

Estudios de comportamiento y ecología de lagartijas de los géneros *Liolaemus* y *Phymaturus* (Iguania: Liolaemini)

Monique Halloy¹, Cecilia Robles¹, María José Salica¹, Romina Semhan^{1,2}, Viviana Juárez Heredia¹, Natalin Vicente^{1,2}

¹ Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina.

² CONICET, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Buenos Aires.

Recibido: 01 Junio 2012

Revisado: 03 Julio 2012

Aceptado: 30 Julio 2012

Editor Asociado: J. Goldberg
(Comisión Directiva AHA)

RESUMEN

Presentamos un resumen de investigaciones realizadas en su mayoría durante la última década por nuestro grupo, sobre comportamiento y ecología de lagartijas del género *Liolaemus* y *Phymaturus* de Argentina. Llevamos a cabo estudios sobre su comunicación, territorialidad, elección de pareja, función de la coloración nupcial en hembras, relación entre dieta y estado reproductivo, cuidado parental, y filogenia basada en el comportamiento de inmersión en arena. Describimos brevemente cada uno de estos temas y reportamos los resultados más relevantes. Además del valor intrínseco de este tipo de estudios, ellos pueden proveer información valiosa que puede ser utilizada en la elaboración de estrategias de manejo y conservación de especies animales, particularmente en este grupo de Iguania en el que muchas especies son endémicas y a menudo poco conocidas.

Palabras clave: Lagartijas; Despliegues; Elección de Pareja; Cuidado Parental; Filogenia.

ABSTRACT

We present a summary of research carried out mostly over the past decade by our group, on the behavior and ecology of lizard species of *Liolaemus* and *Phymaturus*, from Argentina. We investigated on their communication, territoriality, mate choice, function of female nuptial coloration, relation between diet and reproductive state, parental care, and phylogeny of sand burying behavior. We briefly describe each of these topics and we report the more relevant results. Besides the intrinsic value of this type of studies, they can provide valuable information that can be used in the elaboration of management strategies and conservation of animal species, particularly in this group of Iguania in which many species are endemic and often poorly known.

Key words: Lizards; Displays; Mate Choice; Parental Care; Phylogeny.

Introducción

Se ha visto en esta última década un aumento considerable de trabajos en un grupo de lagartijas neotropicales de Liolaemini (Squamata: Iguania), abarcando desde la sistemática (e.g., Abdala, 2007; Pincheira-Donoso *et al.*, 2008; Avila *et al.*, 2010; Lobo *et al.*, 2010a, 2010b; Breitman *et al.*, 2011; Fulvio Pérez *et al.*, 2011; Langstroth, 2011; Abdala *et al.*, 2012), la biología termal (Villavicencio *et al.*, 2007; Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Cruz *et al.*, 2009), patrones de actividad (Villavicencio *et al.*, 2002; Bujes y Verrastro, 2008), biología reproductiva (Ibargüengoytía, 2008; Martori y Aùn, 2010), y comportamiento (e.g., Fox y Shipman, 2003; Halloy y Castillo, 2006; Labra *et al.*, 2007; Labra, 2008). También existen

contribuciones que combinan diferentes campos de estudio como ser, Espinoza *et al.* (2004), Martins *et al.* (2004), Cruz *et al.* (2005), Avila *et al.* (2006), Pincheira-Donoso *et al.* (2009), Vanhooydonck *et al.* (2010), Valdecantos (2011), así como estudios sobre endemismos y conservación (e.g., Vega *et al.*, 2000; Díaz Gómez, 2007; De la Galvez Murillo y Pacheco, 2009; Corbalán *et al.*, 2011). Estos y otros estudios proporcionan un contexto para continuar con investigaciones en comportamiento y ecología permitiendo una mejor comprensión e interpretación de los resultados obtenidos.

Desde la década del '90, nuestro grupo estudia el comportamiento y la ecología de lagartijas del

género *Liolaemus*, la mayoría del noroeste argentino, con algunas especies adicionales de *Liolaemus* y *Phymaturus* del sur de nuestro país (e.g., Halloy, 1996; Halloy y Halloy, 1997; Halloy y Robles, 2002; Halloy y Castillo, 2006; Halloy *et al.*, 2007a; Salica y Halloy, 2009; Robles y Halloy, 2010). Estos estudios son los primeros de su tipo en estas especies. En el presente trabajo, revisamos brevemente cuán lejos hemos llegado y cuánto más tenemos que avanzar. Este tipo de estudios ayuda a completar otras investigaciones, proporcionando información para plantear nuevos interrogantes y para apoyar datos provenientes de otras disciplinas. Describimos los avances en el estudio de la comunicación, territorialidad, estrategias reproductivas, elección de pareja, función de la coloración nupcial, relación entre dieta y estado reproductivo, cuidado parental y finalmente, filogenia basada en el comportamiento de inmersión en la arena en varias especies de *Liolaemus*, considerando también estudios de comunicación y cuidado parental en unas pocas especies de *Phymaturus*.

El género *Liolaemus* incluye un grupo muy grande de especies, llegando a más de 240 especies descritas (Avila *et al.*, 2010; Lobo *et al.*, 2010a; Abdala *et al.*, 2012). Se encuentra ampliamente distribuido en la Cordillera de los Andes, desde Perú a Tierra del Fuego y a lo largo de las costas Atlántica y Pacífica, en Brasil, Uruguay, Argentina y Chile (Abdala, 2007; Lobo *et al.*, 2010a). Exhibe una gran variedad de características, siendo algunas especies ovíparas y otras vivíparas; insectívoras, herbívoras, o incluyendo ambos tipos de dietas; saxícolas, psammófilas, o combinaciones de las mismas; y finalmente, algunas sexualmente dimórficas y otras no (Abdala, 2007).

Phymaturus, por otro lado, es un género más restringido que *Liolaemus*, tanto en el número de especies (Lobo *et al.*, 2010b) como en su distribución. Las especies de este género se encuentran en las altas cumbres argentinas y chilenas y en la meseta patagónica (Lobo *et al.*, 2010b). Son más robustas que las especies de *Liolaemus* y muestran menos diversidad. Incluye formas vivíparas, se las encuentra generalmente en ambientes saxícolas y son herbívoras (Lobo *et al.*, 2010b).

Comunicación visual en especies de *Liolaemus* y *Phymaturus*

La comunicación visual es un tema que no ha sido muy explorado en *Liolaemus* y *Phymaturus*, y sin embargo, ofrece un campo de estudio muy inte-

resante en cuanto a investigar posibles funciones y orígenes (e.g., Martins *et al.*, 2004; Labra *et al.*, 2007). Nuestro grupo realizó algunos estudios en el tema comenzando con la descripción de diversos despliegues (Halloy, 1996; Halloy y Castillo, 2006) y continuando con posibles funciones y orígenes (e.g., Martins *et al.*, 2004; Halloy, 2012).

Lagartijas que pertenecen a estos géneros realizan cabeceos (“headbob displays”), los cuales consisten en movimientos verticales de la cabeza y son específicos de cada especie (e.g., Martins *et al.*, 2004, y referencias citadas allí). Estos despliegues proveen información sobre la identidad de la especie, así como también el sexo, el 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. Otros despliegues pueden ser usados, incluyendo pataleos (“forelimb wave”), los cuales consisten en movimientos circulares de uno o ambos miembros anteriores (Halloy y Castillo, 2006), y/o movimientos de la cola. Juntos o por separado, estos despliegues brindan información sobre la posesión de un territorio o la intención de cortejo, entre otros (Martins *et al.*, 2004).

