de las crías (Overall, 1994). Una de las ventajas de este ciclo reproductivo, en donde las crías nacen en el verano, es la mayor disponibilidad de recursos al inicio de la temporada de crecimiento y alimentación, de corta duración en ambientes de grandes latitudes y altitudes (Guillette & Casas-Andreu, 1980; Guillette & Bearce, 1986). El período de nacimientos de *L. espinozai* coincide con el de las otras especies del grupo: *L. quilmes* y *L. pacha* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001) y *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010).

El tamaño reproductivo mínimo de las hembras y el de la puesta fue similar a lo encontrado para *L. quilmes* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001) y *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010). El tamaño medio de la puesta se encuentra dentro del rango de 4 a 6 huevos que exhiben las lagartijas *Liolaemus* ovíparas de las regiones subtropical y templada de Argentina (Cei, 1993), al igual que algunas especies del subgénero *Eulaemus*: *L. pacha* y *L. quilmes* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. wiegmanni* (Martori & Aun, 1997), *L. darwinii* (Blanco *et al.*, 2001), *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010),

y algunas especies de *Liolaemus* sensu stricto: *L. gracilis* (Vega & Bellagamba, 2005), *L. ramirezae* (Ramírez Pinilla, 1991a) y *L. bitaeniatus* (Ramírez Pinilla, 1995).

El tamaño reproductivo de los machos fue similar a lo encontrado para *L. quilmes* (Ramírez Pinilla, 1992), *L. scapularis* (Ramírez Pinilla, 1994) y *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010). Por otro lado, los machos son reproductivamente activos, con sus máximos valores de volumen testicular, desde octubre, igual que en *L. quilmes* (Ramírez Pinilla, 1992) y *L. koslowskyi* (Martori & Aun, 2010), aunque en esta última especie, el máximo valor del volumen testicular se extiende un mes más. Los valores mínimos también fueron similares en las tres especies, registrándose en el verano. En *L. pacha* (Ramírez Pinilla, 1992) y *L. scapularis* (Ramírez Pinilla, 1994), los machos son reproductivamente activos desde un mes antes, pero en *L. pacha* se extiende solo hasta noviembre, mientras que para *L. scapularis* se extiende un mes más. Ramírez Pinilla (1991a) menciona que se produce una anticipación del ciclo reproductivo con el aumento de la altitud, sin embargo, esto no se observa para *L. espinozai*, ya que a pesar de encontrarse en un hábitat de mayor altura respecto al resto de las especies nombradas, la época reproductiva de los machos no se adelanta con respecto a la de especies de menor

altura. Por lo tanto, la duración del ciclo reproductivo en los machos parecería ser un carácter que varía de especie a especie, en respuesta a los distintos factores ambientales.

La actividad reproductiva de los machos se encuentra en sincronidad con las hembras, aunque el período de máxima actividad testicular se adelanta un poco al de máxima vitelogenénesis, igual a lo que ocurre para las otras especies del género estudiadas por Ramírez Pinilla (1991a).

