

Dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor* y *L. irregularis* (Iguania: Liolaemidae)

MARÍA SOLEDAD VALDECANTOS & FERNANDO LOBO

*Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Salta-CONICET,
Avenida Bolivia 5051, C.P. 4400, Salta, Argentina
(e-mail: soleval@unsa.edu.ar)*

Resumen: Se estudió el dimorfismo sexual en sendas poblaciones de *Liolaemus multicolor* y de *L. irregularis* de la puna de Argentina. Se analizaron caracteres morfométricos, de folidosis, patrones y colores en vida. Se estudiaron los tamaños corporales en los que se diferencian los distintos caracteres dimórficos. Los caracteres que resultaron dimórficos en *L. multicolor* son: las dimensiones de la cabeza y de la extremidad posterior y el ancho de la cloaca y la longitud del tronco, la presencia de poros precloacales, color amarillo en la faz ventral de los muslos y diferencias significativas en las frecuencias de tres tipos de patrones dorsales y de colores ornamentales. En *L. irregularis* se encontró dimorfismo en la forma y el tamaño de las escamas de la cloaca, el número de poros precloacales y en la coloración y patrón de la garganta. En *L. multicolor* un carácter se diferencia en los juveniles, la mayoría aparece con la adquisición de la madurez sexual y unos pocos más tardíamente. En *L. irregularis*, dos ya están diferenciados en los juveniles y el otro aparece después de la madurez sexual. Las diferencias en el desarrollo y presencia de la coloración ornamental (muy desarrollada en *L. multicolor*), los patrones en gargantas, forma de cloaca y escamas cloacales en *L. irregularis* y el desarrollo diferencial de los poros precloacales en ambas especies, sugieren que el comportamiento de cortejo y social (aún desconocidos en el terreno y laboratorio) asociado a estos caracteres probablemente sean también muy diferentes.

Palabras clave: dimorfismo sexual, lagartija, *Liolaemus*.

Abstract: Sexual dimorphism in *Liolaemus multicolor* and *Liolaemus irregularis* (Iguania: Liolaemidae). – A study of sexual dimorphism of *Liolaemus multicolor* and *L. irregularis* was conducted in two populations from the puna region of Argentina. We analyzed morphometric characters, squamation, and variation of pattern and color in life. We studied the body size at which these characters differentiate. Dimorphic characters in *L. multicolor* include: head proportions, hindlimb length, width of the cloaca and tail base, trunk length, precloacal pores, yellow coloration on the ventral surface of the thighs, and significant differences between sexes in the frequencies of three dorsal-pattern types and ornamental colors. In *L. irregularis* we found dimorphism in shape and size of cloacal scales, number of precloacal pores, and throat coloration and pattern. In *L. multicolor* one sexually dimorphic character was exhibited in juveniles, but most of the others appeared at the time of sexual maturity, and only a few developed later. In *L. irregularis*, two characters were differentiated in juveniles and the others appeared after sexual maturity. The differences in the development and presence of ornamental coloration (well developed in *L. multicolor*), throat patterns, cloacal shape, and scales in *L. irregularis*, and the different development of precloacal pores in both species, suggest that the courtship and social behavior (unknown in the field or laboratory) associated with these characters are probably very different.

Key words: *Liolaemus*, lizard, sexual dimorphism.

INTRODUCCIÓN

El dimorfismo sexual en los lagartos se puede expresar de distintas maneras, en el tamaño corporal (uno de los dos sexos es más grande que el otro), en la presencia en un sexo de expansiones gulares, crestas u otros ornamentos, en las distintas proporciones corporales, en el diseño o dibujo de la piel y en la coloración (POUGH *et al.*, 2001). La función o funciones de los diferentes caracteres dimórficos y su relación con el éxito reproductivo no son bien conocida en todos los casos, aunque las más comunes se refieren a la competencia entre machos y la elección de los mismos por parte de las hembras (POUGH *et al.*, 2001). Según CAROTHERS (1984) el dimorfismo sexual esta determinado por tres factores: estrategias reproductivas de las hembras (TINKLE *et al.*, 1970), selección sexual (CAROTHERS, 1984) y competencia por recursos alimenticios (SCHOENER, 1967). El dimorfismo sexual en el tamaño podría estar relacionado con diversos factores tales como competencia entre machos, diferencias en la mortalidad entre sexos debido a diferencias en la longevidad, a mayor cantidad de energía asociada con la reproducción por parte de las hembras, etc. (ANDERSON & VITT, 1990).

El género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) comprende alrededor de 170 especies (ETHERIDGE & ESPINOZA, 2000) y existen pocos estudios sobre el dimorfismo sexual en este género. ORTIZ (1981) encontró para especies del grupo *nigromaculatus* diferencias entre machos y hembras en el tamaño del cuerpo (longitud hocico-cloaca), longitud de la cabeza, ancho de la cabeza, longitud del miembro posterior, anterior y pie. Además describe diferencias de coloración especialmente acentuadas en las especies monogámicas del grupo. En *Liolaemus pictus* y *L. elongatus* se encontró

dimorfismo en la forma del cuerpo, cabezas más grandes y mayor ancho de la cloaca así como la presencia de poros precloacales en los machos (IBARGÜENGOYTIA & CUSSAC, 1999). En una población de *L. multimaculatus* se encontraron diferencias en el tamaño corporal, longitud de la cabeza, longitud del tronco, tibia-fibula, manos y pies, siendo todos los valores más grandes en machos que en hembras (VEGA, 1997). También, en el mismo trabajo, se describen diferencias en la coloración ventral (los machos son manchados) y la presencia de poros precloacales en machos. Más recientemente, VERRASTRO (2004) estudió el dimorfismo sexual en *L. occipitalis*, encontrando diferencias en el tamaño, en la longitud y ancho de la cabeza, ancho de la base de la cola, longitud de la mandíbula inferior y la presencia de poros precloacales. Esta autora también describe la presencia de manchas negras en el dorso del cuerpo de los machos y melanismo gular, así como la presencia de manchas amarillas en las hembras. El dimorfismo sexual fue estudiado también en *L. pseudoanomalus* (VILLAVICENCIO *et al.*, 2003) y *L. riojanus* (LASPIUR *et al.*, 2006). En la primera de estas especies se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras sólo en uno de los doce caracteres morfométricos estudiados, la longitud hocico-cloaca, y en el número de poros precloacales, mientras que en la segunda (también doce caracteres estudiados) se encontró dimorfismo en la longitud del tronco, la presencia de poros precloacales y la frecuencia de colas regeneradas. Por otro lado VIDAL *et al.* (2005), usando análisis de morfometría tradicional y geométrica en *L. tenuis*, encontraron dimorfismo en variables geométricas de la cabeza y las extremidades y en la longitud hocico-cloaca.

