



UNIVERSIDAD NACIONAL DE MAR DEL PLATA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

# **ECOLOGÍA DE LAGARTIJAS ARENÍCOLAS EN HÁBITATS MODIFICADOS DE LOS MÉDANOS COSTEROS BONAERENSES**



Lic. Oscar A. Stelatelli

Tesis para acceder al título de Doctor en Ciencias Biológicas

**2013**

Directora

Dra. Laura E. Vega

Co-director

Dr. Félix B. Cruz

Tesista

Lic. Oscar A. Stelatelli

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue posible gracias al apoyo profesional y emocional de un gran número de personas que, en diferente medida, me acompañaron en este camino. Me resultaría inmensamente extenso mencionar a todos los colegas, amigos y familiares que lo merecen, ya que a muchísimas personas debo mi agradecimiento. De todos modos, intentaré nombrar a aquellos sin cuyo aporte este trabajo no se hubiera realizado. En primer lugar expreso mi agradecimiento a mis directores, Dra. Laura E. Vega y Dr. Félix E. Cruz por su invaluable apoyo en este trabajo. Agradezco a los integrantes del Laboratorio de Vertebrados por aceptarme como integrante, por haberme hecho sentir muy cómodo a la hora de trabajar con ellos, por su ayuda desinteresada y siempre presente en las tareas de laboratorio y de campo, entre ellos: Susana, Quique, Carolina, Popi, Alejandro, Germán, Augusto, Laura B., Viviana, Marco, Matías, Matilde, Guadalupe, Seco, Sofía, Paula, Rocío. También agradezco al departamento de Biología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC) por brindarme un lugar de trabajo; a la Universidad Nacional de Mar del Plata, por permitirme esta oportunidad desde la educación pública. Al jurado de esta tesis, Dra. Margarita Chiaraviglio, Dr. Aldo Vasallo y Dr. Segio Zalba. A la familia Galati y a “Pelú” (Rodolfo) por su amistad y buena predisposición para permitirme muestrear en su campo. A mis padres y a mi hermano por acompañarme y alentarme a continuar en todo momento con mis estudios. A mis amigos biólogos, no biólogos y anti-biólogos por estar siempre listos para salir al campo, por haberme ayudado en momentos difíciles de mi carrera, gracias por tantos años anecdóticos de hermosa amistad. Durante mis estudios de doctorado conté con una beca de posgrado otorgada por CONICET y con otra beca de Formación Superior otorgada por la UNMdP. Parte de los fondos utilizados para los viajes de larga distancia e insumos provinieron de los subsidios del Proyecto de “Ecología y conservación de vertebrados” 15/E 317, EXA 370/07 y 15/E 493, EXA 545/11 y de subsidios otorgados por la organización no gubernamental Neotropical Grassland Conservancy. A todos aquellos que contribuyeron a mi formación y me acompañaron durante mi carrera de postgrado.

# ECOLOGÍA DE LAGARTIJAS ARENÍCOLAS EN HÁBITATS MODIFICADOS DE LOS MÉDANOS COSTEROS BONAERENSES

Oscar Aníbal Stelatelli

## RESUMEN

Desde principios de los años 70 la Barrera Medanosa Oriental de la costa bonaerense ha sido forestada con árboles exóticos, entre ellos *Acacia longifolia*, lo cual ha alterado las condiciones físicas y estructurales del pastizal nativo. Durante 2009-2011 en seis localidades de la Barrera Medanosa Oriental de la Provincia de Buenos Aires (Argentina) se evaluó el impacto de la presencia de *A. longifolia* sobre la ecología de poblaciones simpátricas de las lagartijas arenícolas *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus multimaculatus*. Se indagó el comportamiento ecológico de las lagartijas asociados directamente al uso de diferentes microhábitats estructurales en base a sus características fisonómicas y térmicas, se analizó la selección de sitios de perchado y refugio, la biología térmica y se estimaron parámetros poblacionales en hábitats modificados por acacias y en hábitats naturales. Ambas lagartijas prefirieron utilizar como percha y refugio los microhábitats presentes en el pastizal nativo, los sitios bajo las acacias fueron evitados como percha pero seleccionados como refugio ante una señal de peligro. En áreas modificadas por acacias la abundancia de ambas especies de lagartijas se redujo a menos de la mitad respecto de los valores registrados en hábitats naturales (*L. wiegmanni*: 1,68 individuos/transecto; *L. multimaculatus*: 1,50 individuos/transecto). En los hábitats modificados *L. wiegmanni* mostró baja eficiencia temo-regulatoria y peor condición corporal que en los naturales, mientras que *L. multimaculatus* al restringir su distribución espacial a aquellos parches con características estructurales y térmicas similares a las de los hábitats naturales no mostró variaciones en estos parámetros. Los resultados indican que la forestación de los médanos de la costa bonaerense con *A. longifolia* genera la degradación y pérdida del hábitat natural propicio para estas lagartijas en detrimento de la

abundancia de ambas especies y de la eficiencia termorregulatoria y condición corporal de

*Liolaemus wiegmanni*.

## **ECOLOGY OF SAND LIZARDS IN MODIFIED HABITATS OF COASTAL DUNES OF BUENOS AIRES (ARGENTINA)**

Oscar Aníbal Stelletti

### **ABSTRACT**

The Oriental dune barrier of Buenos Aires province (Argentina) has been forested with exotic trees, including *Acacia longifolia*, since 1970. This activity has been altering the physical and structural features of native grasslands. The aim of this study is to evaluate the impact of exotic *A. longifolia* on the ecology of two sympatric sand lizards, *Liolaemus wiegmanni* and *Liolaemus multimaculatus* in six locations along the coastal dunes of Buenos Aires. During 2009 to 2011 the response of lizards to exotic trees was studied by comparing the use of microhabitat in relation to thermal and structural features. Besides thermal biology, escape behaviour and population parameters among forested and non-forested sites were compared. Both species of lizards preferred native microhabitats as perch and refuge. The trees of acacias were avoided as perches, but they were selected as refuges in presence of predator. In forested habitats the abundance of both species of lizards was reduced twice compared to the values recorded in natural habitats. Lizards were two times more abundant in non-forested sites (*L. wiegmanni*: 1.68 individuals / transect; *L. multimaculatus*: 1.50 individuals / transect) than in forested ones. In modified habitats the thermoregulatory efficiency and the body condition of *L. wiegmanni* diminished significantly respect to natural habitats. In contrast, *L. multimaculatus* showed no difference in these parameters, possibly because this species was restricted to those structural and thermal patches with natural characteristics. The results indicate that the exotic plantations of *A. longifolia* generate degradation

and loss of suitable habitat for sand lizards, in detriment of the abundance of *L. wiegmannii* and *L. multimaculatus*; and reducing the thermoregulatory efficiency and body condition of *L. wiegmannii*.

## ÍNDICE

|  |            |
|--|------------|
| <b>AGRADECIMIENTOS</b> .....   | <b>1</b>   |
| <b>RESUMEN</b> .....   | <b>2</b>   |
| <b>ABSTRACT</b> .....  | <b>3</b>   |
| <b>INDICE</b> .....  | <b>5</b>   |
| <b>CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL</b>                                |            |
| <b>Introducción</b> .....  | <b>7</b>   |
| <b>Objetivos</b> .....   | <b>14</b>  |
| <b>Descripción de las áreas de estudio</b> .....                       | <b>12</b>  |
| <b>Descripción de las especies</b> .....                               | <b>15</b>  |
| <i>Liolaemus wiegmannii</i> .....                                      | <b>16</b>  |
| <i>Liolaemus multimaculatus</i> .....                                  | <b>17</b>  |
| <b>CAPÍTULO II: SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT EN AMBIENTES MODIFICADOS</b> |            |
| <b>Introducción</b> .....  | <b>24</b>  |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....                                      | <b>25</b>  |
| <b>Resultados</b> .....  | <b>30</b>  |
| <b>Discusión</b> .....   | <b>40</b>  |
| <b>CAPÍTULO III: COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDATORIO</b>                   |            |
| <b>Introducción</b> .....  | <b>46</b>  |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....                                      | <b>49</b>  |
| <b>Resultados</b> .....  | <b>52</b>  |
| <b>Discusión</b> .....   | <b>64</b>  |
| <b>CAPÍTULO IV: BIOLOGÍA TÉRMICA</b>                                   |            |
| <b>Introducción</b> .....  | <b>71</b>  |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....                                      | <b>73</b>  |
| <b>Resultados</b> .....  | <b>77</b>  |
| <b>Discusión</b> .....   | <b>83</b>  |
| <b>CAPÍTULO V: PARÁMETROS POBLACIONALES</b>                            |            |
| <b>Introducción</b> .....  | <b>90</b>  |
| <b>Materiales y Métodos</b> .....                                      | <b>92</b>  |
| <b>Resultados</b> .....  | <b>95</b>  |
| <b>Discusión</b> .....   | <b>108</b> |
| <b>CONCLUSION</b> .....  | <b>114</b> |
| <b>REFERENCIAS</b> .....   | <b>117</b> |
| <b>APENDICE</b> .....  | <b>139</b> |