Se ha comprobado que son varios los factores ambientales que ejercen control sobre la reproducción en lagartijas, y entre ellos los más estudiados son el fotoperíodo, la temperatura y las precipitaciones. Para algunos, el factor más importante es el fotoperíodo, aunque modificado por la temperatura (Bartholomew, 1953; Fox & Dessauer, 1958). En las hembras de *Liolaemus espinozai*, al igual que lo encontrado para *L. scapularis* y *L. quilmes* (Ramírez Pinilla, 1991a), la vitelogenénesis se correlaciona positivamente con la temperatura, es decir, durante el incremento de la temperatura propios de la primavera, sucede un incremento en el diámetro ovárico dado por el proceso de vitelogenénesis; esto difiere de lo encontrado para *L. pacha* (Ramírez Pinilla, *op. cit.*), donde no se encontró dicha relación con la temperatura. Por otro lado, en *L. espinozai* no se encuentra relación con el fotoperíodo, observación también encontrada para *L. pacha*, mientras que en *L. quilmes* y *L. scapularis* sí. Finalmente, la relación inversa que se encuentra entre el volumen gonadal de las hembras con la precipitación en *L. espinozai*, no se encuentra en ninguna de las especies antes nombradas, ya que para *L. quilmes* y *L. pacha* no hay relación, y para *L. scapularis* la relación es positiva. Es decir, que las respuestas de las especies a los factores ambientales es un carácter exclusivo de la especie, con respuestas diferentes ante factores ambientales similares. Según Ramírez Pinilla (1991a), aunque algunos factores ambientales pueden relacionarse de manera positiva o negativa con la actividad ovárica y en cada especie puede explicar de manera relativa el influjo ambiental sobre la actividad reproductiva de las hembras, no parece existir una causalidad directa y generalizable entre estos parámetros ambientales y la actividad ovárica; por lo tanto, se puede asumir que existen ritmos endógenos, genéticamente controlados, que comandan la ciclicidad ovárica, y que las variables ambientales pueden actuar en la sincronización de la actividad reproductiva de una población.

En machos no se encontró relación entre la temperatura y el fotoperíodo con el volumen

testicular, pero si entre este último y la precipitación; sin embargo, Ramírez Pinilla (1991a), encontró resultados diferentes para *L. pacha* y *L. quilmes*: en *L. pacha*, el volumen testicular se relaciona negativamente con el fotoperíodo, mientras que para *L. quilmes* no se halló relación entre el volumen testicular y las variables climáticas. Por otro lado, Ramírez Pinilla (*op. cit.*), también obtuvo resultados diferentes para especies pertenecientes al grupo *L. wiegmannii* (clado cercano al grupo de *L. darwini*), en *L. wiegmannii* encontró una relación inversa entre las tres variables climáticas y el volumen testicular; en *L. scapularis*, no encontró relación con ninguna de las variables climáticas. Por lo tanto, tal como se observó en las hembras, las diferencias observadas pueden ser debido a diferencias interespecíficas en los mecanismos de acción de los factores ambientales.

El ciclo de cuerpos grasos en hembras y machos varió a través de los meses, acompañando inversamente al ciclo reproductivo. Hay varios estudios que demuestran que se produce una pérdida baja de grasas durante el invierno en lagartijas (Hahn & Tinkle, 1965; Sexton *et al.*, 1971) y la máxima declinación durante la época de actividad reproductiva, coincidiendo con el período de cortejo y cópula, y está asociado a la utilización de energía almacenada, por parte de hembras, para emerger de la hibernación y dar inicio a la vitelogenénesis, en la época en la que aún no hay suficiente cantidad de alimento disponible, concordando con Blanco *et al.* (2001). Marion (1970), sugiere que el período de receso en actividad gonadal puede tener relación con un tiempo para el restablecimiento de las reservas grasas usadas en el período reproductivo previo, y se ha demostrado que los ciclos de acumulación de reservas grasas están correlacionados con la oferta ambiental de alimento (Derickson, 1976; Ballinger, 1977). Para Guillette & Bearce (1986), durante la actividad reproductiva las lagartijas no acumulan grasas y parecen tener un decremento en la actividad alimenticia, y esto se observó para *L. espinozai* (Cabrera, 2017), con los mínimos valores de contenido estomacal durante la apoca reproductiva. Un período de actividad reproductiva muy largo, en especies de hábitats con una corta estación de actividad, limitaría la acumulación de grasas para la hibernación y el próximo ciclo reproductivo, por lo que el cese temprano de la estación reproductiva podría asegurar una reserva grasa suficiente para el mantenimiento y reproducción futuras (Ramírez Pinilla, 1992).