En la región de la Puna de Salta (Argentina), donde se realizó el presente

estudio, habitan seis especies de *Liolaemus*: *L. puna*, *L. dorbignyi*, *L. irregularis*, *L. albiceps*, *L. multicolor*, y *L. yanalcu*. *L. multicolor* pertenece al grupo *andinus* (CEI, 1993), es vivípara (SCHULTE *et al.*, 2000) y omnívora (ESPINOZA *et al.*, 2004), es una especie de tamaño mediano (longitud hocico-cloaca de los adultos 53-72 mm) y su distribución comprende toda la puna de Jujuy y parte de Salta, extendiéndose por el este de las Salinas Grandes hasta el área del Acay, el extremo sur de su distribución. Adicionalmente se hicieron observaciones en una muestra de *L. irregularis* (grupo *darwinii*, según ETHERIDGE, 1993), una especie de mayor tamaño (53-95 mm), también vivípara (SCHULTE *et al.*, 2000), y herbívora (ESPINOZA *et al.*, 2004) que habita áreas circundantes a San Antonio de los Cobres y hacia el este alcanza la localidad de Los Patos, donde se encuentra en sintopía con el extremo oeste de distribución de *L. multicolor*.

Los objetivos del presente trabajo fueron: 1) estudiar el dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor* y *L. irregularis*, 2) comparar los caracteres sexualmente dimórficos identificados entre las dos especies y con otras especies del género, y 3) localizar temporalmente la diferenciación de los caracteres con relación a la adquisición de la madurez sexual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 148 ejemplares (77 machos y 71 hembras) de *Liolaemus multicolor* capturados en los alrededores del Nevado del Acay (4080 m, 24° 20.174' S, 66° 9.142' O) a unos 20 km al este de San Antonio de los Cobres (3775 m, 24° 13' S, 66° 19' O), Provincia de Salta, y 52 ejemplares (33 machos y 19 hembras) de *L. irregularis* de una población situada a unos 15 km de la anterior (Los Patos: 3847 m, 24° 14.818' S,

66° 13.927' O). Todos los especímenes fueron sexados y se fotografiaron en vida 46 ejemplares de *L. multicolor* con la ayuda de una cámara digital para el registro de coloraciones. Los individuos fueron sacrificados utilizando una sobredosis de anestésico (pentotal sódico) y fueron posteriormente fijados con formol 10% y preservados en alcohol 70%. Los ejemplares estudiados fueron depositados en la colección del Museo de Ciencias Naturales (MCN) de la Universidad Nacional de Salta con los siguientes números de identificación (se indica también el mes de captura): *L. multicolor*, MCN: 375-379, 441-449, 450-456 (febrero 2001); 657-662, 691-696, 927 (diciembre 2001); 996-999, 1000-1016, 1040-1056, 1062 (marzo 2003); 1444-48, 1450-51, 1454-72, 1478-80, 1460 (marzo 2004); 1667-1712 (marzo 2005); *L. irregularis*, MCN: 332, 333, 336, 337, 381, 382, 397-399, 401 (febrero 2001); 1063-1104 (marzo 2003).

De los 148 ejemplares de *L. multicolor* sólo se utilizaron 59 (33 hembras y 26 machos) para morfometría; en el caso de *L. irregularis* no se tomaron datos morfológicos. Para los ejemplares de *L. multicolor* se consideraron los siguientes caracteres: ancho de la cabeza (AC), longitud de la cabeza (borde anterior del oído-hocico, LC), altura máxima de la cabeza (AIC), longitud del cuello (hombro-borde anterior del oído, LCu), ancho de la base de la cola (ABCu), ancho de la cloaca (ACI), longitud del pie (LP), longitud de la tibia (LTi), longitud del tronco (axila-parte anterior de los muslos, LT) y tamaño del individuo (longitud hocico-cloaca, LHC). Estos caracteres fueron medidos con ayuda de un calibre/vernier de 0.02 mm de precisión. Las medidas fueron comparadas entre machos y hembras adultas para establecer cuáles de ellas presentaban diferencias significativas. Se evaluaron la

normalidad (prueba de normalidad de Shapiro-Wilks) y homogeneidad de varianzas (prueba F para igualdad de varianzas) de todas las medidas. Las que no cumplieran con estos supuestos fueron transformadas logarítmicamente para cumplir con el supuesto de normalidad. Los datos fueron luego analizados con ANCOVA, utilizando LHC como covariable, para eliminar el efecto del tamaño corporal sobre las variables (ZAR, 1999). En el caso en que alguna variable no cumplió con los supuestos nombrados arriba aún aplicando distintas transformaciones, se trabajó con los residuales de la regresión enfrentando el carácter con la longitud hocico-cloaca en una regresión lineal para eliminar los posibles efectos del tamaño en la medida del carácter (VILLAVICENCIO *et al.*, 2003). Seguidamente, de acuerdo a las propiedades de normalidad de los valores de los residuales, se los analizó con la prueba t de comparaciones de medias (valores normales) o con Mann-Whitney U (valores que no cumplen con el supuesto de normalidad). Los individuos considerados adultos fueron aquellos que presentaban una longitud hocico-cloaca mayor o igual al tamaño mínimo al que se determinó el inicio de la madurez sexual (55.6 mm para las hembras y 53.9 mm para los machos). Para determinar la madurez sexual los ejemplares fueron diseccionados y se observó el estado fisiológico de las gónadas. Las hembras consideradas maduras sexualmente fueron aquellas con ovarios con folículos cargados de vitelo u oviductos convolutos y ensanchados. En el caso de los machos, se consideró maduros sexualmente a aquellos que presentaban el epidídimo enrollado irregularmente y agrandado o los testículos voluminosos y globosos (en contraste con los testículos fusiformes y pequeños de los ejemplares inmaduros) (FITZGERALD *et al.*, 1993; Fig. 1). Para determinar con mayor

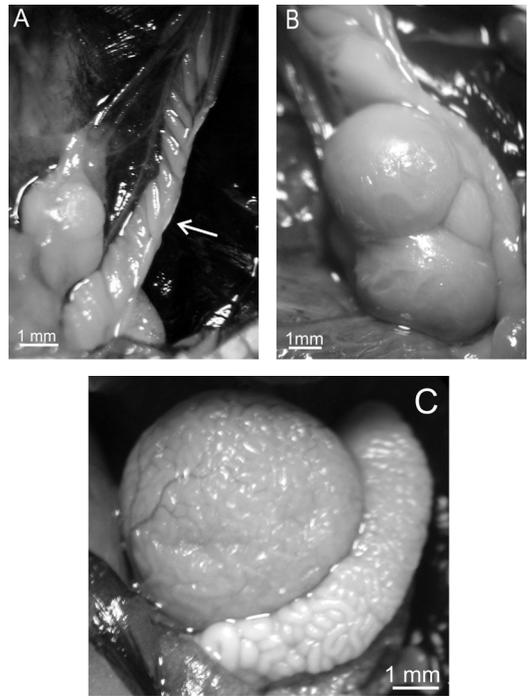


FIGURA 1. Gónadas maduras sexualmente de *Liolaemus multicolor*. (A) Oviducto convoluto (MCN 451). (B) Folículos cargados de vitelo (MCN 1045). (C) Testículo y epidídimo maduros (MCN 1056).