# CAPÍTULO I

## INTRODUCCIÓN GENERAL



## INTRODUCCIÓN

Un hábitat puede definirse como el conjunto de condiciones y recursos presentes en un área que permiten la ocupación por parte de un individuo o de una población de una especie (Lindemayer y Fischer 2007). Para que un individuo se establezca exitosamente debe ser capaz de desenvolverse bajo las condiciones ambientales propias del hábitat, y las mismas son el producto de la interacción entre los factores abióticos, como la temperatura, humedad, luminosidad, y los bióticos, como la competencia, la depredación y la disponibilidad de alimento (Krebs 1978). Por lo tanto, la evolución de la preferencia de un hábitat particular por parte de una especie, está determinada por su morfología, su fisiología, su comportamiento, su grado de tolerancia a determinadas condiciones ambientales y por su habilidad para obtener exitosamente recursos e interactuar con otras especies (Cody 1985).

Los reptiles seleccionan el hábitat que ocupan con el fin de cubrir sus necesidades fisiológicas y ecológicas, en donde las interacciones entre los factores físicos y biológicos propios del ambiente juegan un rol determinante del patrón de uso de hábitat (Smith y Ballinger 2001). En organismos ectotérmicos como las lagartijas, la temperatura es un factor que afecta su distribución espacial, tiempos de actividad, capacidad para tomar recursos, sincronización del ciclo reproductivo, etc. En consecuencia, los reptiles elijen aquellos hábitats y microhábitats cuya oferta térmica les permite mantenerse dentro de un rango de temperatura corporal que favorece un buen ajuste físico-químico de sus reacciones celulares (Huey 1991, Martín-Vallejo et al. 1995). Sin embargo, las interacciones con otros organismos, la estrategia de alimentación, la disponibilidad de alimento, el desempeño locomotor, el riesgo de depredación y la competencia son factores que también pueden influir en la selección de hábitat por parte de las lagartijas (Toft 1985, Smith y Ballinger 2001).

La estructura fisonómica del hábitat es otro factor determinante en el comportamiento de selección de muchas especies de lagartijas (Huey et al. 1983, Pianka 1986, Castellano y Valone 2006). La composición florística y la fisonomía de la vegetación son consideradas como

importantes indicadores de la calidad de hábitat para los reptiles (Jaggi y Baur 1999, Nemes et al. 2006, Bateman y Ostoja 2012), ya que constituyen un recurso basal con posibles efectos cascada sobre la comunidad entera. Por ejemplo, puede ser facilitadora de la coexistencia de otras especies vegetales y determinante de la estructura de las comunidades de artrópodos (Johnson y Stinchombe 2007), siendo estos últimos las presas preferidas de la mayoría de las lagartijas. Además, la vegetación es utilizada como refugio por muchas especies de lagartijas, quienes seleccionan ciertas características fisonómicas, como la altura y la cobertura de canopy, a fin de que les brinden mayor grado de protección contra los depredadores (Pough et al. 1998). Por otro lado, los mosaicos de luces y sombras generados por la vegetación modulan, al menos en parte, el recurso térmico del hábitat, repercutiendo entonces directamente sobre la performance fisiológica, el comportamiento y los parámetros poblacionales, como la abundancia, el crecimiento y la supervivencia (Grover 1996, Downes y Hoefer. 2007).

La actividad humana puede generar modificaciones en la fisonomía de los hábitats de diferentes maneras, y entre ellas, la introducción de especies vegetales exóticas con fines diversos como la explotación comercial, formación de barreras contra los vientos, prevención de la erosión de los suelos, ornamentación o paisajismo (Zalba y Villamil 2002). Una actividad tan extendida como la introducción de especies vegetales exóticas, especialmente cuando son potencialmente invasoras, constituye una amenaza para los ecosistemas naturales de todo el mundo (Vitousek et al. 1997). Algunas plantas exóticas, particularmente los árboles, suelen alcanzar mayor tamaño y altas tasas de crecimiento y de producción de biomasa que las especies de plantas nativas y estas características les otorgan la capacidad de volverse dominantes y afectar la estructura fisonómica del hábitat que ocupan (Tomley 1998, Yelenik et al. 2004, Valentine et al. 2007, Marchante et al. 2008). En general, en zonas con predominancia de árboles exóticos se suele generar una reducción de la heterogeneidad fisonómica (Bateman y Ostoja 2012) debido, en parte, a que los sitios sombríos debajo de la copa de los árboles y la gran acumulación de hojarasca sobre el suelo impiden el crecimiento de muchas especies de plantas nativas que prefieren los espacios abiertos y

que son intolerantes a la sombra, convirtiendo los pastizales naturales en bosques monoespecíficos (Faggi y Dadon 2010, 2011). Estas alteraciones modifican las propiedades físico-químicas del suelo, disminuyen las temperaturas, incrementan la humedad y los niveles de carbono orgánico, nitrógeno y de cationes intercambiables, generando mayor biomasa microbiana respecto de los hábitats con especies nativas (Yelenik et al. 2004, Marchante et al. 2008).

En diversos lugares del mundo se han introducido especies de acacias australianas, entre ellas de *Acacia longifolia* (Andrews) Willd, particularmente con el fin de de estabilizar la dinámica de los médanos costeros. Debido a su carácter invasivo, esta especie proliferó abarcando extensas superficies de comunidades vegetales nativas, produciendo un severo impacto sobre la estructura y el funcionamiento en dichos ecosistemas (Marchante 2001, Caldevilla y Quintillán 2002, Marchante et al. 2003, Kutiel et al. 2004, Yelenik et al. 2004). En la costa pampeana de la provincia de Buenos Aires (Argentina) los árboles nativos son escasos, el único árbol nativo en esta zona es el tala (*Celtis tala* Guillet ex Planch), especie poco frecuente que forma bosques espacialmente restringidos a las orillas de algunas lagunas pampeanas y sobre bancos de conchillas, en antiguos depósitos marinos (Cabrera y Zardini 1978, León et al. 1979, Faggi y Cagnoni 1993). Desde principios de la década del 70 la Barrera Medanosa Oriental de la costa bonaerense ha sido forestada con especies arbóreas exóticas con fines estabilizadores, ornamentales y para incrementar el atractivo turístico de una de las regiones balnearias más importantes del país (Zalba y Villamil 2002, Faggi y Dadon 2010, 2011). La forestación de la costa bonaerense ha incluido históricamente, el cultivo de especies exóticas arbóreas de los géneros *Acacia*, *Pinus*, *Eucalyptus* y *Populus* plantados en la franja medanosa más alejada de la línea de costa, las dunas interiores, mientras que en dunas más próximas a la línea costera o dunas anteriores se han utilizado especies más resistentes al espray salino proveniente del mar, de los géneros *Tamarix* y *Myoporum* (Cozzo 1976). La inclusión de estas especies exóticas en diferentes sitios de las barreras medanosas costeras bonaerenses ha alterado las condiciones físicas y estructurales del pastizal pampeano nativo (Faggi et al. 2010).

Diversos estudios (Meik et al. 2002, Jellinek et al. 2004, Bateman et al. 2008) han demostrado que los hábitats modificados por plantas exóticas poseen características subóptimas que afectan negativamente la riqueza y abundancia de muchas especies de lagartijas al disminuir la disponibilidad de alimento, cambiar el espectro térmico ambiental y/o aumentar el riesgo de depredación (Märtens et al. 1996, Downes y Hoefer 2007, Valentine et al. 2007, Hawlena et al. 2010). Contrariamente, y en pocos casos, también se ha observado que algunas especies de lagartijas heliotérmicas se ven favorecidas en paisajes modificados ya que, por ejemplo, el incremento de espacios abiertos ocasionados por la tala de árboles de algunos bosques aumenta la disponibilidad de sitios de asoleo favoreciendo la inmigración y el crecimiento poblacional de *Ameiva ameiva* Linnaeus 1758, un teiido de mediano tamaño (Vitt et al. 1998, Sartorius et al. 1999). También el agámido de la India, *Calotes nigrilabris* Peters 1860, prefiere habitar sitios en donde prolifera un arbusto exótico que le ofrece buen alimento y refugio contra los depredadores (Somaweera et al. 2012).