En base a filmaciones, hemos diagramado el movimiento de la cabeza característico de dos especies de *Phymaturus* y cinco especies de *Liolaemus* (Figura 1, ver también Martins *et al.*, 2004, para esquemas adicionales). Halloy (2012) comparó las frecuencias de cabeceos y pataleos en machos y hembras de *L. quilmes*, durante la estación reproductiva y post-reproductiva. También se evaluó la relación entre los cabeceos y el área de acción (home range). Tal como se ha informado para otros lagartos iguánidos (e.g., Carpenter y Ferguson, 1977; Martins, 1991), los machos realizan significativamente más cabeceos que las hembras, tanto en el período reproductivo como en el post-reproductivo. Ellos también realizan más pataleos que las hembras en la estación reproductiva pero no en la post-reproductiva, lo que indica que su función puede ser la de apaciguar y evitar conflictos (Halloy y Castillo, 2006, y referencias allí citadas). No se encontró relación entre la frecuencia de cabeceos y el tamaño del área de acción, en cualquiera de las dos estaciones, sugiriendo que aunque los cabeceos han sido asociados a la defensa del territorio (e.g., Carpenter y Ferguson, 1977; Martins, 1991; Martins, 1993), pueden no estar asociados al tamaño del área que defienden (Halloy, 2012).

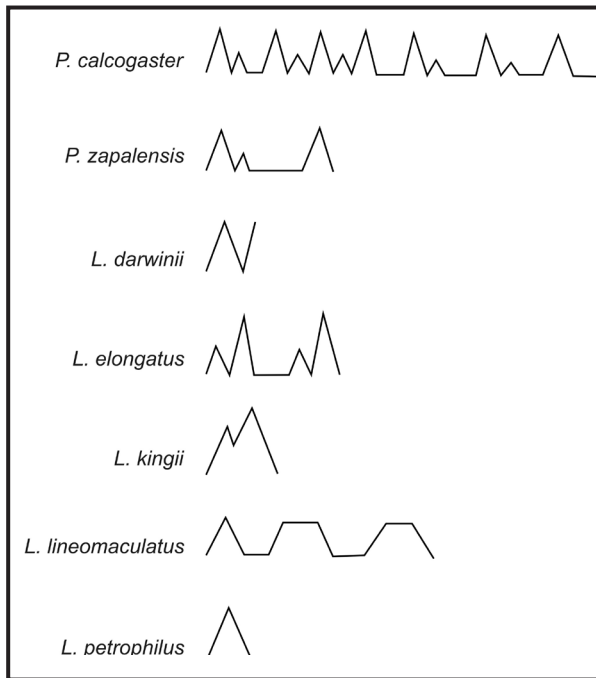


Figura 1. Esquema de los distintos despliegues de cabeceos en dos especies de *Phymaturus*, *P. calcogaster* y *P. zapalensis*, y en cinco especies de *Liolaemus*, *L. darwinii*, *L. elongatus*, *L. kingii*, *L. lineomaculatus* y *L. petrophilus* (movimiento vertical de la cabeza del lagarto representado en el eje Y y el tiempo en el eje X), basado en filmaciones.

En otro estudio, se compararon los cabeceos de 16 especies de *Liolaemus* entre sí y con especies del género *Sceloporus* (Martins *et al.*, 2004). Estos son dos géneros muy similares en su morfología y ecología por lo que se esperaban similitudes en sus despliegues. Sin embargo, entre otros resultados, se encontró que las especies de *Liolaemus* producen despliegues de cabeceos notablemente más simples en su estructura que los producidos por especies de *Sceloporus*. Se hipotetiza que especies de *Liolaemus* complementan dicha simplicidad incorporando otros despliegues visuales en su repertorio, tales como el pataleo y los movimientos de cola, con el fin de enriquecer posibles mensajes a conespecíficos (Martins *et al.*, 2004).

Territorialidad y estrategias reproductivas en *Liolaemus quilmes*

El estudio de los patrones de movimiento de los animales pueden ayudar a inferir sus estrategias reproductivas (Doody *et al.*, 2002; Zamudio y Sinervo, 2003). Teniendo esto en cuenta, se estudiaron las áreas de acción, entendido como el área que un animal recorre durante el transcurso de sus actividades diarias (Burt, 1943), en una especie de *Liolaemus* para investigar posibles estrategias reproductivas. Por ejemplo, medir el solapamiento entre las áreas

de acción de machos y hembras, permite deducir la estrategia reproductiva usada por cada sexo: un macho solapando con una sola hembra plantearía un sistema monogámico, un macho solapando con más de una hembra indicaría poligamia.

Se realizaron varios estudios sobre territorialidad y selección sexual en *Liolaemus quilmes*, una especie de lagartija perteneciente al complejo *darwinii* (Etheridge, 1993). Estos estudios se llevaron a cabo en un sitio llamado Los Cardones, situado a 20 km al este de Amaicha del Valle, Tucumán, en el noroeste argentino, a 2725 msnm (26°40'1.5''S, 65°49'5.1''W). El sitio corresponde a la región fitogeográfica semi-árida de Prepuna (Cabrera y Willink, 1980). *Liolaemus quilmes* es una especie diurna, ovípara e insectívora (Ramírez Pinilla, 1992; Halloy *et al.*, 2006). A continuación se resumen los resultados obtenidos a lo largo de los últimos 12 años:

- Las áreas de acción de los machos fueron significativamente más grandes (seis veces más en promedio) que las de las hembras siendo el tamaño de las áreas relativamente estables de un año a otro (Halloy y Robles, 2002; Robles y Halloy, 2009).

- El tamaño del área de acción varía según la estación, primavera (período reproductivo) o verano (período post-reproductivo, Ramírez Pinilla, 1992). En los machos, el área de acción fue mayor durante la estación reproductiva, lo que podría deberse a que ellos amplían esta área en busca de hembras para aparearse. En las hembras, sin embargo, se observó un aumento en el área de acción durante la estación post-reproductiva. Esto podría indicar la necesidad de éstas, de aumentar su territorio para tener mayor acceso a recursos alimentarios a fin de recuperarse de la oviposición, la cual ocurre principalmente en diciembre (Robles y Halloy, 2009; Robles y Halloy, 2010).

- Los núcleos del área de acción de las hembras no se solaparon mientras que los núcleos de los machos solaparon un 23% uno con otro (Robles y Halloy, 2010).

- El escaso solapamiento entre machos (Robles y Halloy, 2010) y las observaciones en el campo y en cautiverio con alta frecuencia de despliegues agonísticos en presencia de un macho intruso, incluyendo luchas ocasionales de casi 20 minutos, soportan la idea de que es una especie territorial (Halloy, 1996).

- Los machos cuyas áreas de acción fueron más pequeñas que las de otros machos tendieron a solaparse con solamente una hembra, indicando una posible estrategia monogámica. Por su lado, los machos con

áreas de acción más grandes tendieron a solaparse con dos o más hembras, sugiriendo una estrategia poligínica (Robles y Halloy, 2009). Una tercera estrategia observada consistía en dos o tres machos solapando con dos o tres hembras, lo cual indicaría un sistema poliginándrico (Figura 2, Halloy y Robles, 2002; Robles y Halloy, 2010).

- Cuando testeamos elección de la pareja en base a peso, coloración y vecindad, los machos y las hembras no mostraron preferencia por ninguno de estos parámetros (Robles y Halloy, 2012).