FIGURE 1. Sexually mature gonads in *Liolaemus multicolor*. (A) Enlarged oviduct (MCN 451). (B) Yolke follicles (MCN 1045). (C) Mature testis and epididymus (MCN 1056).

precisión el tamaño a partir del cual aparecen los caracteres sexualmente dimórficos se crearon cohortes por tamaño para las hembras y los machos. La primera cohorte incluyó todos los ejemplares que no habían alcanzado la madurez sexual (menores de 55.6 mm en las hembras y 53.9 mm en los machos). El resto de la muestra incluye ejemplares maduros sexualmente y, como el número de individuos con esta condición era 41 ejemplares y los inmaduros 18, para evitar el posible efecto del mayor número de ejemplares maduros en las comparaciones estadísticas se clasificó a los ejemplares maduros en dos cohortes. Para la formación de estas cohortes se tuvo en cuenta el número de ejemplares de la primera

cohorte (inmaduros) y basados en este número se formaron las cohortes de individuos maduros de tal manera que los tres grupos cuenten con un número de ejemplares uniforme dentro de un determinado rango de tamaño. De esta forma la segunda cohorte incluyó aquellos cuya LHC era entre el tamaño mínimo de inicio de la madurez sexual y 63 mm, y la tercera desde 64 mm en adelante. Las medidas de los caracteres establecidos como dimórficos fueron analizadas siguiendo el mismo criterio descrito anteriormente para el análisis de todos los caracteres. Los caracteres se compararon entre las cohortes de un mismo sexo, macho o hembra dependiendo de en cuál de ellos se diferenciaba el carácter. En los casos en los que no se encontraron diferencias dentro de un mismo sexo, los análisis se hicieron entre cohortes equivalentes de machos y hembras (para determinar el cambio dimórfico en el sexo opuesto).

También se estudiaron, en ambas especies, caracteres relacionados con la foliosis, forma de la cloaca y poros precloacales. CEI (1986, 1993), LAURENT (1992), y ETHERIDGE (1995) citan como caracteres dimórficos en *Liolaemus* la existencia de escamas más grandes en la cloaca de los machos, y pequeñas y numerosas en las hembras (este carácter como apomorfía de *Liolaemus*; ETHERIDGE, 1995); asimismo la forma de la cloaca sería distinta, pequeña y redondeada en las hembras (agrandada y con borde posterior recto en los machos). La presencia de los poros precloacales en general está restringida a los machos, aunque se conocen excepciones (grupos *boulengeri* y *chiliensis*; LOBO, 2001; ABDALA, 2007). En el caso de *L. irregularis* (grupo *boulengeri*), las hembras también presentan poros precloacales por lo que se estudió el número de poros presentes en ambos sexos. Para este estudio se analizaron las propiedades de normalidad y homogeneidad de varianza para, de acuerdo

con ellas, decidir si usar una prueba paramétrica (t) o no paramétrica (Mann-Whitney U).

Se estudio la coloración en vida (registrándose fotográficamente) en 46 (23 hembras y 23 machos) individuos de *Liolaemus multicolor* colectados durante la campaña realizada en el verano de 2005 (MCN 1667-1712) y los patrones dorsales (totalidad de la muestra de *L. multicolor*, 148 individuos). En el análisis de coloración, se analizó la presencia y ausencia de los colores de ornamentación en machos y hembras, tanto ventral como dorsalmente, mediante la ayuda de un editor de imágenes. Se entiende por ornamentales aquellos distintos al color gris-castaño claro de fondo y al negro representado en manchas paravertebrales o estrías transversales (esta coloración puede estar o no relacionada con el dimorfismo sexual). El color ocre es el color ornamental presente en todos los juveniles, se ubica por lo general entre las manchas paravertebrales y en los adultos daría origen a otros colores (amarillo y naranja). Los patrones dorsales fueron analizados registrándose la variación en manchas paravertebrales y estrías dorso-laterales en adultos y juveniles de ambos sexos. Tanto la frecuencia de coloración como de los patrones dorsales se analizaron estadísticamente con una prueba z de comparación de dos proporciones. En el caso de *L. irregularis*, se registró solamente la coloración y el patrón de la garganta en ambos sexos debido a que la muestra era más limitada. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con un nivel de significación de 0.05.

RESULTADOS

Liolaemus multicolor

Caracteres morfológicos

Del total de medidas estudiadas resultaron dimórficas las dimensiones de la cabeza (altura, largo y ancho) y de la extremidad

posterior (longitudes de pie y tibia), el ancho de la cloaca y la longitud del tronco. Las medias son mayores en los machos que en las hembras excepto en la longitud del tronco que es mayor en las hembras. No resultó significativa la comparación en la longitud del cuello, en el ancho de la base de la cola ni en la LHC (Tablas 1 y 2). En los restantes caracteres morfológicos estudiados (tamaño de las escamas cloacales, forma de la cloaca y presencia de poros precloacales) sólo se encontró dimorfismo con relación a los poros precloacales, que están presentes solamente en los machos adultos. El tamaño de las escamas de la región cloacal es semejante en ambos sexos y la forma de la cloaca es redondeada también en los dos sexos (Fig. 2).

Coloración

Se encontró dimorfismo en la coloración de los muslos, que es amarillenta sólo en los machos. En la región dorsal, se registró variación en adultos en tres colores ornamentales. Los colores que se observaron son: naranja, amarillo y celeste. El celeste en

general se distribuye en forma de pequeños parches de unas pocas escamas (1-4) en los flancos dorsolaterales del tronco. Naranja y amarillo se distribuyen de forma semejante, si bien la presencia de uno no implica la ausencia de otro de los colores, en general uno de esos colores es predominante (naranja o amarillo). Se distribuyen principalmente entre las manchas paravertebrales o estrías, entre las manchas negras laterales y muchas veces se extienden hacia el flanco y región ventrolateral del tronco. En algunos casos la región dorsolateral y flanco es naranja y la faja central dorsal es amarilla. En algunos especímenes se dibujan un par de líneas/bandas delgadas dorsolaterales con ese color predominante (naranja o amarillo) (Fig. 3). Existe dimorfismo en la intensidad de la coloración ornamental, siendo más fuerte y llamativa en los machos que en las hembras pero en ningún caso algún color es exclusivo de un solo sexo, con la excepción de la coloración amarillenta en los muslos de los machos. Sí se encontraron diferencias significativas entre sexos en los adultos en la

TABLE 1. Resultados de las pruebas estadísticas comparando los caracteres morfométricos entre machos y hembras adultos de *Liolaemus multicolor*. ABCo: ancho de la base de la cola, AC: ancho de la cabeza, ACI: ancho de la cloaca, AIC: altura de la cabeza, LC: longitud de la cabeza, LCu: longitud del cuello, LHC: longitud hocico-cloaca, LP: longitud del pie, LT: longitud del tronco, LTi: longitud de la tibia.