Si bien en el litoral atlántico del hemisferio sur no hay demasiados antecedentes que evalúen el impacto de las prácticas inadecuadas de forestación de médanos sobre la fauna nativa, fundamentalmente por la carencia de información de base acerca del estado y estructura de las comunidades originales, hay evidencia de que los disturbios antrópicos se hallan negativamente asociados a la herpetofauna (Gudynas 1989). Por ejemplo, en la costa atlántica del centro de Brasil Rocha y Bergallo (1992) y Rocha et al. (2009) hallaron que la reducción gradual de la cobertura de vegetación costera como resultado de la construcción de caminos y del tránsito de vehículos produjo declinaciones poblacionales de la lagartija arenícola *Liolaemus lutzae* Mertens 1938. Al mismo tiempo, en la Barrera Medanosa Austral de la provincia de Bueno Aires, Argentina, Vega et al. (2000) mostraron que la construcción de caminos y el tránsito de vehículos por el mismo alteraron drásticamente la fisonomía de un hábitat costero y la estructura del ensamble de lagartijas allí presente y en la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Bueno Aires, Alberio et al. (2011) hallaron que la presencia de árboles de acacia (*Acacia longifolia*) y de álamos (*Populus alba*

L.) reduce la cobertura de la flora del pastizal nativo lo cual afectaría negativamente la abundancia la lagartija *Liolaemus wiegmanni* Duméril y Bibrón 1837.

El género *Liolaemus* es un grupo natural de lagartijas muy diversificado en Sudamérica, que está integrado por más de 246 especies, cifra que se va incrementando año a año (Abdala et al. 2012, Ávila et al. 2013). Dentro de los *Liolaemus* se reconocen diferentes clados monofiléticos, uno de ellos es el clado *Liolaemus wiegmanni* muy especializado a los ambientes arenosos, particularmente a aquellos con arena suelta (Halloy et al. 1998, Etheridge 2000, Ávila et al. 2009). Dos especies que integran este clado son las lagartijas arenícolas *Liolaemus multimaculatus* (Duméril y Bibrón 1837) y *L. wiegmanni*, con un patrón singular de asociación a determinada estructura y configuración de las comunidades vegetales nativas de los médanos bonaerenses. *L. multimaculatus* habita sitios con escasa cobertura vegetal y amplios espacios abiertos, mientras que *L. wiegmanni* frecuenta zonas con una cobertura vegetal más densa (Vega 1994a, 1999a, Block et al. 2012). No obstante, también existen registros sobre la presencia de estas especies en parches mixtos de pastizal nativo con vegetación exótica de tamariscos (*Tamarix gallica* L.), transparentes (*Myoporum laetum* G. Forst) y aromos (*Acacia* spp.) en distintas localidades de la costa bonaerense (Block et al. 2012, Stelatelli datos no publicados). Actualmente se conocen varios aspectos sobre el uso de hábitat (Vega 1994a, 1999a, Kacoliris et al. 2009a,b, 2010, Kacoliris y Williams 2012, Block et al. 2012), historia de vida (Martori y Aun 1997, Vega 1997), biología térmica (Martori et al. 1998b, Stelatelli et al. 2013) y características de la estructura de algunos ensambles (Martori et al. 1998a, Vega 1994a, 1999a, 2001, Kacoliris et al. 2013) que incluyen a *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus*. No obstante, aún no se conoce cuál es la interacción o la respuesta de estas poblaciones a la progresiva modificación de sus hábitats nativos, generada por el avance de la vegetación exótica sobre el paisaje de dunas costeras.

## Áreas de estudio

Las áreas de estudio se establecieron en seis localidades de la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig. 1). El criterio utilizado para la selección de las áreas de estudio se basó en la diferencia estructural de la vegetación por lo tanto, se eligieron tres sitios en donde el pastizal nativo estuvo parcialmente reemplazado (modificado) por la presencia de árboles exóticos, principalmente de *Acacia longifolia*, como especie dominante (Fig. 2) y tres sitios muy poco modificados (naturales) que conservaron los pastizales nativos originales (Fig. 4). Los sitios de muestreo modificados por la presencia de *A. longifolia* corresponden a las siguientes localidades: Mar Azul (37°20'S; 57°03'W; datum = WGS-84), Mar de Las Pampas (37°18'S; 57° 01'W) y Monte Carlo (37°01'S; 56°49'W) y aquellos con áreas extensas de pastizal natural se establecieron en las localidades : Reserva Natural Faro Querandí (37°23'S; 57°04'W), Pinar del Sol (36°55'W; 56°45'W) y Punta Médanos (36°53'S; 56°41'W). La ubicación de cada localidad se observa en la Figura 1.

En Argentina, los ecosistemas de dunas costeras están representados a lo largo del litoral atlántico de la Provincia de Buenos Aires, por una extensa franja medanosa que se extiende desde Punta Rasa al norte (36°18'S; 56°46'W) hasta las inmediaciones de Punta Alta, al sur (38°45'S; 62°W; Fig. 1). En este gradiente latitudinal, se reconocen la Barrera Medanosa Oriental (entre Punta Rasa 36°20'S; 56°45'W y Mar Chiquita 37°45'S; 57° 26'W) y la Barrera Medanosa Austral (entre Miramar 38°16'S, 57°50'W y Pehuen-có 38°59'S; 61°25'W). Estas barreras medanosas han evolucionado como consecuencia de la fluctuación del nivel del mar a partir del Holoceno medio (Isla 1989, 1998). Ambas barreras poseen alturas que llegan a superar los 30 metros y, en general, son médanos parabólicos a piramidales aunque también hay médanos transversales, barjanes y en estrella (Spalletti y Mazzoni 1979, Isla 1995, 1998). Sin embargo, las Barreras Medanosas Oriental y Austral poseen diferencias morfológicas que están dadas principalmente por la pendiente de la planicie costera sobre la que se emplazan y por el origen de cada una, ya que se originaron en

diferentes momentos y bajo distintas condiciones de disponibilidad de sedimento en relación con las zonas de aporte de sedimento y con las variaciones en el régimen de vientos (Isla et al. 1996). En particular, la Barrera Medanosa Oriental se localiza en el borde oriental de la Pampa Húmeda, dentro de la subregión conocida como Pampa Deprimida, una planicie costera caracterizada por su relieve extremadamente llano y bajo. Posee un ancho que oscila entre los 2 y 4 km. y está dividida en dos unidades geomorfológicas, la playa y el médano. La playa es aproximadamente rectilínea con un ancho que oscila entre 50 y 150 m, pendientes suaves y arenas finas a medianas.

Desde el punto de vista fitogeográfico, según Cabrera (1971), la Barrera Medanosa Oriental se localiza dentro del Distrito Pampeano Oriental de la Provincia Pampeana, lindante hacia el oeste con la Provincia del Espinal. Debido a su posición sobre el borde costero y a las particulares condiciones ambientales para el desarrollo de las comunidades vegetales, en la zona de estudio no hay comunidades clímax, sino que se observa predominantemente la presencia de comunidades edáficas con estrecha dependencia con el tipo de suelo, en su mayoría comunidades psamófilas con predominancia de plantas herbáceas (Cabrera 1941), en su configuración original. A medida que nos alejamos de la influencia del mar el terreno adquiere mayor estabilidad y las comunidades vegetales pueden desarrollarse durante periodos más largos, por lo que la riqueza florística y la cobertura vegetal aumentan hacia el interior del continente. Las especies vegetales que crecen en las dunas frontales, más cercanas a la línea de costa, (*Spartina ciliata* Brongn., *Cakile maritima* Scop., *Panicum racemosum* (P.Beauv.) Spreng. y *Calycera crassifolia* (Miers) Hicken) son resistentes al rocío marino y crecen como matas aisladas cumpliendo un importante rol como acumuladoras de arena. Las dunas medias están colonizadas por especies psamófilas, predominantemente herbáceas (*Poa lanuginosa* Poir., *Panicum racemosum*, *Solidago chilensis* Meyer y *Androtrichum trigynum* (Spreng.) H. Pfeiff.), sub-arbustivas (*Senecio crassiflorus* Poir (DC.), *Achyrocline satureioides* Lam. (DC.) y *Margyricarpus pinnatus* Kuntze.), arbustivas (*Tessaria absinthioides* Hook. et Arn., *Baccharis notoserghila* Griseb y *Discaria americana* Gillies y Hook.), finalmente, en los bajos interdunales se encuentra una tupida cobertura de hierbas adaptadas a soportar periodos cortos de

inundaciones (*Cortaderia selloana* (Schult. y Schult. f.) Asch. y Graebn., *Eryngium* spp., *Juncus acutus* (L.) Torr. Ex Retz., *Typha* sp., e *Hydrocotyle bonariensis* Comm. ex Lam.; Faggi y Cagnoni 1993).