Dentro del género *Liolaemus*, no se han estudiado muchas especies con respecto a las áreas de acción, pero cuando fue reportado se observa un mismo patrón. En términos generales, los machos ocupan áreas más grandes que las hembras. En el caso de *L. quilmes*, el área de acción promedio fue de 161 m² para machos y de 31 m² para hembras (Robles y Halloy, 2009). La especie con tamaño de área de acción más próximo al de *L. quilmes* es *L. koslowskyi* (tamaño promedio de área de acción para los machos de 162 m² y para las hembras 32 m², Frutos y Belver, 2007). Cabe destacar que las dos especies pertenecen

al mismo complejo *L. darwini*.

Hay dos especies que exhiben áreas de acción más pequeñas que las de *L. quilmes* (en *L. lutzae*, de la costa de Brasil, el tamaño promedio para los machos es de 60 m² y para las hembras 22 m², Rocha, 1999; en *L. melanops* de la provincia de Chubut, Argentina, el promedio de los machos es de 71 m² y de las hembras 42 m², Frutos *et al.*, 2007). Finalmente, una especie chilena, *L. kuhlmanni*, exhibe un área de acción más grande que las especies de *Liolaemus* nombradas anteriormente (el tamaño promedio para los machos es de 776 m², y para las hembras 158 m², Ortiz, 1981). Aunque la metodología usada en estos trabajos varía, esto es un comienzo. Más estudios sobre áreas de acción en *Liolaemus* podrán contribuir al entendimiento de sus orígenes y sus posibles limitantes históricos.

En cuanto a estrategias reproductivas, machos y hembras de *L. quilmes* posiblemente adoptan diferentes estrategias a fin de mejorar su éxito reproductivo (Halloy y Robles, 2002; Robles y Halloy, 2009, 2010; ejemplos para otras especies de lagartos, en Fox *et al.*, 2003). *Liolaemus quilmes* es una

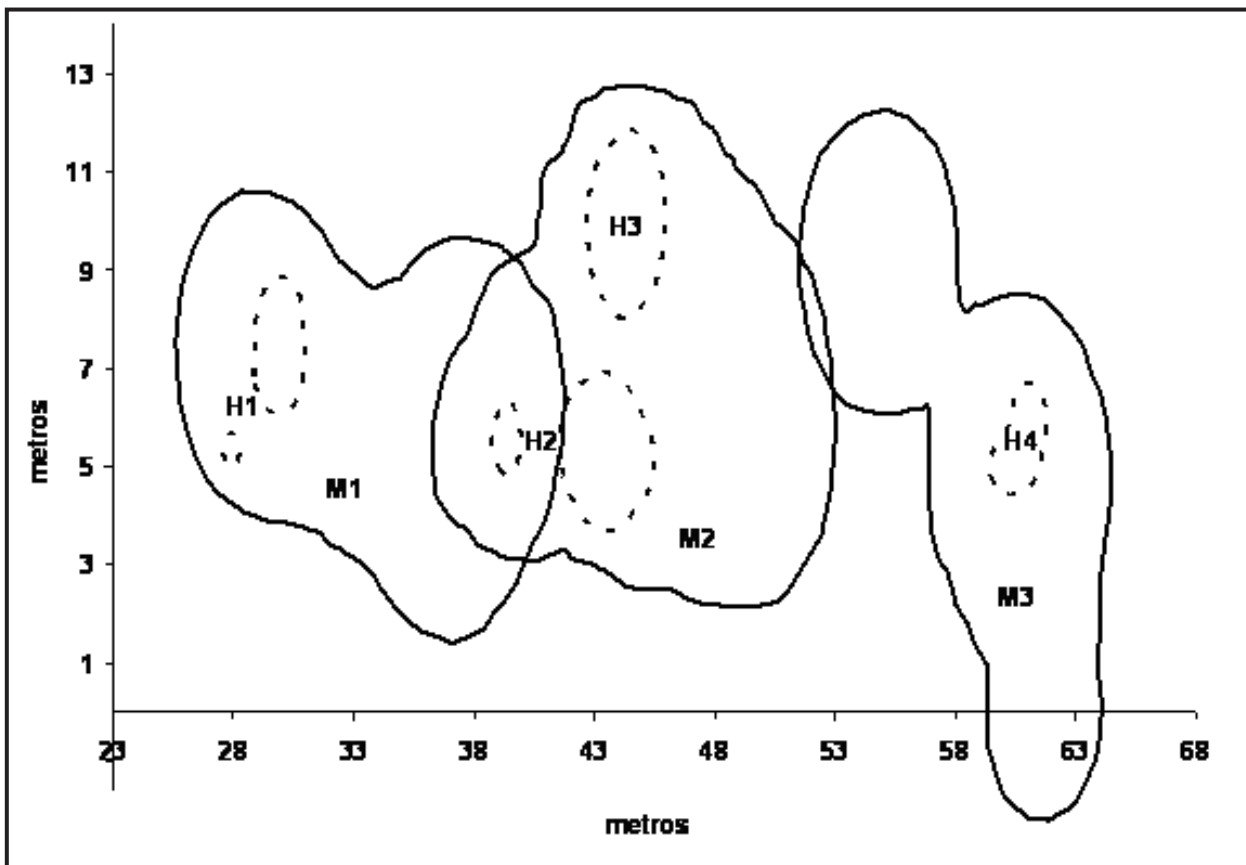


Figura 2. Representación gráfica de un ejemplo de poliginandria. Solapamiento de áreas núcleo observadas entre tres machos adultos (M, línea continua) y cuatro hembras adultas (H, línea cortada) de *Liolaemus quilmes*. Hembras 1 y 2 (H1 y H2, respectivamente) tienen dos núcleos cada una. Aquí solo se muestra una parte del área de estudio (modificado de Robles y Halloy, 2010).

especie que se presta a este tipo de estudios a largo plazo ya que estas lagartijas pueden sobrevivir en estado natural un promedio de 4 a 5 años, algunos llegando a 7 años (Halloy, 2006). Relacionados a estos temas, existen además estudios sobre densidad y abundancias relativas en algunas especies de *Liolaemus*, incluyendo *L. quilmes*, que también podrán contribuir al conocimiento de este grupo de lagartijas (e.g., Halloy y Robles, 2003; Robles y Halloy, 2008; Kacoliris *et al.*, 2009b).

Coloración nupcial en hembras de *Liolaemus quilmes*

Las hembras de algunas especies de *Liolaemus* presentan coloración nupcial, reflejando su estado reproductivo. Sin embargo, no siempre esta claro si esta coloración indica receptividad de la hembra, gravidez, o hembras en postoviposición, o si los machos reconocen esta señal (revisión en Cooper y Greenberg, 1992). En un estudio realizado en hembras de *L. quilmes*, investigamos si la coloración observada estaba relacionada al estado reproductivo. En las hembras de *L. quilmes*, esta coloración aparece a ambos lados del cuello y va desde un amarillo claro hasta un naranja intenso. Los resultados mostraron que cuando una hembra exhibe una coloración amarilla clara, ésta corresponde a hembras en vitelogénesis temprana (Figura 3). Con el tiempo, la coloración se intensifica volviéndose naranja intenso, que corresponde a hembras en vitelogénesis tardía y hembras grávidas. Finalmente, una vez que las hembras oviponen, la coloración nupcial desaparece gradualmente (Figura 3, Salica y Halloy, 2009).