TABLE 1. Results of statistical tests performed on morphometric characters between adult males and females of *Liolaemus multicolor*. ABCo: width of tail base, AC: head width, ACI: cloacal width, AIC: head height, LC: head length, LCu: neck length, LHC: snout-vent length, LP: foot length, LT: trunk length, LTi: tibial length.

Variable	Prueba	g.l.	F (LHC)	p	g.l.	F (Sexo)	p
LHC	t	39	t = -0.31	0.7611			
Ln AIC	ANCOVA	1	F = 70.26	< 0.001	1	F = 30.00	< 0.001
LC	ANCOVA	1	F = 138.97	< 0.001	1	F = 28.78	< 0.001
AC	ANCOVA	1	F = 77.84	< 0.001	1	F = 20.91	< 0.001
LP	ANCOVA	1	F = 16.15	< 0.001	1	F = 11.11	< 0.001
LTi	ANCOVA	1	F = 28.95	< 0.001	1	F = 27.72	< 0.001
ACI	ANCOVA	1	F = 52.32	< 0.001	1	F = 15.01	< 0.001
LT	ANCOVA	1	F = 63.39	< 0.001	1	F = 7.34	0.0101
LCu	ANCOVA	1	F = 4.04	0.0514	1	F = 0.66	0.4229
Residuales ABCo	U	41	U = 403.00	0.7866			

TABLA 2. Medias (mm) de los caracteres morfométricos y tamaño muestral (N) para adultos de *Liolaemus multicolor*. ABCo: ancho de la base de la cola, AC: ancho de la cabeza, ACI: ancho de la cloaca, AIC: altura de la cabeza, LC: longitud de la cabeza, LCu: longitud del cuello, LHC: longitud hocico-cloaca, LP: longitud del pie, LT: longitud del tronco, LTi: longitud de la tibia.

TABLE 2. Means (mm) of morphometric characters and sample size (N) of adults of *Liolaemus multicolor*. ABCo: width of tail base, AC: head width, ACI: cloacal width, AIC: head height, LC: head length, LCu: neck length, LHC: snout-vent length, LP: foot length, LT: trunk length, LTi: tibial length.

Variables	♂♂ (N = 15)	♀♀ (N = 26)
LHC	63.52	63.03
AIC	9.19	8.16
LC	13.89	13.17
AC	12.12	11.36
LP	18.58	17.57
LTi	13.04	11.93
LT	28.42	30.14
ACI	6.19	5.33
LCu	10.70	10.38
ABCo	8.29	7.53

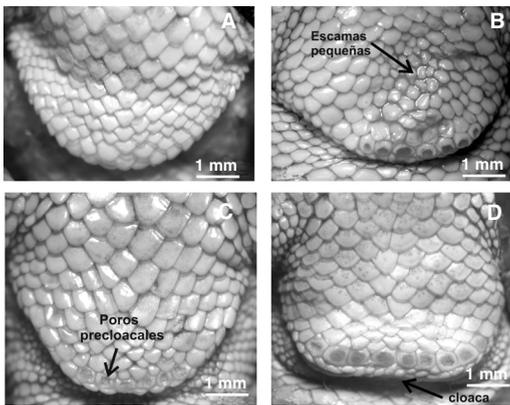


FIGURA 2. Morfología de la cloaca. (A) Hembra de *Liolaemus multicolor* (MCN 452). (B) Hembra de *L. irregularis* (MCN 1087). (C) Macho de *L. multicolor* (MCN 1053). (D) Macho de *L. irregularis* (MCN 1102).

FIGURE 2. Cloacal morphology. (A) Female *Liolaemus multicolor* (MCN 452). (B) Female *L. irregularis* (MCN 1087). (C) Male *L. multicolor* (MCN 1053). (D) Male *L. irregularis* (MCN 1102).

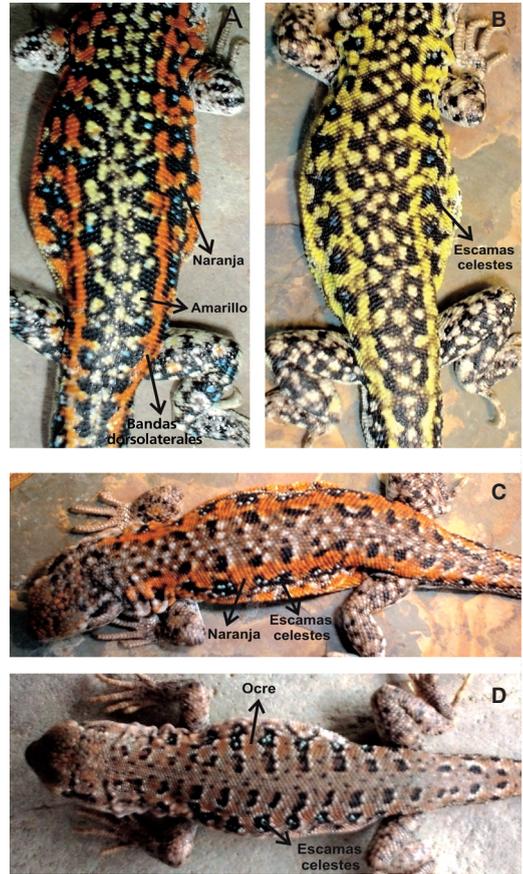


FIGURA 3. Polimorfismo en la coloración dorsal en *Liolaemus multicolor*. (A) Macho con coloración predominante naranja y amarillo con algunas escamas celestes dispersas (MCN 1690, LHC = 70.7 mm). (B) Macho con coloración predominante amarilla con escamas celestes (MCN 1668, LHC = 69.0 mm). (C) Hembra con coloración naranja y escamas celestes (MCN 1688, LHC = 69.5 mm). (D) Juvenil hembra con coloración general castaño y ocre exhibiendo también escamas celestes en los flancos (MCN 1710, LHC = 42.6 mm).