Desde la segunda mitad del siglo XX el área de la Barrera Medanosas Oriental bonaerense ha tenido una progresiva valorización turística que conllevó a la provisión del equipamiento e infraestructura indispensable para la actividad que dio lugar a un acelerado proceso de desarrollo urbano de ciudades balnearias emblemáticas, como San Clemente del Tuyú, Santa Teresita, San Bernardo, Mar de Ajó, Pinamar y Villa Gesell, acompañado tanto por un crecimiento poblacional como por una gradual transformación del medio natural (Bertoncello 1989). Desde entonces, la actividad humana ha estado actuando como un importante agente modelador del paisaje, debido a que el trazado de caminos, desarrollo urbano, drenaje de los médanos e introducción de especies vegetales exóticas han sido intensos (Montserrat 2010). En los últimos 70 años los árboles exóticos, particularmente *Acacia* y *Tamarix*, han avanzado sobre el pastizal nativo reduciendo drásticamente la riqueza y la abundancia de las especies de plantas nativas mencionadas anteriormente generando una transformación permanente de estos ecosistemas afectando directamente la dinámica de la vegetación natural (Faggi y Dadon 2011).

El clima de esta región es templado del tipo climático húmedo, mesotermal, con nula o poca deficiencia de agua y con poca variación anual de temperatura (Parker y Violante 1989). La precipitación media anual es de 885 mm, con picos en primavera-verano; la temperatura media anual es de 14,60°C, con una media de 21°C en el mes más cálido (enero) y 8°C en el más frío (julio, Servicio Meteorológico Nacional; [www.smn.gov.ar](http://www.smn.gov.ar)).

### **Objetivo General**

Analizar a escala de parche los efectos de la modificación del hábitat sobre la ecología de poblaciones de *Liolaemus wiegmannii* y *Liolaemus multimaculatus* en hábitats de las dunas del litoral de la Provincia de Buenos Aires, Argentina.

## **Objetivos particulares**

a) estimar y comparar los parámetros poblacionales (abundancia relativa, proporción de sexos, fenología y condición corporal) de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* entre hábitats estructuralmente modificados por el árbol exótico *A. longifolia* y hábitats naturales que conservan la estructura del pastizal nativo.

b) evaluar y comparar la disponibilidad de recursos térmicos y antidepredatorios entre hábitats modificados y naturales.

c) conocer los mecanismos del comportamiento ecológico de las especies asociados al uso de los diferentes hábitats estructurales.

## **Especies de lagartijas estudiadas**

El género *Liolaemus* es un grupo natural de lagartijas sudamericanas muy diversificado, que está integrado por más de 246 especies (Ávila et al. 2010, Lobo et al. 2010, Abdala et al. 2011, 2012, Quinteros 2012). Varios grupos de especies han sido descritos en base a características moleculares y morfológicas (Schulte et al. 2000, Morando et al. 2004, Lobo 2001, 2005, Ávila et al. 2006, Abdala 2007). Entre ellos, el clado monofilético perteneciente al grupo *Liolaemus wiegmanni* (arenícola) ha sido reconocido por estudios morfológicos, comportamentales y moleculares (Etheridge 1995, 2000, Halloy et al. 1998, Schulte et al. 2000, Ávila et al. 2009). Este clado de *Liolaemus* incluye 11 especies de lagartijas, *Liolaemus wiegmanni* (Duméril y Bibrón 1837), *L. multimaculatus* (Duméril y Bibrón 1837), *L. occipitalis* Boulenger 1885, *L. lutzae* Mertens 1938, *L. rabinoi* (Ceï 1974), *L. riojanus* Ceï 1979, *L. scapularis* Laurent 1982, *L. salinicola* Laurent 1986, *L. azarai* Ávila 2003, *L. arambarensis* Verrastro, Veronese, Bujes y Martins Dias Filho 2003 y *L. cuyumhue* Ávila y Sites Jr. 2009. Las primeras tres especies habitan exclusivamente las dunas costeras atlánticas de Brasil y Uruguay, *L. multimaculatus* es endémica de las costas de las provincias argentinas de Río Negro y Buenos Aires (Gallardo 1977, Vega y

Bellagamba 1994b, Cei 1993) y el resto de las especies (excepto *L. wiegmanni*) son continentales y circunscriptas a regiones de bancos de arena y dunas de Argentina (Etheridge 2000). Todas las especies son estrictamente arenícolas, con la excepción de *L. wiegmanni* que si bien es altamente a fin a pastizales psamófilos de sistemas de dunas, también coloniza otros ambientes como montes de caldenes y algarrobos, laderas áridas, pedregosas con vegetación serrana y otros ambientes próximos a selvas subtropicales (Laurent 1983, 1984, Cei 1993, Etheridge 2000).

A lo largo de las barreras medanosas del litoral atlántico de la provincia de Buenos Aires se distribuyen dos representantes del clado arenícola *Liolaemus wiegmanni*: *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus*. La primera especie (*L. wiegmanni*; Fig. 4) es de pequeño tamaño, y alcanza una longitud hocico-cloaca de hasta 56 mm. Su coloración dorsal tiene un fondo grisáceo-parduzco, con una docena de manchas negruzcas transversas anteriormente ribeteadas de blanco y dos estrías blanquecinas desde la región superciliar hasta la cola. El vientre es de fondo blanquecino casi inmaculado. La coloración de las hembras es más atenuada que la de los machos, los cuales presentan la cabeza anaranjada y escamas azules y anaranjadas en los flancos (Cei 1993). Su distribución geográfica abarca desde el sur de Brasil, Uruguay hasta Argentina; en este último país se observa en las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, San Luis, San Juan, Mendoza, Corrientes, Entre Ríos, Córdoba, La Pampa, Buenos Aires y Río Negro (Gallardo 1977, Cei 1986, Vega y Bellagamba 1992, Acosta et al. 1996, Párraga 2011, Fulvio-Pérez et al. 2011). Si bien no es una especie arenícola especialista, ya que coloniza diferentes biotopos como laderas áridas y pedregosas de sierras y proximidades de selvas subtropicales, prefiere biotopos subdesérticos con terrenos sueltos de acumulaciones eólicas y con vegetación abierta de pastos y arbustos ralos (Cei 1979). En la costa bonaerense se la encuentra en pastizales psamófilos de las barreras medanosas en sitios alejados de los grandes espacios abiertos o con una cobertura vegetal moderadamente densa, donde utiliza vegetación sub-arbustiva de matas de hierbas y pequeñas cuevas en arena como refugios ocasionales (Vega 1999a, 2001, Block et al. 2012). Es diurno y para alimentarse utiliza como estrategia de caza la emboscada, su dieta consiste de pequeños invertebrados, principalmente

hormigas, dípteros y ortópteros (Aun et al. 1999). Es una especie ovípara que realiza puestas de entre 3 a 8 huevos, con un ciclo reproductivo estacional de primavera-verano (Ramírez-Pinilla 1991, Martori y Aun 1997). *Liolaemus multimaculatus* (Fig. 5) es una lagartija de tamaño mediano que alcanza una longitud hocico-cloaca de 70 mm, su coloración dorsal tiene un fondo pardusco y series transversas de pequeñas manchas oscuras, posteriormente ribeteadas de escamas blancas. A este llamativo patrón manchado (maculado) que se asemeja a la coloración de granos de arena alude el nombre de la especie. Presenta unas pocas manchas azules a los costados. El vientre es de fondo blanquecino, immaculado en las hembras y con punteado oscuro en los machos. Es endémica de las dunas costeras de las provincias de Buenos Aires y norte de Río Negro (Cei 1993, Ávila et al. 2000). Esta especie es considerada en estado de conservación vulnerable como resultado de la fragmentación y la pérdida progresiva de su hábitat (Ávila et al. 2012). Es una arenícola especialista que ocupa principalmente las dunas frontales con grandes espacios abiertos de arena y escasa cobertura vegetal, en donde se refugia enterrándose bajo la arena o entre las matas de vegetación (Vega 2001, Kacoliris et al. 2009b, 2010, Block et al. 2012). Es un depredador diurno y sedentario que tiene una dieta generalista basada principalmente en coleópteros, dípteros y arañas (Vega 1999b). Es ovípara y presenta un ciclo reproductivo estacional de primavera-verano con puestas de entre 3 y 7 huevos (Vega 1997).



**Figura 1.** Localización geográfica de las seis zonas de estudio.



**Figura 2.** Pastizal psamófilo modificado por la presencia de *Acacia longifolia* en la localidad de Mar de las Pampas, Buenos Aires, Argentina.