En conclusión, *Liolaemus espinozai* es oví-

para y exhibe el patrón reproductivo estacional típico de primavera-verano, con ovulación y fecundación ocurriendo en la primavera y la puesta y eclosión en el verano. La actividad reproductiva de las hembras empieza en noviembre con la aparición de los folículos vitelogénicos; desde diciembre pueden observarse huevos en el oviducto y desde mediados de enero hasta principios de febrero aparecen hembras con oviducto distendido, evidenciando puesta reciente. Los machos entran en actividad en septiembre, presentando su máximo volumen testicular hasta noviembre, luego estos valores descienden hasta su expresión mínima entre enero y marzo. Todo el período de máxima actividad testicular de los machos está en sincronía con la presencia de folículos vitelogénicos en las hembras. La especie muestra un patrón con características similares a lo encontrado para especies filogenéticamente cercanas. Las diferencias geográficas observadas en actividad reproductiva de poblaciones de una especie pueden reflejar el efecto de los factores ambientales, mientras que en especies simpátricas, las variaciones pueden mostrar el efecto de la historia evolutiva en cada una de ellas y su actividad puede considerarse un carácter especie-específico con respuestas diferentes ante las mismas condiciones externas.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Miguel Lillo por la ayuda financiera y a la Dirección de Fauna de Catamarca por los permisos para el trabajo de campo. A la Colección Herpetológica del Instituto de Herpetología (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina). A N. Riera y M. Iruzubieta por su ayuda en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, C. S. 2005. Una nueva especie del género *Liolaemus* perteneciente al complejo *darwinii* (Iguania: Liolaemidae) de la provincia de Catamarca, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 19: 5-17.
- Abdala, C. S. & S. Quinteros. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28 (2): 55-82.
- Aun, L. & R. Martori. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12: 1-9.
- Avila, L.J., R. Montero, M. Morando, M. E. Tedesco, J. C. Acosta, L. Federico, F. lobo & L. vega. 2000. Categorización de las lagartijas y anfibios de Argentina. En: Lavilla, E. O., E. Richard & G. Scrocchi (Eds). *Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina*. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.
- Ballinger, R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.
- Ballinger, R. E. 1983. Life history variations. En: R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds). *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge. 241-260 pp.
- Bartholomew, G. A. Jr. 1953. The modification by temperature of the photoperiodic control of gonadal development in the lizard *Xantusia vigilis*. *Copeia* 1953: 44-50.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs* 8:160-180.
- Blanco, G., J. C. Acosta & R. Martori. 2001. Biología reproductiva de *Liolaemus darwinii* en Caucete, San Juan, Argentina. Resúmenes del IV Congreso Argentino de Herpetología. Salta
- Cabrera, A. L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Ed. Acme, Buenos Aires, 85 Pp.
- Cabrera, M.P. & G.J. Scrocchi. 2012. Áreas de acción en *Liolaemus espinozai* (Squamata: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 56 (1-2): 54-65.
- Cabrera, M. P. 2017. *Historia de vida de Liolaemus espinozai Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) en Campo El Arenal (Catamarca, Argentina)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales e I.M.L., Universidad Nacional de Tucumán. 138pp.
- Cánovas, G., J. C. Acosta, H. J. Villavicencio, J. A. Marinero & C. Borghi. 2006. Primeros datos de la biología reproductiva de hembras del lagarto *Liolaemus ruibali* en la puna sanjuanina, Argentina. *Nótulas faunísticas-Segunda Serie* 159: 1-3.
- Cei, J. M. 1993. *Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie 14: 1-949.
- Charnov, E. L., R. Warne & M. Moses. 2007. Lifetime reproductive effort. *The American Naturalist* 170 (6): 129-142.
- Cruz, F. B. & M. P. Ramírez Pinilla. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae), del Chaco occidental, Salta, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 10: 33-39.
- Cuellar, H. S. & O. Cuellar. 1977. Refractoriness in female lizard reproduction: A probable circannual clock. *Science* 197: 495-497.
- Derickson, W. K. 1974. Lipid deposition and utilization in the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*: Its significance for reproduction and maintenance. *Comparative Biochemistry and Physiology* 49: 267-272.
- Derickson, W. K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *American Zoologist* 16: 711-724.
- Dessauer, H. C. 1955. Seasonal changes in the gross organ composition of the lizard *Anolis carolinensis*.