Las hembras examinadas durante el mes de octubre, estaban en vitelogénesis temprana, presentando folículos de tamaño inferior a 5 mm de diámetro, que luego alcanzaron hasta 9 mm en la etapa de vitelogénesis tardía, en noviembre. En base a observaciones de campo, se pudo observar que las cópulas se producían principalmente fines de octubre, cuando las hembras estaban en vitelogénesis temprana. Se sugiere que las hembras estarían mostrando una receptividad comportamental sin ser todavía una receptividad fisiológica. Es posible que el cortejo y el apareamiento ayuden a activar la maduración de folículos todavía inmaduros y/o que las hembras sean capaces de almacenar el esperma de los machos (Ramirez Pinilla, 1992) hasta que la vitelogénesis se complete. Esto permitiría una fertilización tardía de los huevos. Todavía hay mucho por investigar en esta área, integrando estudios sobre fi-

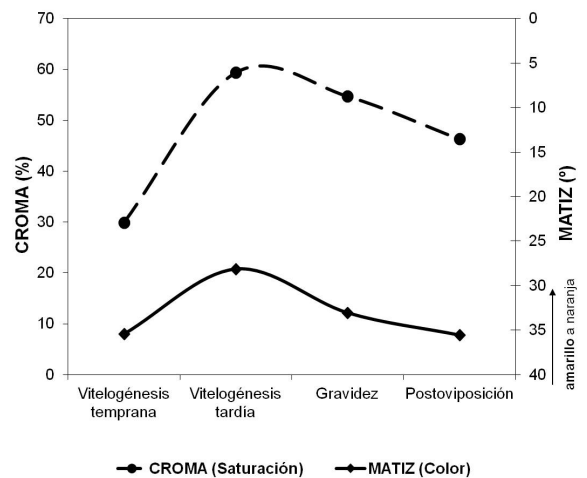


Figura 3. Valores promedio del matiz (color amarillo a naranja) y croma (saturación) para hembras adultas de *Liolaemus quilmes*, correspondientes a diferentes estados reproductivos (modificado de Salica y Halloy, 2009).

siología reproductiva y estudios de comportamiento para entender mejor el rol de la coloración nupcial como posible señal del estado reproductivo de la hembra y su reconocimiento por parte del macho (e.g., Cooper y Greenberg, 1992; Hager, 2001; Halloy *et al.*, 2007b).

Dieta y estado reproductivo en *Liolaemus crepuscularis*

En muchas especies de lagartos la dieta puede variar de acuerdo a la temporada y el estado reproductivo de los mismos (Burquez *et al.*, 1986; Maya y Malone, 1989; Rocha, 1996; Aùn *et al.*, 1999). *Liolaemus crepuscularis*, perteneciente al grupo *L. darwini* (Abdala, 2007), es una especie que ha sido descrita recientemente (Abdala y Díaz Gómez, 2006), y por tal motivo, su biología es prácticamente desconocida hasta el momento. Se trata de una especie vivípara, endémica, que sólo se encuentra a grandes altitudes por encima de los 2800 m s.n.m., en la región fitogeográfica de Prepuna, en la provincia de Catamarca, Argentina (Abdala y Díaz Gómez, 2006).

La dieta de *L. crepuscularis* fue investigada teniendo en cuenta las diferencias entre machos y hembras y entre temporadas. Se analizó además la relación entre la dieta y el estado reproductivo en esta especie (Semhan *et al.*, 2012). Como resultado se obtuvo que los formícidos constituyen una parte fundamental en la dieta de *L. crepuscularis*, como se ha informado para otras especies de *Liolaemus* (Aùn y Martori, 1998; Aùn *et al.*, 1999; Kozykariski *et al.*, 2011; Moreno Azocar y Acosta, 2011). Sin embargo,

otro componente importante de la dieta son los vegetales, principalmente al final del verano, cuando también se registró el mayor consumo de alimentos.

Liolaemus crepuscularis no presenta un régimen alimentario estricto, sino que varía en forma significativa durante las diferentes épocas anuales y existen grandes contrastes entre sexos. Al final del verano los lagartos se encontraron reproductivamente activos: los machos mostraron un gran aumento en el volumen testicular, y las hembras tenían folículos vitelogénicos (Figura 4). En los machos, se observó una tendencia positiva entre el consumo de alimentos y el volumen testicular, aunque no significativa, entre noviembre y marzo. Esto puede deberse a que los machos podrían necesitar energía para aparearse con las hembras y para ahuyentar a otros machos interesados en ellas. En primavera, el volumen testicular de los machos disminuye, y las hembras se encuentran grávidas. En las hembras, se encontró una correlación negativa entre la cantidad

consumida de alimento y el estado de gravidez (Figura 4), sugiriendo que en este estado se alimentaron muy poco. Esto podría deberse a la falta de espacio dentro del cuerpo de la madre, el cual es ocupado casi en su totalidad por las crías en desarrollo, tal como ocurre en *L. koslowskyi* (Martori, 2005), otra especie del grupo *L. darwini* (Abdala, 2007). Además la gran distensión en el cuerpo de la madre podría afectar la capacidad de buscar alimento en diferentes sitios y esto, a su vez, podría repercutir sobre la composición de la dieta (Barden y Shine, 1994). Actualmente estamos investigando estos temas en otras especies de *Liolaemus*, teniendo en cuenta si se tratan de especies de altura o no y si pertenecen al grupo *darwini* o a otro grupo.

Cuidado parental en *Liolaemus* y *Phymaturus*

Cuando se habla de cuidado parental, generalmente pensamos en los mamíferos y las aves, no en los reptiles. Sin embargo, aunque los trabajos son escasos, han sido reportados comportamientos de cuidado parental en reptiles tales como, la defensa del nido, la protección de los jóvenes contra los depredadores, y el compartir un hábitat que incluye refugios y recursos alimenticios. Estos comportamientos pueden favorecer la supervivencia de los juveniles (e.g., Shine, 1988; Somma, 1990). Hasta hace poco más de una década, los informes sobre cuidado parental en lagartijas provenían principalmente de estudios realizados en especies del hemisferio norte (e.g., en *Eumeces*, Evans, 1959; Somma, 1987) o de Australia (e.g., en *Egernia*, Chapple, 2003).

Generalmente el cuidado parental en reptiles es observado en especies vivíparas que viven en hábitats donde las condiciones climáticas son rigurosas, por ejemplo, a altas altitudes o latitudes. Muchas especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* se encuentran en esos ambientes, siendo, por lo tanto, buenos candidatos para estudiar este comportamiento. Se ha examinado el cuidado parental en una especie vivípara de altura, *L. huacahuasicus*, en las lagunas de Huaca-Huasi, Cumbres Calchaquíes, provincia de Tucumán, aproximadamente a 4000 msnm (Halloy y Halloy, 1997). El tiempo de gestación en esta especie dura casi 10 meses. Las hembras pierden cerca de la mitad de su peso en el parto. Dan a luz entre cuatro a ocho crías. Durante el trabajo de campo (3 años) y en cautiverio (3 semanas), se registraron hembras que defendían un territorio en el cual se encontraban sus crías, las que podían encontrar allí refugios y arbustos asociados a insectos característicos de