**Figura 3.** Pastizal psamófilo natural de la Reserva Natural Faro Querandí, Villa Gesell, Buenos Aires, Argentina.



**Figura 4.** Individuos adultos de la lagartija de Wiegmann (*Liolaemus wiegmannii*). Arriba: macho, debajo: hembra.



**Figura 5.** Individuos adultos de la lagartija de arena (*Liolaemus multimaculatus*).

## CAPÍTULO II

### SELECCIÓN DE MICROHÁBITAT EN AMBIENTES MODIFICADOS



## INTRODUCCIÓN

La expansión de las barreras urbanas es un fenómeno mundial que afecta los ambientes naturales a un ritmo vertiginoso (Wilson 1986). Los disturbios antropogénicos inducidos por la urbanización causan la fragmentación, degradación y pérdida de los hábitats naturales en detrimento de la diversidad biológica (Primack 1993). A medida que la urbanización se intensifica se generan cambios progresivos que alteran la estructura de las comunidades nativas (Whitney y Adams 1980, Theobald et al. 1997). En los hábitats periurbanos las plantas nativas suelen ser parcialmente reemplazadas o incluso erradicadas por la introducción de vegetación exótica (Blair 1996). Esto no sólo altera las propiedades físico-químicas del ambiente, como la temperatura, la humedad y los niveles de nutrientes en el suelo (Yelenik et al. 2004, Marchante et al. 2008) sino que también causa una reducción en la heterogeneidad fisonómica del hábitat debido a que las plantas exóticas tienden a volverse dominantes sobre las plantas nativas (Faggi y Dadon 2010, 2011, Bateman y Ostoja 2012).

La fisonomía del hábitat afecta la distribución espacial de numerosas especies de lagartijas (Nielsen 2011, Bateman y Ostoja 2012). Debido a esto, las lagartijas responden ante los cambios estructurales que ocurren en el hábitat (Pianka 1967) y muchas especies evitan los parches con plantas exóticas respondiendo positivamente a su remoción (Valentine et al. 2007, Bateman et al. 2008). Hasta el presente existen evidencias de que disturbios de origen antrópico, como la construcción de caminos y el tránsito de vehículos, que inducen cambios en estructura de la vegetación afectan negativamente la abundancia de la herpetofauna nativa de la costa atlántica de Sudamérica (Gudynas 1989, Rocha y Bergallo 1992, Vega et al. 2000, Rocha et al. 2009), pero ninguno evaluó el impacto que genera la forestación con vegetación exótica sobre la selección de hábitat de las lagartijas.

Las lagartijas arenícolas *L. multimaculatus* y *L. wiegmannii* constituyen modelos de relación planta-animal en los que se observa un patrón de asociación a determinada estructura y

configuración de las comunidades vegetales nativas, siendo *L. wiegmanni* relativamente la más generalista en cuanto al uso de hábitat (Vega 1994a, Block et al. 2012). En este contexto, es relevante analizar a campo, a escala de parche, el uso de hábitat de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* en pastizales psamófilos costeros de la Provincia de Buenos Aires modificados por *A. longifolia* e indagar en laboratorio el comportamiento de selección de ambas lagartijas frente a distintos componentes estructurales de vegetación y de hojarasca. Para ello, en el presente capítulo se compara el uso de hábitat por parte de individuos adultos de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* en tres sitios de la costa atlántica argentina modificados por *A. longifolia* y se examina experimentalmente en laboratorio el comportamiento de selección de estas lagartijas entre sitios con plantas u hojarasca de *A. longifolia* y sitios con plantas u hojarasca de plantas nativas (un arbusto y una hierba) que estas lagartijas usan frecuentemente a campo.

### **Hipótesis y predicciones de trabajo**

(H1) Los parches bajo árboles de *A. longifolia* están cubiertos por un canopeo tupido y una densa capa de hojarasca que evitan el pasaje de luz solar hacia el sustrato

(P1a) Entonces, las temperaturas microambientales bajo las acacias son más bajas que en las plantas nativas.

(P1b) Por lo tanto, las lagartijas *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* utilizan más frecuentemente los sitios en plantas nativas que en acacia

### **MATERIALES Y MÉTODOS**

Muestreo a campo: se realizó desde noviembre de 2009 hasta marzo del 2010 entre las 0900 y las 1800 h en tres sitios, de aproximadamente 300 ha cada uno, ubicados en localidades con pastizal modificado por *A. longifolia*: Mar Azul (37°20'45,8''S; 057°03'17,9''W), Mar de Las Pampas (37° 18' 13,4''S; 57° 01'29,4''W) y Monte Carlo (37°01'47,3''S; 56° 49'23,6''W). Se realizaron dos visitas mensuales a cada sitio. Los microhábitats fueron caracterizados teniendo en cuenta el tipo de sustrato (arena desnuda o con hojarasca) y el tipo fisonómico de planta (árboles,

arbustos, sub-arbustos, hierbas en mata o con tallos erectos). Las plantas fueron identificadas hasta el nivel de especie y clasificadas según su fisonomía siguiendo a Cabrera y Zardini (1978). La disponibilidad de microhábitats se estimó midiendo visualmente el porcentaje relativo de cobertura de cada uno, para ello se utilizaron cuadrículas de 1 m<sup>2</sup> para caracterizar al estrato herbáceo y de 25 m<sup>2</sup> para caracterizar al arbustivo y al arbóreo. El punto inicial fue establecido al azar y luego las cuadrículas fueron lanzadas a intervalos de 100 m dentro de cada ambiente, calculando el número de réplicas de cada tipo (cuadrículas de 1 m<sup>2</sup>: 47 Mar Azul, 44 Mar de las Pampas, 42 Monte Carlo; de 25 m<sup>2</sup>: 35 Mar Azul, 30 Mar de las Pampas, 30 Monte Carlo) a partir de curvas de acumulación de especies (Gyesel y Lyon 1987, Bullock 1996). Además se seleccionó al azar un total 30 individuos de cada tipo fisonómico de planta (Tabla 1) y a cada uno se le midió: 1) altura media (cm), mediante una cinta métrica; 2) cobertura de canopeo (%), mediante un densiómetro esférico (Lemmon 1957) y 3) cobertura de hojarasca (%), medido visualmente como el porcentaje relativo de hojarasca (entre 1-100%) que cubría el sustrato debajo de la planta utilizando cuadrículas de 0,25 m<sup>2</sup> (Gyesel y Lyon 1987).

Además, se midió la temperatura ambiental ( $T_e$ ) en cada tipo de microhábitat (especies de árboles, arbustos, sub-arbustos, hierbas en mata y hierbas de tallos erecto) utilizado más frecuentemente por las lagartijas. Las  $T_e$ s fueron medidas con “data loggers” (DS1921G, iButton Sunnyvale, CA, U.S.) ubicados debajo de árboles exóticos de *A. longifolia* y de plantas nativas de *Discaria americana*, *Tessaria absinthioides*, *Senecio crassiflorus* y *Cortaderia selloana*, durante dos días consecutivos entre las 0900 y las 1730 h, registrando datos cada 12 minutos. Las medidas fueron tomadas en dos ejemplares de cada especie de planta, seleccionados en base a que representaran las características y la forma típica de las especies, por lo tanto las temperaturas ambientales fueron tomadas en diez plantas en total. Para ello, tres “data loggers” fueron ubicados bajo cada ejemplar de planta, uno a la sombra, otro en radiación solar filtrada por el canopeo y el tercero al lado de la planta directamente expuesto al sol. Entonces, seis “data loggers” fueron localizados debajo de cada especie vegetal, lo cual corresponde al número mínimo de dispositivos

necesarios para estimar apropiadamente la temperatura de cada tipo de microhábitat (Labra et al. 2001).

Las lagartijas fueron muestreadas entre las 0900 y las 1800 h, que corresponde al periodo completo de actividad diaria de estas especies (Vega 2000, 2001). A modo de evitar sesgos relacionados con la actividad diaria de las lagartijas, cada estación de muestreo fue recorrida equitativamente durante tres periodos diferentes del día (mañana, mediodía y tarde). Cuarenta transectos de 100 m de largo y 6 m de ancho fueron trazados al azar en cada estación de muestreo, los mismos fueron recorridos una sola vez a modo de evitar pseudoreplicación. Sólo se tuvieron en cuenta los ejemplares adultos de cada especie (*L. wiegmanni* LHC  $\geq$  42,00 mm, según Martori et al. 1998a y *L. multimaculatus* LHC  $\geq$  48,00 mm, según Vega 1997) a los que se les registró el tipo de microhábitat donde estaban perchados inicialmente, es decir, especie de planta y arena desnuda o con hojarasca.