- Copeia* 1973: 446-452.
- Duarte Rocha, C. F. 1992. Reproductive and fat body cycles of the Tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*). *Journal of Herpetology* 26: 17-23.
- Dunham, A. E. & D. B. Miles. 1985. Patterns of covariation in the life history traits of squamate reptiles: the effect of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist* 16: 231-257.
- Dunham, A. E., D. B. Miles & D. N. Reznick. 1988. Life history patterns in squamate reptiles. En: Gans, C. & R. B. Huey (Eds.), *Biology of the Reptilia*, pp. 441-522. New York: A.R. Liss.
- Espinosa, 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.
- Etheridge, R.E. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicoduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Fitch, H. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publication* 52: 1-247.
- Fitch, H. S. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occasional Paper of University of Kansas, Museum of Natural History* 96: 1-53.
- Fitch, H. 1985. Variation in clutch and litter size in New world reptiles. *University of Kansas Museum of Natural History Publications* 76: 1-76.
- Fox, W. & H. Dessauer. 1958. Response of the male reproductive system of lizard (*Anolis carolinensis*) to unnatural daylengths in different seasons. *Biological Bulletin* 115: 421-439.
- Goldberg, S. R. 1971. Reproductive cycle of the ovoviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Herpetologica* 27: 123-131.
- Goldberg, S. R. 1972. Seasonal weight and cytological changes in the fat bodies and liver of the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Copeia* 1972: 227-232.
- Guillette, L. J. & G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceleporus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 14: 143-147.
- Guillette, L. J. & G. Casas-Andreu. 1981. Seasonal variation in fat body weights of the Mexican high elevation lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *Journal of Herpetology* 15 (3): 366-371.
- Guillette, L. J. & D. A. Bearce. 1986. Reproductive and fat body cycles in the lizard *Sceloporus grammicus disparalis*. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 98: 31-39.
- Hahn, W. E. & D. W. Tinkle. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Experimental Zoology* 158: 79-86.
- Huang, W. S. 1998. Reproductive cycles of the grass lizard, *Takydromus hsuhsanensis*, with comments on reproductive patterns of lizards from the central high elevation area of Taiwan. *Copeia* 4: 866-873.
- Ibargüengoytía N. R. & V. E. Cussac. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropicoduridae): biennial female reproductive cycle?. *Herpetological Journal* 6: 137-143.
- Ibargüengoytía, N. R. & V. E. Cussac. 1998. Reproduction of the viviparous lizard *Liolaemus elongatus* in the highlands of southern South America: plastic cycles in response to climate?. *Herpetological Journal* 8: 99-105.
- Laurent, R.F. 1985. Segunda contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología*: 1-37.
- Licht, P. & G. C. Gorman. 1970. Reproductive and fat body cycles in caribbean *Anolis* lizards. *University of California Publications in Zoology* 95:1-52.
- Marion, K. R. 1970. Temperature as the reproductive cue for the female fence lizard *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 1970: 562-564.
- Martori, R. & L. Aun. 1997. Reproductive and fat body cycle of *Liolaemus wiegmannii* in Central Argentina. *Journal of Herpetology* 31 (4): 578-581.
- Martori, R. & L. Aun. 2010. Reproducción y variación de grupos de tamaño en una población de *Liolaemus koslowskyi* (Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 24 (1): 39-55.
- Medina, M. & N. R. Ibargüengoytía. 2010. How do viviparous and oviparous lizards reproduce in Patagonia?. A comparative study of three species of *Liolaemus*. *Journal of Arid Environments* 74: 1024-1032.
- Mueller, C. F. 1969. Temperature and energy characteristics of the sagebrush lizard (*Sceloporus graciosus*) in Yellowstone National Park. *Copeia* 1969: 153-160.
- Ortiz, J. C. 1981. *Révision taxonomique et biologie des Liolaemus du groupe nigromaculatus (Squamata, Iguanidae)*. Thèse de Doctorat d'États Sciences Naturelles, Université Paris VII, Paris, France. 438 pp.
- Ortiz, J. C. & Zunino, S. 1976. Ciclo reproductor de *Liolaemus nigromaculatus khulmani*. *Annales du Museum d' Histoire naturelle* 9: 127-132.
- Overall, K. 1994. Lizard egg environments: 51-72. En: Vitt, L.J. & E.R. Pianka (eds). *Lizard Ecology: historical and experimental perspectives*. Princeton University Press. New Jersey. USA.
- Pianka, E. R. & L. J. Vitt. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1990. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Liolaemus wiegmannii*. *Amphibia-Reptilia* 12: 195-202.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1991a. *Estudio histológico de los tractos reproductivos y actividad cíclica anual reproductiva de machos y hembras de dos especies del género Liolaemus (Reptilia: Sauria: Iguanidae)*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 208 pp.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1991b. Reproductive and fat body cycle of the lizard *Liolaemus wiegmannii*. *Am-*