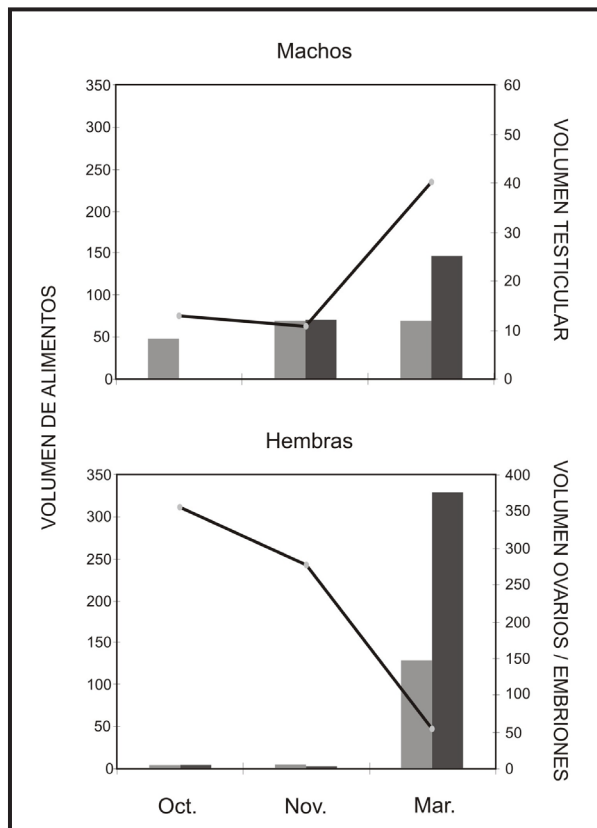


Figura 4. Relación entre el volumen de alimentos y el volumen testicular en machos, según el mes (octubre, noviembre o marzo), y entre el volumen de alimentos y el volumen de los embriones (con vitelo) o de los ovarios en hembras de *Liolaemus crepuscularis* (volumen en mm³). Barras grises: volumen de los insectos consumidos. Barras oscuras: volumen de las plantas consumidas. Línea negra: volumen de las gónadas (modificado de Semhan *et al.*, 2012).

sus dietas. En el campo, los juveniles compartían el hábitat con su madre un máximo de dos años, luego de lo cual se dispersaban.

La defensa de los juveniles por parte de la madre puede ser importante, puesto que ha habido reportes de canibalismo en lagartijas (Jenssen *et al.*, 1989), incluso en *L. huacahuasicus* (Halloy y Halloy, 1997). Los comportamientos asociados a la defensa de las crías incluyen despliegues como los cabeceos, apertura de la boca frente a un intruso y/o persecución. Otras formas de protección que fueron registradas fueron: en *L. elongatus*, las crías usan a su madre como refugio cuando ellos perciben un peligro (Figura 5a, Halloy *et al.*, 2007a); y en *Phymaturus calcogaster*, la cría se sube al dorso de su madre,

posiblemente haciéndose menos conspicua ante un eventual predador, el cual ve algo más grande de lo que está dispuesto a manipular (Figura 5b).

Finalmente, un ejemplo más: *Liolaemus multicolor*, una especie cercana a *L. huacahuasicus*, perteneciente al mismo grupo taxonómico *L. montanus* (Lobo *et al.*, 2010a), se encuentra a altas altitudes en la provincia de Jujuy. Poco se sabe acerca de esta especie, excepto por unos pocos datos de campo anecdóticos que indican varios avistamientos de madres con sus crías cerca de la entrada de un refugio (Figura 6). Esta especie posiblemente exhiba cuidado parental, tal como se ha visto en otras especies de altura.

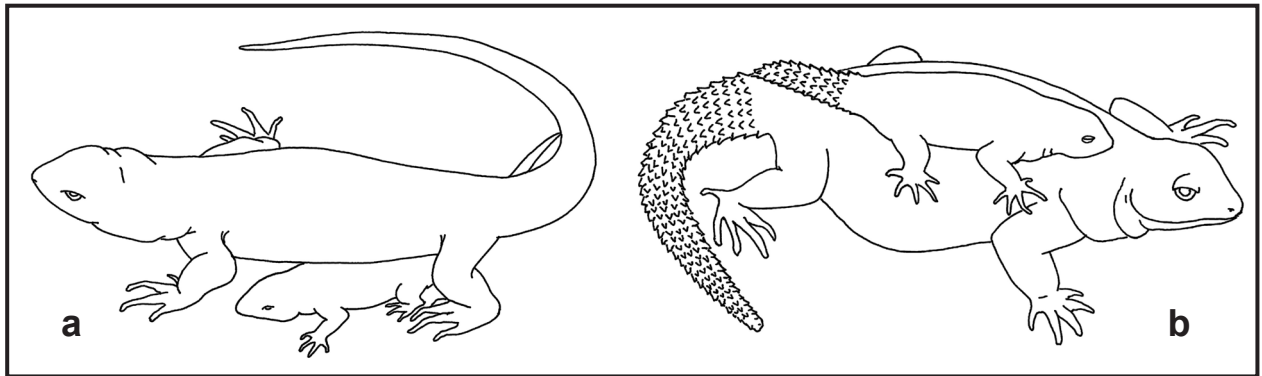


Figura 5. Esquemas basados en imágenes de video de una madre de (a) *Liolaemus elongatus* cubriendo su cría (de Halloy *et al.*, 2007a); y de (b) una madre de *Phymaturus calcogaster* con su cría subida en su dorso (dibujos de N. Kotowicz).



Figura 6. Hembra de *Liolaemus multicolor* con tres de sus crías emergiendo de un refugio, 5 km al sur de la Laguna de los Pozuelos, Jujuy, 3712 m s.n.m. (foto de Ivana Guerra).

Filogenia basada en el comportamiento de inmersión en la arena en 19 especies de *Liolaemus*

El estudio comparativo de los patrones de comportamiento entre especies relacionadas puede ayudar a clarificar su filogenia. Los caracteres comportamentales proveen información que puede ser usada en la reconstrucción de una filogenia por sí mismos o junto con otros caracteres, por ejemplo, morfológicos, bioquímicos o ecológicos (e.g., Burghardt y Gittleman, 1990; Brooks y McLennan, 1991; Martins, 1996). Para que sea útil en un análisis filogenético, el comportamiento tiene que tener componentes heredados y mostrar variación entre las especies (Halloy *et al.*, 1998). El comportamiento de inmersión en la arena de las lagartijas arenícolas cumple con ambos criterios.

Se realizó un estudio basado en el comportamiento de inmersión en la arena en 19 especies de *Liolaemus* pertenecientes al mismo grupo monofilético (*L. boulengeri*, *sensu* Etheridge, 1995). Fueron identificados doce caracteres diagnósticos del comportamiento de inmersión (Halloy *et al.*, 1998). Los dos caracteres más importantes fueron: el movimiento de la cabeza al ingresar en la arena (ilustrado en Fig. 7) y el movimiento de la cola al terminar la inmersión. En base a estos y otros caracteres relacionados a la velocidad de inmersión, se pudo definir 3 modos de inmersión en arena: 1) lagartos que cavaban, el grupo más lento (ejemplo en Fig. 7a), 2) lagartos que serpenteaban, intermedio en sus tiempos (ejemplo en Fig. 7b), y 3) lagartos que se zambullían en arena como si fuera agua, los más rápidos y eficientes en este medio (ejemplo en Fig.