Diseño experimental en laboratorio: para examinar la influencia de las características fisonómicas de los microhábitats bajo *Acacia longifolia* sobre la distribución espacial de las lagartijas, se realizaron dos experimentos de laboratorio en los que se indagó si *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* discriminaban entre las especies de plantas nativas y la introducida *A. longifolia*, Treinta y seis individuos adultos de *L. wiegmanni* y dieciocho adultos de *L. multimaculatus* fueron capturados a mano y con bastón en sitios donde *A. longifolia* y las plantas nativas estaban disponibles en aproximadamente la misma proporción. Las lagartijas fueron mantenidas en cautiverio durante 7 días para su aclimatación antes de comenzar con los experimentos. Grupos de nueve individuos fueron transferidos a terrarios de PVC de 0,70 x 0,40 x 0,40 m (largo x ancho x alto) con sustrato de arena estéril obtenida del sitio de captura, con rocas y objetos de plástico que sirvieron como refugio. Las lagartijas se mantuvieron bajo condiciones controladas de temperatura (30°C), con fotoperiodo natural (12:12, día: noche), ofreciéndoles agua y alimento (*Tenebrio molitor* y *Achaeta domestica*) ad libitum. Las pruebas se realizaron en un terrario de PVC de 1,20 x

0,40 x 0,30 m (largo x ancho x alto) con los lados opacos y la parte superior descubierta conteniendo un sustrato de 40 mm de espesor de arena.

Experimento 1. Selección de plantas: para indagar si las lagartijas seleccionan las características estructurales de las plantas nativas, se colocaron ramas y tallos con hojas de *A. longifolia* (árbol exótico), *Discaria americana* (arbusto nativo) y *Panicum racemosum* (hierba nativa) por pares, recreando la disposición que cada planta posee a campo, uno en cada esquina opuesta del terrario y separadas por una franja de arena desnuda de 0,30 m de ancho. Para cada especie de lagartija se realizaron las siguientes combinaciones de plantas: *L. wiegmannii*: *A. longifolia* vs *D. americana* y *L. multimaculatus*: *A. longifolia* vs *P. racemosum*. Las especies de plantas nativas utilizadas en este experimento fueron seleccionadas teniendo en cuenta las fisonomías arbustiva (*D. americana*) y herbácea con tallos erectos (*P. racemosum*) que ambas lagartijas prefieren en el campo (ver Tablas 3 y 4).

Experimento 2. Selección de hojarasca: para indagar si el tipo de hojarasca influye en el uso de microhábitats se colocaron en los extremos opuestos del terrario parches de 0,16 m<sup>2</sup> y 10 mm de espesor de dos tipos diferentes de hojarasca de las mismas especies de plantas utilizadas en el experimento 1, de acuerdo con los valores de cobertura medio registrados a campo en el área basal de cada planta (Tabla 1): *A. longifolia* = 78 %; *D. americana* = 25 % y *P. racemosum* = 10,00 %. Los dos tipos diferentes de hojarasca ofrecidas en cada ensayo se mantuvieron separados entre sí por una franja de arena desnuda de 0,30 m de ancho. Durante los ensayos, para cada especie de lagartija se realizaron las siguientes combinaciones hojarascas: *L. wiegmannii*: *A. longifolia* vs *D. americana* y *L. multimaculatus*: *A. longifolia* vs *P. racemosum*.

Dieciocho adultos de *L. wiegmannii* (9 machos y 9 hembras) y nueve de *L. multimaculatus* (5 machos y 4 hembras) fueron utilizados en cada experimento. Por cada especie se formaron dos grupos de acuerdo al sexo. Cada individuo fue pintado en el dorso con diferentes colores para ser identificado. Luego del periodo de aclimatación, las lagartijas fueron seleccionadas una por vez y

liberadas solas en el centro del terrario experimental. Posteriormente se las dejó aclimatar dos días, ya que algunos experimentos en cautividad demostraron que los comportamientos exploratorios y de escape cesan luego de este período (Valentine et al. 2007). Durante el 3er y 4to día se registró visualmente la posición de la lagartija cada 15 minutos entre las 0900 y las 1800 h. Para cada individuo se calculó el número acumulado de visitas a los diferentes tipos de plantas y hojarascas ofrecidos en cada tratamiento.

La normalidad y la homocedasticidad de los datos fueron evaluadas mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilks, respectivamente (Zar 1984). Los datos fueron transformados utilizando Log 10 (x) con el fin de que se ajustaran a dichos supuestos. Se construyeron intervalos de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ) para analizar las proporciones de uso de microhábitat por parte de cada especie de lagartija (Neu et al. 1974, Byers et al. 1984).

Para indagar la selección de microhábitats se utilizó el índice de Jacobs (J) (Jacobs 1974):

$$J_i = (U_i - D_i) / (U_i + D_i - 2U_i D_i)$$

en donde  $U_i$  es la proporción utilizada de un determinado recurso y  $D_i$  es la disponibilidad de dicho recurso en el hábitat, el cual toma valores entre -1 (rechazo) y +1 (selección). La frecuencia de visitas de cada individuo de *L. wiegmanni* a las opciones ofrecidas en cada tratamiento experimental se analizó mediante la prueba de T pareada ( $\alpha = 0,05$ ). La frecuencia de visita de *L. multimaculatus* a opciones ofrecidas en cada experimento se analizó mediante la prueba de ANOVA de medidas repetidas y Tukey a post hoc ( $\alpha = 0,05$ ), ya que los individuos también utilizaron la franja central de arena desnuda (Zar 1984). Cuando los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, a pesar de haber sido transformados, se realizaron pruebas no paramétricas. Para comparar las variables estructurales y las  $T_e$  de los distintos microhábitats se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y Dunn ( $\alpha = 0,05$ ) a post hoc (Zar 1984).

## RESULTADOS

La caracterización estructural y térmica de la vegetación se muestra en las tablas 1 y 2. Los especímenes de *A. longifolia* presentaron significativamente mayor altura y mayores porcentajes de coberturas de canopy y de hojarasca que las especies nativas examinadas. Entre la vegetación nativa, los arbustos y las hierbas fueron más altos que los sub-arbustos. Por otro lado, los arbustos y sub-arbustos tuvieron coberturas de canopy y de hojarasca menores a las halladas en *A. longifolia* (Tabla 1). Particularmente, el sub-arbusto nativo *Margyricarpus pinnatus* tuvo una cobertura de canopy mayor que los arbustos y los demás sub-arbustos analizados. Entre las hierbas, los valores de canopy y hojarasca de las hierbas de tallos erectos *A. trigynum* y *P. racemosum* fueron significativamente menores a los hallados en acacia, en arbustos y en hierbas en mata, y, al mismo tiempo, la hierba en mata *Cortaderia selloana* mostró valores significativamente mayores a los del resto de las plantas nativas en ambas variables (Tabla 1).

|                            | Árboles          |                 |                 | Arbustos        |                 |                 |                 | Sub-arbustos    |                 | Hierbas         |        | H        | P | gl  | Prueba de Dunn |
|----------------------------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|--------|----------|---|---|----------------|
|                            | <i>Al</i>        | <i>Bn</i>       | <i>Ta</i>       | <i>Da</i>       | <i>Sc</i>       | <i>As</i>       | <i>Mp</i>       | <i>Pr</i>       | <i>Cs</i>       | <i>At</i>       |        |          |   |   |                |
| Altura (m)                 | 2,49<br>(0,64)   | 0,21<br>(0,05)  | 0,47<br>(0,15)  | 0,84<br>(0,22)  | 0,22<br>(0,05)  | 0,22<br>(0,05)  | 0,14<br>(0,03)  | 0,43<br>(0,06)  | 0,57<br>(0,17)  | 0,50<br>(0,07)  | 263,88 | < 0,001* | 9 | <i>Al</i> > a todos; <i>Ta</i> = <i>Da</i> = <i>Cs</i> = <i>At</i> = <i>Pr</i> > <i>Bn</i> = <i>Sc</i> = <i>As</i> = <i>Mp</i>          |                |
| Cobertura de canopeo (%)   | 64,10<br>(7,35)  | 35,40<br>(5,23) | 35,83<br>(5,10) | 37,70<br>(2,38) | 36,80<br>(4,85) | 37,63<br>(3,36) | 43,96<br>(3,56) | 21,23<br>(4,96) | 44,90<br>(3,45) | 24,93<br>(6,13) | 233,88 | < 0,001* | 9 | <i>Al</i> > a todos; <i>At</i> = <i>Pr</i> < a todos; <i>Mp</i> = <i>Cs</i> > <i>Bn</i> = <i>Ta</i> = <i>Da</i> = <i>Sc</i> = <i>As</i> |                |
| Cobertura de hojarasca (%) | 78,83<br>(12,12) | 27,16<br>(7,39) | 25,16<br>(8,35) | 24,40<br>(8,29) | 22,46<br>(7,03) | 24,66<br>(4,87) | 26,66<br>(5,45) | 9,76<br>(3,46)  | 38,16<br>(8,56) | 23,50<br>(8,30) | 174,08 | < 0,001* | 9 | <i>Al</i> > a todos ; <i>Cs</i> > <i>Bn</i> = <i>Ta</i> = <i>Da</i> = <i>Sc</i> = <i>As</i> = <i>Mp</i> = <i>At</i> > <i>Pr</i>         |                |

**Tabla 1.** Media y desvío estándar (entre parentesis) de las variables estructurales de las plantas estudiadas comparados mediante Kruskal-Wallis y test de Dunn ( $\alpha = 0,05$ ) a posteriori. Referencias: *Al* = *Acacia longifolia*, *Bn* = *Baccharis notoserigila*, *Ta* = *Tessaria absinthioides*, *Da* = *Discaria americana*, *Sc* = *Senecio crassiflorus*, *As* = *Achyrocline satureoides*, *Mp* = *Margyricarpus pinnatus*, *Cs* = *Cortaderia selloana*, *At* = *Androtrichum trigynum*, *Pr* = *Panicum racemosum*, H= estadístico K-W, P = valor de probabilidad, gl= grados de libertad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas.