FIGURE 3. Polymorphism in dorsal coloration of *Liolaemus multicolor*. (A) Male with extensive orange and yellow coloration with scattered light blue scales (MCN 1690, SVL = 70.7 mm). (B) Male with extensive yellow coloration and light blue scales (MCN 1668, SVL = 69.0 mm). (C) Female with orange coloration and light blue scales (MCN 1688, SVL = 69.5 mm). (D) Juvenile female with light brown and ochre coloration and light blue scales over the flanks (MCN 1710, SVL = 42.6 mm).

TABLA 3. Resultados de las pruebas estadísticas para las proporciones entre sexos de la coloración dorsal en vida. adu.: adultos, juv.: juveniles.

TABLE 3. Results of statistical tests performed for the proportions between sexes of dorsal coloration in life. adu.: adults, juv.: juveniles.

Color	♂♂ adu.	♀♀ adu.	♂♂ juv.	♀♀ juv.	p bilateral
Naranja	4	4	1	–	adu. = 0.845 juv. = 0.290
Amarillo	10	4	1	–	adu. = 0.006 juv. = 0.290
Celeste	10	7	11	3	adu. = 0.115 juv. = 0.001
Ladrillo	–	1	11	14	adu. = 0.279 juv. = 0.127

proporción del color amarillo no así en el celeste y naranja (Tabla 3). Los juveniles presentan color ocre (una tonalidad tenue castaño-naranja) en la totalidad de los ejemplares y no hay diferencias en la intensidad del color entre los sexos. Se encontraron diferencias significativas en los juveniles solo en el color celeste (Tabla 3) ya que en la mayoría de los machos ya están presentes escamas celestes, lo que indica que este color se diferencia antes que el naranja o el amarillo (Fig. 3). Sólo dos machos juveniles (42.6 y 46.1 mm) exhibían uno naranja y el otro amarillo. Estos dos últimos colores se diferenciarían a partir del ocre. El amarillo y el naranja aparecen en el rango de tamaños entre 47 y 61 mm.

Patrón

El diseño o patrón estudiado en la muestra total presentó variación en la región dorsal. Si bien esta variación parece reflejar un continuo, desde un extremo con casi ningún dibujo perceptible o apenas insinuado en los flancos hasta el extremo de presentar manchas paravertebrales oscuras y, en algunos casos, formando estrías transversales

muy evidentes. Para facilitar el estudio se pudo agrupar a los individuos en tres grupos: el primero integrado por ejemplares con ningún o muy poco patrón diferenciado (A), el segundo intermedio con pequeñas manchas laterodorsales (B) y un tercer grupo formado por individuos que exhiben manchas paravertebrales muy grandes y alargadas que se fusionan con manchas presentes en los flancos formando estrías transversales que alcanzan el dorso del animal (C) (Fig. 4). No se encontró dimorfismo en ninguno de los

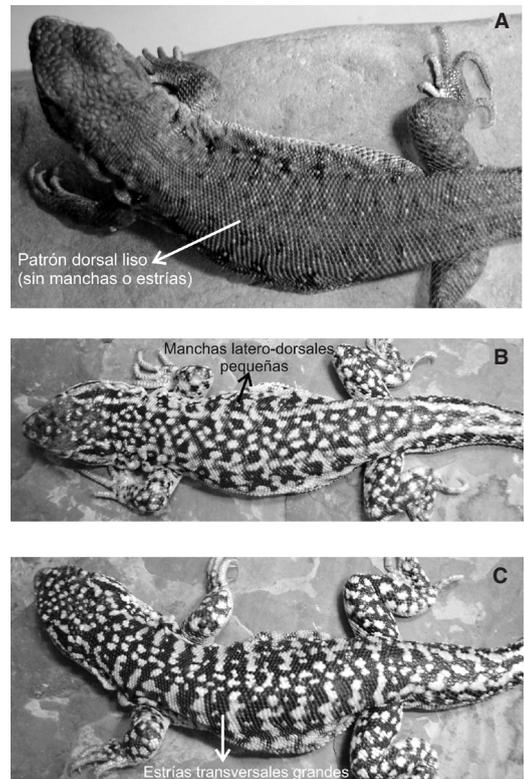


FIGURA 4. Variación en el patrón dorsal en *Liolaemus multicolor*. (A) Patrón “A” (hembra: MCN 1667, LHC = 63.8 mm). (B) Patrón “B” (macho: MCN 1668, LHC = 69.0 mm). (C) Patrón “C” (macho: MCN 1669, LHC = 71.3 mm).

FIGURE 4. Dorsal pattern variation in *Liolaemus multicolor*. (A) “A” pattern (female: MCN 1667, SVL = 63.8 mm). (B) “B” pattern (male: MCN 1668, SVL = 69.0 mm). (C) “C” pattern (male: MCN 1669, SVL = 71.3 mm).

TABLA 4. Resultado de las pruebas estadísticas para las proporciones entre sexos de los patrones dorsales.

TABLE 4. Results of statistical tests performed for the dorsal-pattern proportions between sexes.

Patrón	♂♂	♀♀	p bilateral
A	4	30	< 0.001
B	26	32	0.159
C	47	9	< 0.001

diseños, aunque si se encontraron diferencias significativas en las proporciones de cada sexo que presentaban los patrones A y C. En el caso del patrón B no se encontraron diferencias significativas (Tabla 4). Los tres patrones descritos están ya presentes en los juveniles y no varían al alcanzar el tamaño adulto por lo que en los análisis no se discriminó entre estos dos estados. No se observaron diferencias en el patrón de las gargantas entre machos y hembras.

Diferenciación de los caracteres dimórficos

En el análisis estadístico todos los caracteres se compararon entre machos y hembras de la misma cohorte ya que no se hallaron diferencias entre las cohortes del mismo sexo. En el caso de AIC, LC, AC, LP y Lti las diferencias aparecen entre los sexos en la cohorte 2 y en la LT aparecen en la cohorte 3. Para el carácter ACI no se encontró diferencias ni entre cohortes del mismo sexo ni entre sexos de una misma cohorte, no pudiéndose detectar el momento de diferenciación de este carácter. Los poros precloacales se diferencian aproximadamente a los 55 mm sólo en los machos y el patrón A ya presenta diferencias desde los tamaños más pequeños (35.26 mm) encontrándose sólo hembras con este diseño. Aquellos caracteres morfométricos que se diferencian en la cohorte 2 (a partir de 53 mm) lo hacen conjuntamente con la madurez sexual al igual que los poros precloacales (Fig. 5).