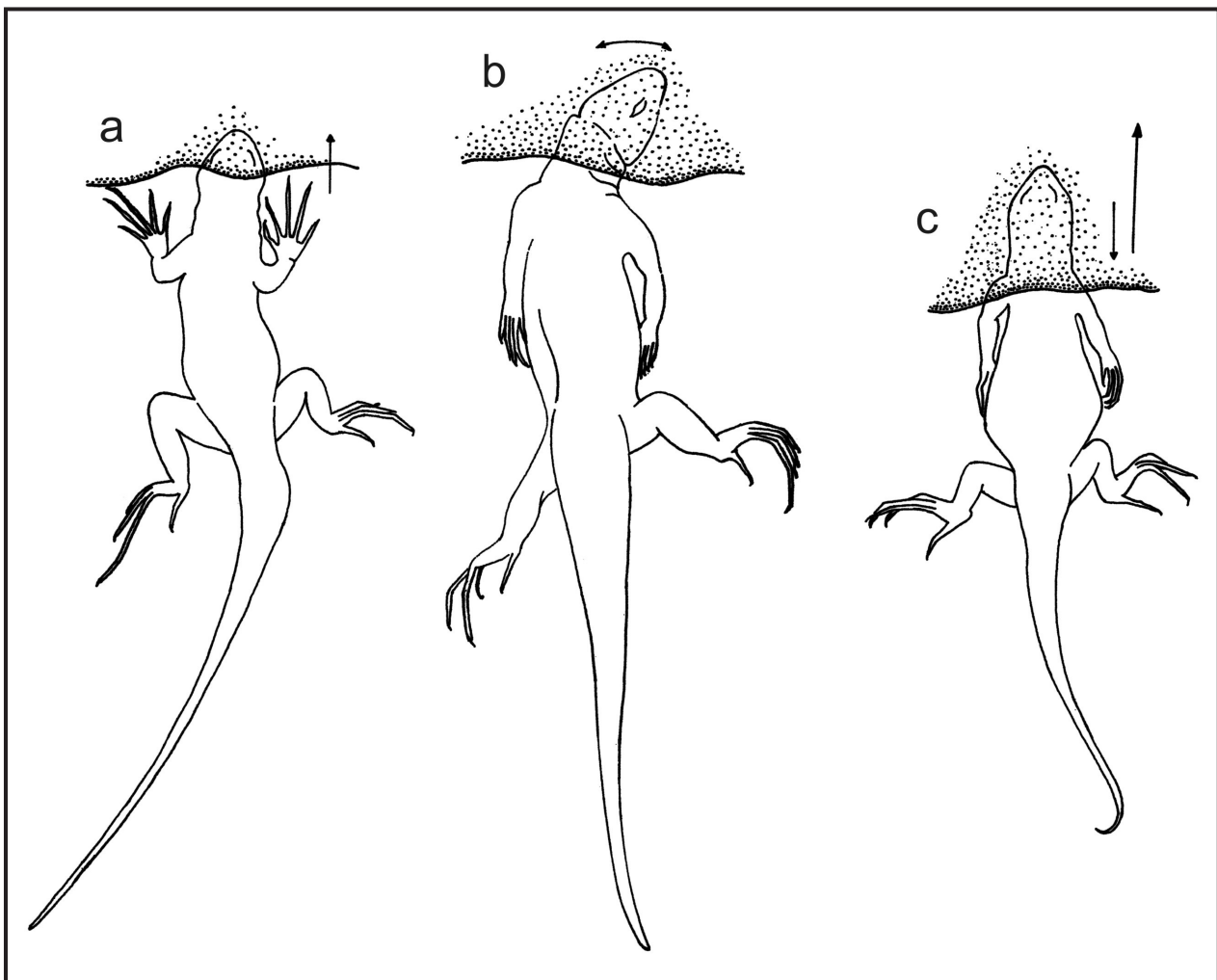


Figura 7. Esquema de tres tipos de movimientos de la cabeza observados en especies de *Liolaemus* (las flechas indican la dirección del movimiento): a. la lagartija mantiene su cabeza derecha al sumergirse en la arena (e.g., *L. quilmes*), b. la lagartija realiza movimientos laterales de la cabeza al sumergirse en la arena (e.g., *L. canqueli*), c. la lagartija primero realiza un pequeño movimiento hacia atrás, a veces haciendo unos pasos hacia atrás, luego de lo cual se sumerge rápidamente en la arena (e.g., *L. riojanus*) (dibujo de P. Vince; de Halloy, 1995; Halloy *et al.*, 1998).

7c). A este último grupo pertenece *L. multimaculatus* (Kacoliris *et al.*, 2009c). Para otras especies arenícolas del grupo *L. wiegmannii*, ver Etheridge (2000).

Estos caracteres comportamentales fueron muy constantes a través del tiempo en juveniles, adultos y en ambos sexos. La hipótesis filogenética que se obtuvo fue concordante con la clasificación propuesta en ese momento por Etheridge (1995), proporcionando una mayor resolución (Halloy, 1995; Halloy *et al.*, 1998; Halloy, 2004).

Hoy en día, se ha progresado mucho en la sistemática de este género, sumándose nuevas especies e incorporado más caracteres morfológicos, anatómicos, moleculares y de coloración (e.g., Abdala, 2007; Avila *et al.*, 2010; Lobo *et al.*, 2010a; Martínez *et al.*, 2011). A esta información, sería importante agregar caracteres comportamentales, tales como por ejemplo aquellos relacionados con las características estructurales de los cabeceos.

Conclusión

Los avances obtenidos por nuestro grupo se han visto enriquecidos por nuevos estudios también dedicados al comportamiento y ecología de estos géneros. Entre los autores que han contribuido valiosos conocimientos a estos temas están Stan Fox y colaboradores (e.g., Fox y Shipman, 2003), Nora Ibargüengoytía y colaboradores (e.g., Ibargüengoytía *et al.*, 2003; Ibargüengoytía, 2008), y Antonieta Labra y colaboradores (revisión en Labra, 2008). Por otra parte, notas relacionadas a temas de conservación están siendo muy útiles, por ejemplo, dando información sobre el impacto que tiene en la abundancia de *L. signifer*, lagartija de altura de Bolivia, la extracción de su hábitat natural para su uso en la medicina tradicional (De la Galvez Murillo y Pacheco, 2009). Éstos y otros estudios pueden aportar, además de importante información básica, datos que pueden ayudar a formular propuestas y elaborar estrategias que puedan ser consistentes y eficientes en la protección de éstos y otros animales. Considerando que éste es un grupo muy grande de lagartijas, apenas hemos tocado la superficie.

Agradecimientos

Se agradecen los numerosos asistentes de campo que nos ayudaron a lo largo de los años. Se agradece además a CONICET por becas doctorales a CR, RS, y NV y una beca postdoctoral a CR; también a PIP-CONICET 4966/97, 2668, 5780, 2422, 5625; CIUNT G218, G315, G430; y a Fundación Miguel Lillo, por

su apoyo financiero. Se agradecen las provincias donde se realizaron estos estudios por los permisos otorgados para trabajar en el campo. Partes de este trabajo fueron presentadas en la Academia Nacional de Ciencias, Buenos Aires.