Las temperaturas ambientales a la sombra fueron más elevadas en las hierbas de tallos erectos, seguidas por las registradas debajo de los arbustos y finalmente por los demás tipos de plantas (Tabla 2). Las temperaturas a la sombra debajo de sub-arbustos y de hierbas en mata no difirieron significativamente entre sí. La temperatura en condiciones de radiación solar filtrada por el canopeo también fue significativamente mayor en hierbas de tallos erectos y arbustos que en el resto de las plantas. La temperatura registrada bajo *A. longifolia* en condiciones de radiación filtrada por el canopeo no difirió significativamente de las halladas bajo sub-arbustos y hierbas en mata en las mismas condiciones. Finalmente, las temperaturas al sol directo variaron en el rango 39,70-59,20°C (Tabla 2).

|                                   | Árboles          | Arbustos        | Sub-<br>arbustos | Hierbas<br>de tallo<br>erecto | Hierbas<br>en mata | H                | P      | gl       | Prueba de Dunn |   |
|-----------------------------------|------------------|-----------------|------------------|-------------------------------|--------------------|------------------|--------|----------|----------------|---|
|                                   | <i>Al</i>        | <i>Ta</i>       | <i>Da</i>        | <i>Sc</i>                     | <i>Pr</i>          | <i>Cs</i>        |        |          |                |   |
| <i>Te</i> en sombra<br>(°C)       | 31,00<br>(3,71)  | 33,50<br>(3,42) | 33,50<br>(3,59)  | 27,50<br>(1,55)               | 43,50<br>(5,56)    | 28,50<br>(3,87)  | 251,59 | < 0,001* | 5              | <i>Pr</i> > <i>Ta</i> = <i>Da</i> > <i>Al</i> > <i>Cs</i> = <i>Sc</i> |
| <i>Te</i> en luz filtrada<br>(°C) | 31,50<br>(7,80)  | 39,00<br>(6,30) | 36,00<br>(3,72)  | 28,50<br>(1,83)               | 43,75<br>(6,59)    | 32,00<br>(5,67)  | 162,64 | < 0,001* | 5              | <i>Pr</i> = <i>Ta</i> = <i>Da</i> > <i>Al</i> = <i>Cs</i> > <i>Sc</i> |
| <i>Te</i> en sol<br>(°C)          | 50,75<br>(10,14) | 44,50<br>(7,21) | 57,50<br>(10,67) | 59,25<br>(13,89)              | 46,75<br>(6,67)    | 39,75<br>(10,53) | 84,14  | < 0,001* | 5              | <i>Da</i> = <i>Sc</i> > <i>Al</i> > <i>Pr</i> = <i>Ta</i> = <i>Sc</i> |

**Tabla 2.** Mediana y desvío estandar (entre parentesis) de las temperaturas ambientales operativas (*Te*) de las plantas estudiadas comparadas mediante Kruskal-Wallis y test de Dunn ( $\alpha = 0,05$ ) a posteriori. Referencias: *Al* = *Acacia longifolia*, *Bn* = *Baccharis notoserigila*, *Ta* = *Tessaria absinthioides*, *Da* = *Discaria americana*, *Sc* = *Senecio crassiflorus*, *As* = *Achyrocline satureoides*, *Mp* = *Margyricarpus pinnatus*, *Cs* = *Cortaderia selloana*, *At* = *Androtrichum trigynum*, *Pr* = *Panicum racemosum*, H= estadístico K-W, P = valor de probabilidad, gl = grados de libertad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas.

La tabla 3 muestra los índices de Jacobs y los intervalos de Bonferroni resultantes del análisis del uso del microhábitat de *L. wiegmanni*. En los tres sitios estudiados *L. wiegmanni* utilizó significativamente más a lo esperado los sitios bajo arbustos (Índices de Jacobs:  $0,73 \leq J \leq 0,83$ ) y evitó el uso de sitios bajo árboles de *A. longifolia* ( $-0,60 \leq J \leq -0,57$ ) y de sustratos cubiertos por hojarasca de esta leguminosa ( $J = -1,00$ ) como así también los de arena completamente desnuda ( $-1 \leq J \leq -0,91$ ). Los sub-arbustos, las hierbas en mata y los sustratos cubiertos por hojarasca nativa fueron utilizados en base a su disponibilidad en los tres sitios, pero además, en Mar de las Pampas y Monte Carlo también prefirió las hierbas de tallos erectos ( $J_{\text{Mar de las Pampas}} = 0,61$ ;  $J_{\text{Monte Carlo}} = 0,74$ ; Tabla 3).

| Microhábitat                      | Disponible | Utilizado | Índice de Jacobs | Intervalo de Bonferroni |
|-----------------------------------|------------|-----------|------------------|-------------------------|
| <b>MAR AZUL (n = 83)</b>          |            |           |                  |                         |
| <i>A. longifolia</i>              | 0,189      | 0,056*    | -0,59            | -0,012-0,126            |
| Arbustos                          | 0,118      | 0,591*    | 0,83             | 0,443-0,738             |
| Sub-arbustos                      | 0,016      | 0,034     | 0,37             | -0,020-0,088            |
| Hierbas en mata                   | 0,061      | 0,068     | 0,06             | -0,007-0,143            |
| Hierbas de tallos erectos         | 0,098      | 0,193     | 0,37             | 0,074-0,311             |
| Arena desnuda                     | 0,305      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca de acacia     | 0,143      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca nativa        | 0,070      | 0,056     | -0,11            | -0,013-0,125            |
| <b>MAR DE LAS PAMPAS (n = 45)</b> |            |           |                  |                         |
| <i>A. longifolia</i>              | 0,215      | 0,064*    | -0,60            | -0,035-0,164            |
| Arbustos                          | 0,157      | 0,545*    | 0,73             | 0,342-0,748             |
| Sub-arbustos                      | 0,008      | 0,043     | 0,69             | -0,038-0,125            |
| Hierbas en mata                   | 0,042      | 0,043     | 0,00             | -0,038-0,125            |
| Hierbas de tallos erectos         | 0,076      | 0,257*    | 0,61             | 0,078-0,435             |
| Arena desnuda                     | 0,324      | 0,021*    | -0,91            | -0,037-0,080            |
| Arena con hojarasca de acacia     | 0,123      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca nativa        | 0,052      | 0,026     | -0,33            | -0,038-0,092            |
| <b>MONTE CARLO (n = 27)</b>       |            |           |                  |                         |
| <i>A. longifolia</i>              | 0,223      | 0,072*    | -0,57            | -0,064-0,208            |
| Arbustos                          | 0,064      | 0,398*    | 0,81             | 0,140-0,656             |
| Sub-arbustos                      | 0,050      | 0,036     | -0,17            | -0,062-0,134            |
| Hierbas en mata                   | 0,017      | 0,145     | 0,80             | -0,040-0,330            |
| Hierbas de tallos erectos         | 0,066      | 0,326*    | 0,74             | 0,079-0,572             |
| Arena desnuda                     | 0,426      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca de acacia     | 0,113      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca nativa        | 0,037      | 0,021     | -0,28            | -0,054-0,097            |

**Tabla 3.** Proporciones de disponibilidad y uso de los distintos microhábitats analizados mediante intervalos de confianza de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ) e índice de selección de Jacobs para *L. wiegmanni* en los tres sitios estudiados. (\*) Diferencias significativas entre disponible (esperado) y utilizado (observado).