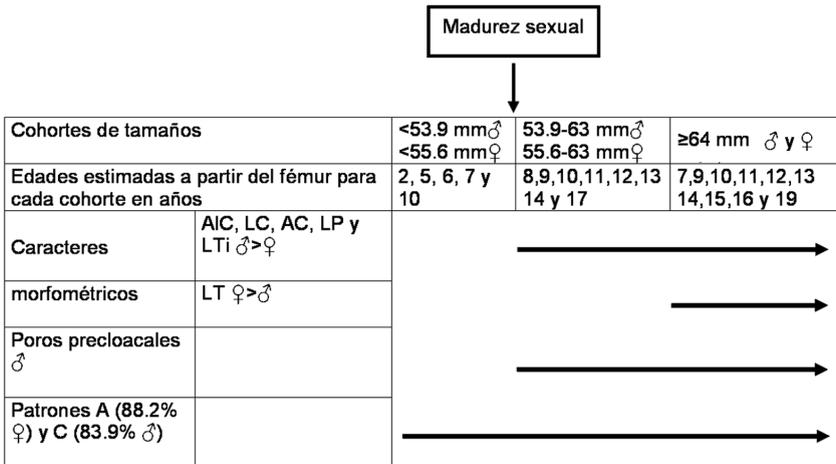


FIGURA 5. Diferenciación de los caracteres de dimorfismo sexual en *Liolaemus multicolor*. Las edades fueron estimadas mediante esqueletocronología (VALDECANTOS *et al.*, 2007). AC: ancho de la cabeza, ACI: ancho de la cloaca, AIC: altura de la cabeza, LC: longitud de la cabeza, LP: longitud del pie, LT: longitud del tronco, LTi: longitud de la tibia.

FIGURE 5. Differentiation of sexually dimorphic characters in *Liolaemus multicolor*. Ages were estimated using skeletochronology (VALDECANTOS *et al.*, 2007). AC: head width, ACI: cloacal width, AIC: head height, LC: head length, LP: foot length, LT: trunk length, LTi: tibial length.

Las edades encontradas mediante esqueleto-cronología realizada en fémures para esta cohorte de tamaño varían entre 8 y 17 años (VALDECANTOS *et al.*, 2007). En este mismo trabajo se encontró que no existe dimorfismo sexual en la longevidad en *L. multicolor* por lo que no se discrimina entre las edades de ambos sexos.

Liolaemus irregularis

En la muestra estudiada de esta especie, el rango de tamaños de los juveniles fue de 41.49-43.75 mm en hembras y 40.75-51.17 mm en los machos, mientras que el tamaño de los ejemplares maduros sexualmente fue de 62.14-79.34 mm para las hembras y de 61.75-95.19 mm en los machos. La forma de la cloaca resultó un carácter dimórfico, siendo cuadrangular en los machos a diferencia de las hembras donde es redondeada, tornándose evidente solamente en los individuos de mayor tamaño (alrededor de los 80 mm, mayores aún que el tamaño de adquisición de la madurez sexual de esta especie), el tamaño de las escamas en la región media de la cloaca también presentó dimorfismo entre los sexos, siendo más grandes en los machos y muy pequeñas en las hembras (este carácter se encuentra ya expresado en los ejemplares juveniles (Fig. 2). Los poros precloacales también están presentes ya en los machos juveniles pero también en algunas hembras por lo que su presencia no resulta dimórfica. Sin embargo existe diferencia en el número de poros precloacales entre los sexos (Mann-Whitney: $U_{33} = 136.50$, $P = 0.0013$) siendo mayor en los machos que en las hembras. Los valores medios para este carácter son 8.50 para los machos y 6.15 para las hembras. En esta especie, se encontró un patrón reticulado más oscuro y resaltado en las gargantas de los machos que en la de las hembras llegando a ser completamente melánica en los machos de mayor tamaño (Fig. 6). Este patrón

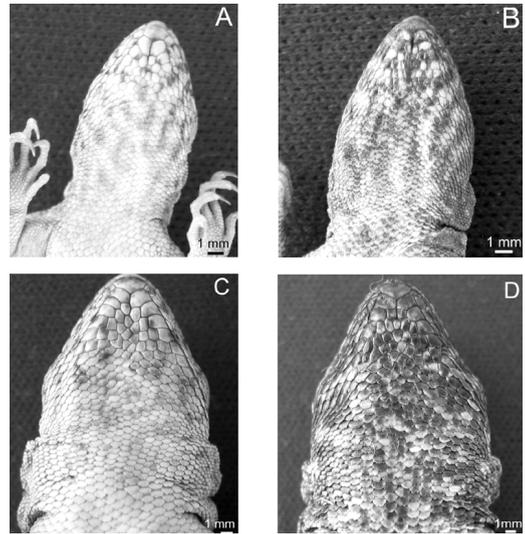


FIGURA 6. Cambio ontogenético en el patrón de la garganta de *Liolaemus irregularis*. (A) Hembra juvenil (MCN 1075). (B) Macho juvenil (MCN 1073). (C) Hembra adulta (MCN 1087). (D) Macho adulto (MCN 1102).

FIGURE 6. Ontogenetic change in throat pattern of *Liolaemus irregularis*. (A) Juvenile female (MCN 1075). (B) Juvenile male (MCN 1073). (C) Adult female (MCN 1087). (D) Adult male (MCN 1102).

reticulado también es visible en los más pequeños (aunque no en todos los ejemplares es tan evidente: uno de cada seis machos con patrón más difuso como en las hembras).

DISCUSIÓN

Los caracteres morfométricos que resultaron dimórficos en *Liolaemus multicolor* fueron LT, LC, AC, AIC, LT_i, LP y AC_i. Como en otras especies de lagartos iguánidos, lacértidos y escíncidos (OLSSON & MADSEN, 1998), el ancho y altura de la cabeza difieren entre los sexos en *L. multicolor*, siendo mayor en los machos que en las hembras. Esta característica ha sido explicada como consecuencia de la selección sexual que llevaría a reducir la competencia por recursos alimenticios entre sexos (CAROTHERS, 1984). Muy poco se conoce sobre estos aspectos en

Liolaemus; ROCHA (1995) por ejemplo, en *L. lutzae* relaciona el dimorfismo sexual con esa supuesta separación de recursos pero también con el comportamiento territorial, y los estudios del espacio vital de esta especie refuerzan esta sugerencia (ROCHA, 1999). VILLAVICENCIO *et al.* (2003) encontraron para *L. pseudoanomalus* dimorfismo en LHC siendo los machos de mayor tamaño que las hembras, sugiriendo que podría estar relacionado con interacciones agresivas entre los sexos y con la defensa territorial. En *L. multicolor*, la especie podría ser territorial y la selección sexual estar actuando a favor de machos con dimensiones de la cabeza mayores. Esto se ve reforzado por el hecho de haberse encontrado también dimorfismo en las dimensiones de la extremidad posterior, más larga en los machos. Esta característica ha sido relacionada con una mayor habilidad para la carrera y las peleas (GARLAND & LOSOS, 1994; MOLINA-BORJA, 2003). En *L. multicolor* (Fig. 5), la diferenciación de los caracteres dimórficos relacionados con proporciones en la cabeza y extremidades se produce al tiempo de la adquisición de la madurez sexual mientras que la longitud del tronco más tardíamente. En la diferenciación de los caracteres dimórficos en *L. pictus* y *L. elongatus* ocurriría lo mismo, con la excepción del ancho de la cloaca en la segunda especie, donde los juveniles ya muestran un crecimiento alométricamente positivo (IBARGUENGOYTIA & CUSSAC, 1999).