Literatura citada

- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Abdala, C.S. & Díaz Gómez, J.M. 2006. A new species of the *Liolaemus darwini* group (Iguania: Liolaemidae) from Catamarca Province, Argentina. *Zootaxa* 1317: 21-33.
- Abdala, C.S.; Semhan, R.V.; Moreno Azocar, D.L.; Bonino, M.; Paz, M.M. & Cruz, F. 2012. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonic clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1-32.
- Aún, L.; Martori, R. & Rocha, C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropiduridae) en un agroecosistema del sur de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 13: 69-80.
- Avila, L.; Morando M. & Sites, J.W. Jr. 2006. Congeneric phylogeography: hypothesizing species limits and evolutionary processes in Patagonian lizards of the *Liolaemus boulengeri* group (Squamata: Liolaemini). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 241-275.
- Avila, L.J.; Morando, M.; Pérez, D.R. & Sites, J.W. Jr. 2010. A new species of the *Liolaemus elongatus* clade (Reptilia: Iguania: Liolaemini) from Cordillera del Viento, northwestern Patagonia, Neuquén, Argentina. *Zootaxa* 2667: 28-42.
- Barden, G. & Shine, R. 1994. Effects of sex and reproductive mode on dietary composition of the reproductively bimodal scincid lizard, *Lerista bougainvillii*. *Australian Zoologist* 29: 3-4.
- Breitman, M.F.; Avila, L.J.; Sites, J.W. Jr. & Morando, M. 2011. Lizards from the end of the world: phylogenetic relationships of the *Liolaemus lineomaculatus* section (Squamata: Iguania: Liolaemini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 59: 364-376.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. 1991. Phylogeny, Ecology and Behavior. A Research Program in Comparative Biology. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Bujes, C.S. & Verrastro, L. 2008. Annual activity of the lizard *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Liolaemidae) in the coastal sand dunes of southern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia, Porto Alegre* 98: 1-5.
- Burghardt, G.M. & Gittleman, J.L. 1990. Comparative Behavior and Phylogenetic Analyses: New Wine, Old Bottles. *En: Interpretation and Explanation in the Study of Animal Behavior, Vol. II: Explanation, Evolution and Adaptation* (eds. M. Bekoff & D. Jamieson), Westview Press, Boulder.
- Burquez, A.; Flores-Villela, O. & Hernández, A. 1986. Herbivory in a small iguanid lizard, *Sceloporus torquatus torquatus*. *Journal of Herpetology* 20: 262-264.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la OEA. Programa Regional

- de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington D. C.
- Carpenter, C.C. & Ferguson, G.W. 1977. Variation and evolution of stereotyped behaviour in reptiles: 335-554. *En*: Gans, C. & Tinkle, D.W., *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Chapple, D. 2003. Ecology, life-history and behavior in the Australian scincid genus *Egernia*, with comments on the evolution of complex sociality in lizards. *Herpetological Monographs* 17: 145-180.
- Cooper, W.E. & Greenberg, N. 1992. Reptilian Coloration and Behaviour: 298-422. *En*: Gans, C. G. & Crews, D. (eds/s). *Biology of the Reptilia: Hormones, Brain and Behavior: Volumen 18: Physiology E*. University of Chicago Press, Chicago.
- Corbalán, V.; Tognelli, M.F.; Scolaro, J.A. & Roig-Juñent, S.A. 2011. Lizards as conservation targets in Argentinean Patagonia. *Journal for Nature Conservation* 19: 60-67.
- Cruz, F.B.; Fitzgerald, L.A.; Espinoza, R.E. & Schulte, J.A. II. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559-1574.
- Cruz, F.B.; Belver, L.; Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J.; Blanco, G. & Cánovas, M.G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112: 425-432.
- De la Galvez Murillo, E. & Pacheco, L.F. 2009. Abundancia y estructura poblacional de la lagartija jararankò (*Liolaemus signifer*; Liolaemidae-Lacertilia-Reptilia) en zonas con y sin extracción comercial en el Altiplano de Bolivia. *Tropical Conservation Science* 2: 106-115.
- Díaz Gómez, J.M. 2007. Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology* 2: 59-68.
- Doody, J.S.; Young, J.E & Georges, A. 2002. Sex differences in activity and movements in the Pig-Nosed Turtle, *Carettochelys insculpta*, in the wet-dry tropics of Australia. *Copeia* 2002: 93-103.
- 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 National Academy of Sciences USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Iguania: Tropicuridae) in Northern Argentina. *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali, Torino* 11: 137-199.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharis adpersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum of Natural History, Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge, R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropicuridae) and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14: 293-352.
- Evans, L. T. 1959. A motion picture study of maternal behaviour of the lizard, *Eumeces obsoletus* Baird and Girard. *Copeia* 1959: 103-110.
- Fox, S.F. & Shipman, P.A. 2003. Social behavior at high and low elevations: environmental release and phylogenetic effects in *Liolaemus*: 310-354. *En*: Fox, S.F.; McCoy, J.K. & Baird, T.A. (eds.). *Lizard Social Behavior*. The John Hopkins University Press, Baltimore & London.
- Fox, S.F., McCoy, J.K. & Baird, T.A. (eds.). 2003. *Lizard Social Behavior*. The John Hopkins University Press, Baltimore & London.
- Fulvio Pérez, C.H.; Frutos, N.; Kozykariski, M.; Morando, M.; Pérez, D.R. & Avila L.J. 2011. Lizards of Rio Negro Province, northern Patagonia, Argentina. *Check List* 7: 202-219.
- Frutos, N. 2009. Dominio Vital, Movimiento y Ritmo de Actividad en una Comunidad de Saurios Patagónicos del Clado Liolaemini: un Análisis Evolutivo. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Frutos, N. & Belver, L. 2007. Dominio vital de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge, 1993 (Iguania: Liolaemini) en el noroeste de la provincia de La Rioja, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 83-92.
- Frutos, N.; Camporro, L.A. & Avila, L.J. 2007. Ambito de hogar de *Liolaemus melanops* Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina. *Gayana* 71: 142-149.
- Hager, S.B. 2001. The role of nuptial coloration in female *Holbrookia maculata*: evidence for a dual signaling system. *Journal of Herpetology* 35: 624-632.
- Halloy, M. 1995. Sand burying behavior in neotropical species of lizards, *Liolaemus*, Tropicuridae: a phylogeny of the boulengeri group. Doctoral Thesis, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, USA.
- Halloy, M. 1996. Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropicuridae), a South American lizard. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 32: 43-57.
- Halloy, M. 2004. Comportamiento y filogenia: un ejemplo en lagartos arenícolas del género *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemidae). *Acta zoológica lilloana* 48: 103-121.
- Halloy, M. 2006. *Liolaemus quilmes* (NCN). Longevity. *Herpetological Review* 37: 88-89.
- Halloy, M. 2012. Visual display variations in neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to sex and season. *The Herpetological Journal* 22: 265-268.
- Halloy, M. & Halloy, S. 1997. An indirect form of parental care in a high altitude viviparous lizard, *Liolaemus huacahuasicus* (Tropicuridae). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 33: 139-155.
- Halloy, M. & Robles, C. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.
- Halloy, M. & Robles, C. 2003. Patrones de actividad y abundancias relativas en un lagarto del noroeste argentino, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 17: 67-73.
- Halloy, M. & Castillo, M. 2006. Forelimb wave displays in lizard species of the genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Herpetological Natural History* 9: 127-133.
- Halloy, M.; Etheridge, R. & Burghardt, G. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12: 1-37.
- Halloy, M.; Robles, C. & Cuzzo, F. 2006. Diet in two syntopic