- phibia- Reptilia 12 (2): 195-202.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1992. Ciclos reproductivos y de cuerpos grasos en dos poblaciones de *Liolaemus darwini* (Reptilia: Sauria: Tropiduridae). *Acta Zoológica Lilloana* 42: 41-49.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1994. Reproductive and fat body cycle of the lizard *Liolaemus scapularis*. *Journal of Herpetology* 28 (4): 521-524.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1995. Reproductive and fat body cycles of the oviparous lizard *Liolaemus bitaeniatatus* (Sauria: Tropiduridae). *Journal of Herpetology* 29 (2): 256-260.
- Rocha, C. F. 1992. Reproductive and fat body cycles in the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 26: 17-23.
- Ruby, D. E. 1977. Winter activity in Yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Herpetologica* 33: 322-333.
- Saint Girons, H. 1985. Comparative data on Lepidosauria reproduction and some time-tables. En C. Gans (Ed.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 15, pp. 35-58. John Wiley and Sons, New York.
- Schulte, J. A., J. R. Macey, R. E. Espinoza & A. Larson. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- Semhan, R., M. Halloy & C. S. Abdala. 2013. Diet and reproductive states in a high altitude neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 8 (2): 102-108.
- Sexton, O. J., E. P. Ortleb, L. M. Hathaway, R. E. Ballinger & P. Licht. 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology* 52: 201-215.
- Stearns, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford. Oxford University Press. 249 pp.
- Vega, L. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 7: 49-53.
- Vega, L. & P. J. Bellagamba. 2005. Ciclo reproductivo de *Liolaemus gracilis*, Bell, 1843 (Iguanidae: Tropiduridae) en las dunas costeras de Buenos Aires, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 18 (2): 3-13.
- Verrastro, L. & R. C. Rauber. 2013. Reproducción de las hembras de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885, (Iguania, Liolaemidae) en la región sur de Brasil. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª época)*. Vol. 22 (2): 84-98.
- Verrastro, L., R. Maneyro, C. M. Da Silva & I. Farias. 2017. A new of lizard of the *L. wiegmannii* group (Iguania: Liolaemidae) from the Uruguayan Savanna. *Zootaxa* 4294 (4): 443-461.
- Vitt, L. 1986. Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary consequences of invariant clutch size. *Copeia* 1986: 773-786.
- Vitt, L. & W. E. Cooper Jr. 1985. The relationship between reproduction and lipid cycling in the skink *Eumeces laticeps* with comments on brooding ecology. *Herpetologica* 41: 419-432.
- Vrcibradic, D. & C. F. D. Rocha. 1998. Reproductive cycle and life-history traits of the viviparous skink *Mabuya frenata* in southeastern Brazil. *Copeia* 3: 612-619.
- Wiederhecker, H. C., A. C. S. Pinto & G. R. Colli. 2002. Reproductive ecology of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in the highly seasonal Cerrado biome of Central Brazil. *Journal of Herpetology* 36: 82-91.

Doi: 10.22179/REVMACN.21.649

Recibido: 5-VII-2019
 Aceptado: 14-XI-2019