El tronco más largo en las hembras se ha atribuido a la selección de fecundidad por incremento del espacio total para embriones o huevos en desarrollo (OLSSON *et al.*, 2002). En *Liolaemus multicolor* se encontró que, para una LHC dada, los machos presentan cabezas más grandes que las hembras y éstas una longitud del tronco mayor (LT), no habiendo diferencias significativas en LHC. Sería interesante en estudios futuros

investigar los efectos de la selección sexual o de fecundidad sobre éstos caracteres. Por otro lado, algunos autores (COOPER & VITT, 1989; ROCHA, 1995; VERRASTRO & KRAUSE, 1999) han argumentado que diferencias encontradas en LHC (hembras de menor tamaño que los machos) se deberían a que las hembras muy tempranamente ya estarían disponibles para la reproducción (el primer año en *L. occipitales*; VERRASTRO & KRAUSE, 1999) lo que llevaría a invertir mucho de los recursos o energía en la preparación de ovarios/oviductos, invirtiendo menos energía de esta forma en el crecimiento general del cuerpo. En *L. multicolor* la madurez sexual se manifiesta en años posteriores (9 años) y en el caso de las hembras el tamaño mínimo de madurez sexual es mayor que en los machos (VALDECANTOS *et al.*, 2007), quizás por ello ambos sexos invertirían similar cantidad de energía en el crecimiento del cuerpo y no presentan diferencias en los tamaños de adultos. También se ha encontrado que esta especie puede alcanzar la edad de 12 años en comparación con la otra especie de este género, *L. irregularis*, que alcanza 7.5 años. De este dato se puede sugerir que al ser una especie relativamente longeva, ambos sexos pueden invertir suficiente energía en el crecimiento retrasando así el inicio de la etapa reproductiva.

En *Liolaemus multicolor* también se encontró dimorfismo en los poros precloacales (presentes sólo en machos), en las proporciones en los patrones de diseño (mayoría de hembras con patrón A y mayoría de machos con patrón C), y en la coloración (celestes, amarillo y naranja son más fuertes y llamativos en los machos determinando esto un fuerte dicromatismo entre los sexos). Estos tres caracteres, cuando dimórficos, podrían estar involucrados en la comunicación intraespecífica e intersexual como, por ejemplo, se ha sugerido para las secre-

ciones precloacales de *L. tenuis* (LABRA *et al.*, 2002). La secreción de los poros precloacales en *Liolaemus* no permite a los machos discriminar las propias de las de otros machos (LABRA *et al.*, 2002) aunque restaría conocer si esas secreciones están involucradas en la atracción de las hembras y la disponibilidad de información para las hembras de las condiciones y calidad de los machos como ocurre para los poros femorales en lacértidos (MARTÍN & LÓPEZ, 2000). En un estudio reciente (LABRA *et al.* 2005) se habría probado la complejidad de respuestas de neuronas del órgano vomeronasal ante cinco estímulos diferentes (incluido entre ellos las secreciones de los poros precloacales) en *L. bellii* y *L. nigroviridis*, lo que confirmaría hipótesis previas sobre la función de los mismos en especies de este diverso género (LABRA & NIEMEYER, 2004; LABRA *et al.*, 2001, 2003).

La coloración en *Liolaemus multicolor* podría ser importante en la comunicación a larga distancia o ser un primer indicador para las hembras de la edad de un macho. Los colores también podrían formar parte del repertorio de reconocimientos entre machos por la competencia por hembras y territorios, mientras que la selección de machos y territorios por parte de las hembras se podría producir por medio de señales químicas (LÓPEZ & MARTÍN, 2001; LÓPEZ *et al.*, 2003). En *L. irregularis* los poros precloacales también están presentes en las hembras siendo mayor su número en los machos (inclusive en los juveniles). En el sitio de estudio se encontró una zona de contacto entre *L. irregularis* y *L. albiceps*, especies muy semejantes (hermanas según ABDALA, 2007), y las secreciones en esta especie podrían actuar como barrera reproductiva.

En la región ventral se observaron diferencias entre sexos en *Liolaemus multicolor* en el color amarillento presente en

la superficie ventral de los muslos de los machos. Éste es un carácter ancestral que se encuentra ampliamente distribuido en la familia Liolaemidae (CEI, 1986, 1993) y se desconoce aún si desempeña alguna función en el cortejo u otro comportamiento social. En *L. irregularis* se encontró dimorfismo en el patrón de las gargantas similar al descrito en otras especies del género, por ejemplo *L. multimaculatus* (VEGA, 1997). Los machos presentan un patrón reticulado más oscuro ya desde juveniles llegando a ser completamente melánico en algunos adultos. No se ha estudiado en esta especie si este patrón de garganta varía durante la estación reproductiva pero, de ser así, podría estar involucrado en la comunicación intersexual como los colores ornamentales dorsales.

ETHERIDGE (1995) propone como una apomorfía en *Liolaemus* la existencia de escamas grandes en la región cloacal en machos, y pequeñas y numerosas en hembras. Sin embargo *L. multicolor* no es dimórfico para este carácter cualquiera que sea el tamaño considerado, pero sí lo es *L. irregularis*, incluso en ejemplares juveniles. La forma de la cloaca tampoco resultó dimórfica en *L. multicolor* pero sí en *L. irregularis*. En esta especie la cloaca es, tanto en hembras como en machos juveniles, redondeada continuando así en todos los tamaños en el caso de las hembras y, en los machos, su aspecto cambia a cuadrangular a partir de los 80 mm. Diferencias en este carácter se encontraron también en *L. occipitalis*, presentando las hembras un borde en forma de “V” y los machos de “U” (VERRASTRO, 2004).

Agradecimientos

A dos revisores anónimos y a E. Font que colaboraron significativamente con la calidad de este trabajo. A M. Fabrezi, M. Vaira, F.