- neotropical lizard species of *Liolaemus* (Liolaemidae): interspecific and intersexual differences. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Halloy, M., Boretto, J. M. y Iburgüengoytía, N. 2007a. Signs of parental behavior in *Liolaemus elongatus* (Sauria: Liolaemidae) of Neuquén, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 2: 141-147.
- Halloy, M.; Guerra, C. & Robles, C. 2007b. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): ambiguity and keeping males interested? *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 43: 110-118.
- Iburgüengoytía, N.R. 2008. Estrategias Reproductivas en Reptiles. *En: Herpetología de Chile*. Vidal Maldonado, M.A. & Labra Lillo, A. Science Verlag, Chile.
- Iburgüengoytía, N.R.; Halloy, M. & Crocco, M.C. 2003. El parto en el lagarto *Liolaemus kingii* (Sauria: Liolaemidae): observaciones etológicas. *Cuadernos de Herpetología* 16: 129-135.
- Iburgüengoytía, N.R.; Acosta, J.C.; Boretto, J.M.; Villavicencio, H J.; Marinero, J.A. & Krenz, J.D. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 620-1630.
- Jenssen, T.A.; Marcellini, D.L.; Buhlmann, K.A. & Gotorth, P.H. 1989. Differential infanticide by adult curly-tailed lizards, *Leiocephalus schreibersi*. *Animal Behaviour* 38: 1054-1061.
- Kacoliris, F.; Williams, J.D.; Ruiz de Arcaute, C. & Cassinol, C. 2009a. Home range size and overlap in *Liolaemus multimaculatus* (Squamata: Liolamidae) in pampean coastal dunes of Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4: 229-234.
- Kacoliris, F.P.; Berkunsky, I. & Williams, J.D. 2009b. Methods for assessing population size in sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*). *Herpetologica* 65: 219-226.
- Kacoliris, F.; Guerrero, E. & Williams, J. 2009c. Nadando debajo de la arena: observaciones sobre un peculiar comportamiento en *Liolaemus multimaculatus*. *Cuadernos de Herpetología* 23: 97-99.
- Kozykariski, M.L.; Belver, L.C. & Avila, L.J. 2011. Diet of the desert lizard *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemini) in northern La Rioja Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 1237-1239.
- Labra, A. 2008. Sistemas de Comunicación en Reptiles. Vidal Maldonado, M.H. & Labra Lillo, A. Science Verlag, Chile.
- Labra, A.; Carazo, P.; Desfilis, E. & Font, E. 2007. Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: structure of head bob displays. *Herpetologica* 63: 11-18.
- Langstroth, R. 2011. On the species identities of a complex *Liolaemus* fauna from the Altiplano and Atacama Desert: insights on *Liolaemus stolzmanni*, *L. reichei*, *L. jamesi pachecoi*, and *L. poconchilensis* (Squamata: Liolaemidae). *Zootaxa* 2809: 20-32.
- Lobo, F.; Abdala, C. & Valdecantos, S. 2010a. Taxonomic studies of the genus *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae): description of four new species. *South American Journal of Herpetology* 5: 102-126.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010b. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Martinez, L.E.; Avila, L.J.; Fulvio Pérez, C.H.; Pérez, D.R.; Sites, J.W. Jr. & Morando, M. 2011. A new species of *Liolaemus* (Squamata, Iguania, Liolaemini) endemic to the Auca Mahuida volcano, northwestern Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3010: 31-46.
- Martins, E.P. 1991. Individual and sex differences in the use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behavior* 41: 403-416.
- Martins, E.P. 1993. Contextual use of the push-up display by the sagebrush lizard, *Sceloporus graciosus*. *Animal Behavior* 45: 25-36.
- Martins, E.P. 1996. Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior. Martins, E.P. Oxford University Press, New York.
- Martins, E.P.; Labra, A.; Halloy, M. & Tolman Thompson J. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-463.
- Martori, R.A. 2005. Reproducción y Reclutamiento en una Población de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993 (Tropiduridae, Squamata). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.
- Martori, R. & Aùn, L. 2010. Reproducción y variación de grupos de tamaño en una población de *Liolaemus koslowskyi* (Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología* 24: 39-55.
- Maya, J.E. & Malone, P. 1989. Feeding habits and behavior of the whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris tigris*. *Journal of Herpetology* 23: 309-311.
- Moreno Azocar, L. & Acosta, J.C. 2011. Feeding habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology* 45: 283-286.
- Ortiz, J.C. 1981. Révision Taxonomique et Biologie des *Liolaemus* du Groupe nigromaculatus (Squamata, Iguanidae). Thèse de Doctorat d'États Sciences Naturelles, Université Paris.
- Pincheira-Donoso, D.; Scolaro, 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.
- Pincheira-Donoso, D.; Hodgson, D.J.; Stipala, J. & Tregenza, T. 2009. A phylogenetic analysis of sex-specific evolution of ecological morphology in *Liolaemus* lizards. *Ecological Research* 24: 1223-1231.
- Ramírez Pinilla, M.P. 1992. Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de hembras de algunas especies ovíparas de *Liolaemus* (Reptilia: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Acta Zoológica Lilloana* 42: 116-122.
- Robles, C. & Halloy, M. 2008. Seven-year relative abundance in two syntopic neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* and *L. ramirezae* (Liolaemidae), from Northwestern Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 22: 73-79.
- Robles, C. & Halloy, M. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 4: 253-258.
- Robles, C. & Halloy, M. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to territoriality and reproductive strategy. *The Herpetological*

- Journal* 20: 243-248.
- Robles, C. & Halloy, M. 2012. Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, color and familiarity. *Salamandra* 48: 115-121.
- Rocha, C.F.D. 1996. Seasonal shift in lizard diet: the seasonality in food resources affecting the diet of *Liolaemus lutzae* (Tropiduridae). *Ciencia e Cultura* 48: 264-269.
- Rocha, C.F.D. 1999. Home range of the Tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biología* 59: 125-130.
- Salica, M.J. & Halloy, M. 2009. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to reproductive state. *Revista Española de Herpetología* 23: 141-149.
- Semhan, R.; Halloy, M. & Abdala, C. 2012. Diet and reproductive states in a high altitude neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* (en prensa).
- Shine, R. 1988. Parental Care in Reptiles: 275-329. *En*: Gans, C.G. & Huey, R.B. (eds.). *Biology of the Reptilia*, Alan R. Liss, Inc., New York.
- Somma, L.A. 1987. Maternal care of neonates in the prairie skink, *Eumeces septentrionalis*. *Great Basin Naturalist* 47: 536-537.
- Somma, L.A. 1990. A categorization and bibliographic survey of parental behavior in lepidosaurian reptiles. *Smithsonian Herpetological Information Service* 81: 1-53.
- Valdecantos, S. 2011. Coexistencia entre Especies: Competencia, Agresión o Indiferencia en Lagartijas de la Puna del Género *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaeminae). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Vanhooydonck, B.; Cruz, F.B.; Abdala, C.S.; Moreno Azocar, D.L.; Bonino, M.F. & Herrel, A. 2010. Sex-specific evolution of bite performance in *Liolaemus* lizards (Iguania: Liolaemidae): the battle of the sexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 461-475.
- Vega, L.E.; Bellagamba, P.J. & Fitzgerald, L.A. 2000. Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal Zoology* 78: 1653-1660.
- Villavicencio, H. J.; Acosta, J.C.; Cánovas, M.G. & Marinero, J.A. 2002. Patrones de actividad temporal diaria y estacional de *Liolaemus pseudoanomalus* (Squamata: Tropiduridae), en el centro-oeste de Argentina. *Multequina* 11: 51-60.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Marinero, J.A. & Cánovas, M.G. 2007. Thermal ecology of a population of the lizard, *Liolaemus pseudoanomalus* in western Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28:163-165.
- Zamudio, K.R. & Sinervo, B. 2003. Ecological and social contexts for the evolution of alternative mating strategies: 83-106. *En*: Fox, S.F., McCoy, J.K. & Baird, T.A. (eds), *Lizard Social Behavior*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.