Cruz, J. Villavicencio y D. Slodki por sus valiosos comentarios durante el desarrollo del trabajo. A V. Martínez y O. Leone por su constante apoyo en el laboratorio de Histología. A S. Quinteros, J.M. Díaz Gómez, F. Arias y C. Abdala por su ayuda en tareas de campo y laboratorio. A C. Davis, J. Goldberg y R. Espinoza por ayudarnos con las traducciones al inglés. Este estudio fue financiado en parte por un proyecto de la Universidad Nacional de Salta (CIUNSa N° 1236/04) concedido a F. Lobo. La Secretaría de M. Ambiente y D. Sustentable de la provincia de Salta otorgó los permisos de captura.

REFERENCIAS

- ABDALA, C.S. (2007): Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa*, 1538: 1-84.
- ANDERSON, R.A. & VITT, L.J. (1990): Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84: 145-157.
- CAROTHERS, J.H. (1984): Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *American Naturalist*, 124: 244-254.
- CEI, J.M. (1986): *Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina. Herpetofauna de Zonas Áridas y Semiáridas*. Monografía IV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia.
- CEI, J.M. (1993): *Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y Pampas*. Monografía XIV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia.
- COOPER, W.E. & VITT, L.J. (1989): Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *American Naturalist*, 133: 729-735.
- COOPER, W.E. & VITT, L.J. (1993): Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 45: 683-693.
- ESPINOZA, R.E., WIENS, J.J. & TRACY, C.R. (2004): Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101: 16819-16824.
- 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 *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropicuridae). *American Museum Novitates*, 3142: 1-36.
- ETHERIDGE, R. & ESPINOZA, R.E. (2000): Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropicuridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 126: 1-64.
- FITZGERALD, L., CRUZ, F.B. & PEROTI, G. (1993): The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 27: 70-78.
- GARLAND, T. & LOSOS, J.B. (1994): Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. Pp. 240-302, in: Wainwright, P.C. & Reily, S.M. (eds.), *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- IBARGÜENGOYTÍA, N.R. & CUSSAC, V.E. (1999): Male response to low frequency of female reproduction in the viviparous lizard *Liolaemus* (Tropicuridae). *Herpetological Journal*, 9: 111-117.

- LABRA, A. & NIEMEYER, H.M. (2004): Variability in the assessment of snake predation risk by *Liolaemus* lizards. *Ethology*, 110: 649-662.
- LABRA, A., BELTRAN S. & NIEMEYER, H.M. (2001): Chemical exploratory behavior in the lizard. *Liolaemus bellii* (Tropiduridae). *Journal of Herpetology*, 35: 51-55.
- LABRA, A., ESCOBAR, C.A., AGUILAR, P.M. & NIEMEYER, H.M. (2002): Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75: 141-147.
- LABRA, A., CORTES S. & NIEMEYER, H.M. (2003): Age and season affect chemical discrimination of *Liolaemus bellii* own space. *Journal of Chemical Ecology*, 29: 2615-2620.
- LABRA, A., BRANN, J.H. & FADDOOL, D.A. (2005): Heterogeneity of voltage- and chemosignal-activated response profiles in vomeronasal sensory neurons. *Journal of Neurophysiology*, 94: 2535-2548.
- LASPIUR, A., RIPOLL, Y. & ACOSTA, J.C. (2006): Dimorfismo sexual de *Liolaemus riojanus* (Iguania: Liolaemidae) en una población de un desierto arenoso del Monte de San Juan, Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 20: 87-94.
- LAURENT, R.F. (1992): On some overlooked species of the genus *Liolaemus* Wiegmann (Reptilia Tropidurinae) from Peru. *Breviora*, 494: 1-33.
- LOBO, F. (2001): A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropiduridae). *Herpetological Journal*, 11: 137-150.
- LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. (2001): Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards *Podarcis hispanica*. *Ethology*, 107: 901-912.
- LÓPEZ, P., ARAGÓN, P. & MARTÍN, J. (2003): Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males. *Acta Ethologica*, 55: 73-79.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. (2000): Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 1265-1269.
- MOLINA-BORJA, M. (2003): Sexual dimorphism of *Gallotia atlantica atlantica* and *Gallotia atlantica mahoratae* (Lacertidae) from the eastern Canary Islands. *Journal of Herpetology*, 37: 769-772.
- OLSSON, M. & MADSEN, T. (1998): Sexual selection and sperm competition in reptiles. Pp. 503-578, in: Birkhead, T.R. & Møller, A.P. (eds.), *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, San Diego, California.
- OLSSON, M., SHINE, R., WAPSTRA, E., UJVARI, B. & MADSEN, T. (2002): Sexual dimorphism in lizard body shape: the roles of sexual selection and fecundity selection. *Evolution*, 56: 1538-1542.
- ORTIZ, J.C. (1981): *Révision Taxonomique et Biologique des Liolaemus du Groupe nigromaculatus (Squamata, Iguanidae)*. Thèse Doctorat d'Etat Sciences Naturelles, Université Paris VII.
- POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. (2001): *Herpetology*, 2nd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- ROCHA, C.F.D. (1995): Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 16: 257-264.
- ROCHA, C.F.D. (1999): Home range of the tropidurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biologia*, 59: 125-130.
- SCHOENER, T.W. (1967): The ecological significance of sexual dimorphism in size

- in the lizard *Anolis conspersus*. *Science*, 155: 474-477.
- SCHULTE, J.A., MACEY, J.R., ESPINOZA, R.E. & LARSON, A. (2000): Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 75-102.
- TINKLE, D.W., WILBUR, H.M. & TILLEY, S.G. (1970): Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24: 55-74.
- VALDECANTOS, S., LOBO, F. & MARTÍNEZ, V. (2007): Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología*, 21: 27-40.
- VEGA, L.E. (1997): Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal*, 7: 49-53.
- VERRASTRO, L. (2004): Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania: Tropiduridae). *Iheringia, Série Zoologia*, 94: 45-48.
- VERRASTRO, L. & KRAUSE, L. (1999): Ciclo reproductivo de machos de *Liolaemus occipitalis* Boulenger (Sauria: Tropiduridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16: 227-231.
- VIDAL, M.A., ORTIZ, J.A., RAMÍREZ, C.C., LAMBOROT, M. (2005): Intraspecific variation in morphology and sexual dimorphism in *Liolaemus tenuis*. *Amphibia-Reptilia*, 26: 343-351.
- VILLAVICENCIO, H.J., ACOSTA, J.C., CÁNOVAS, M.G. & MARINERO, J.E. (2003): Dimorfismo sexual de *Liolaemus pseudoanomalous* (Iguania: Liolaemidae) en el centro-oeste de Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 17: 87-92.
- ZAR, J.H. (1999): *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

ms # 220

Recibido: 23/02/06

Aceptado: 10/12/07