La tabla 4 muestra los índices de Jacobs y los intervalos de Bonferroni resultantes del análisis del uso del microhábitat de *L. multimaculatus*. Esta lagartija sólo fue hallada en Mar de las Pampas y Monte Carlo. En ambos sitios prefirió sitios bajo hierbas de tallos erectos, particularmente *P. racemosum* ( $J_{\text{Mar de las Pampas}} = 0,86$ ;  $J_{\text{Monte Carlo}} = 0,83$ ) y evitó tanto aquellos bajo los árboles ( $J_{\text{Mar de las Pampas}} = -0,80$ ;  $J_{\text{Monte Carlo}} = -0,55$ ) como los suelos cubiertos por hojarasca de *A. longifolia* ( $J = -1,00$ ). Los sub-arbustos, las hierbas en mata, los suelos con hojarasca nativa y los parches con arena desnuda fueron utilizados en base a su disponibilidad, pero es de destacar el 23-31 % de los individuos que fue hallado utilizando suelos con arena desnuda. Sólo en Mar de las Pampas evitó los arbustos ( $J = -0,72$ ; Tabla 4).

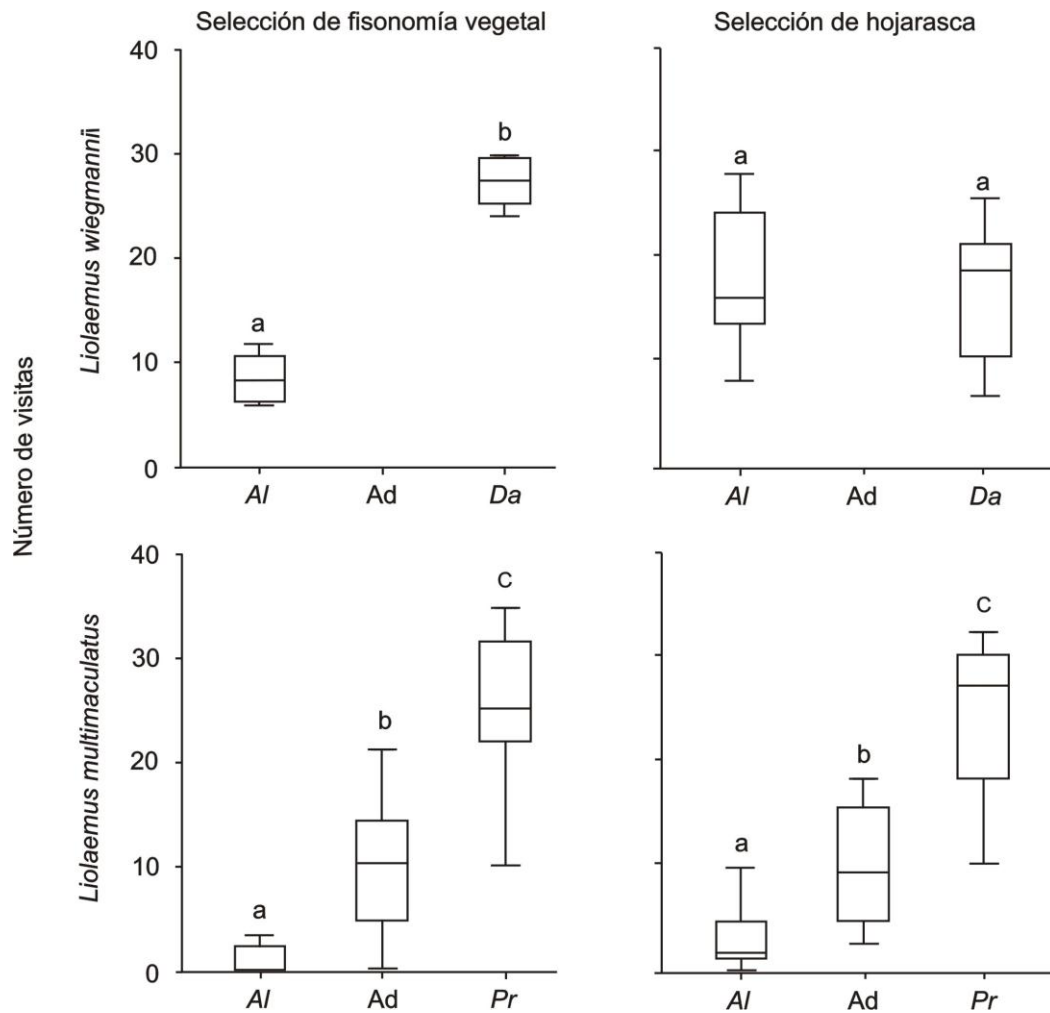
| Microhábitat                      | Disponible | Utilizado | Índice de Jacobs | Intervalo de Bonferroni |
|-----------------------------------|------------|-----------|------------------|-------------------------|
| <b>MAR DE LAS PAMPAS (n = 33)</b> |            |           |                  |                         |
| <i>A. longifolia</i>              | 0,215      | 0,029*    | -0,80            | -0,049-0,108            |
| Arbustos                          | 0,157      | 0,029*    | -0,72            | -0,049-0,108            |
| Sub-arbustos                      | 0,008      | 0,029     | 0,57             | -0,049-0,108            |
| Hierbas en mata                   | 0,042      | 0,117     | 0,496            | -0,033-0,268            |
| Hierbas de tallos erectos         | 0,076      | 0,529*    | 0,86             | 0,295-0,763             |
| Arena desnuda                     | 0,324      | 0,235     | -0,22            | 0,036-0,434             |
| Arena con hojarasca de acacia     | 0,123      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca nativa        | 0,052      | 0,294     | -0,28            | -0,051-0,109            |
| <b>MONTE CARLO (n = 34)</b>       |            |           |                  |                         |
| <i>A. longifolia</i>              | 0,223      | 0,075*    | -0,56            | -0,048-0,196            |
| Arbustos                          | 0,064      | 0,049     | -0,14            | -0,052-0,150            |
| Sub-arbustos                      | 0,050      | 0,049     | -0,01            | -0,052-0,150            |
| Hierbas en mata                   | 0,017      | 0,074     | 0,63             | -0,048-0,196            |
| Hierbas de tallos erectos         | 0,066      | 0,419*    | 0,82             | 0,187-0,650             |
| Arena desnuda                     | 0,426      | 0,310     | -0,22            | 0,093-0,526             |
| Arena con hojarasca de acacia     | 0,113      | 0,000*    | -1,00            | 0,000-0,000             |
| Arena con hojarasca nativa        | 0,037      | 0,024     | -0,24            | -0,047-0,096            |

**Tabla 4.** Proporciones de disponibilidad y uso de los distintos microhábitats analizados mediante intervalos de confianza de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ) e índice de selección de Jacobs para *L. multimaculatus*. (\*)Diferencias significativas entre disponible (esperado) y utilizado (observado).

## Experimentos en laboratorio

En el experimento 1, ambas especies de lagartijas utilizaron más frecuentemente las plantas nativas que el árbol exótico *A. longifolia*. *L. wiegmanni* visitó significativamente más veces el arbusto *D. americana* que el árbol *A. longifolia* (Test de T pareado:  $t = -7,450$ ;  $gl = 17$ ;  $P < 0,001$ ;  $\bar{X}_{A. longifolia} \pm DS: 8,44 \pm 3,14$ ;  $\bar{X}_{D. americana} \pm DS: 26,55 \pm 3,14$ ;  $n = 18$ ; Fig. 3).

*Liolaemus multimaculatus* discriminó entre los diferentes microhábitats ofrecidos (ANOVA de medidas repetidas:  $F_{2,7} = 9,38$ ;  $P < 0,05$ ), utilizó significativamente más veces la hierba *P. racemosum* ( $\bar{X} \pm DS: 24,22 \pm 7,01$ ;  $n = 9$ ) que la arena desnuda ( $\bar{X} \pm DS: 9,89 \pm 6,62$ ;  $n = 9$ ) y en menor proporción los árboles de *A. longifolia* ( $\bar{X} \pm DS: 0,89 \pm 1,16$ ;  $n = 9$ ; Fig. 3). Por otro lado, cuando se comparó el efecto de la hojarasca (experimento 2) en *L. wiegmanni*, no se encontraron diferencias significativas entre el número de visitas a la hojarasca de *A. longifolia* y a la de *D. americana* ( $\bar{X}_{A. longifolia} \pm DS: 17,66 \pm 6,69$ ;  $\bar{X}_{D. americana} \pm DS: 17,33 \pm 6,57$ ; Test de T pareado:  $t = 0,156$ ;  $gl = 17$ ;  $P = 0,877$ ; Fig. 3). Por su parte, *L. multimaculatus* utilizó de manera significativamente diferente los distintos tipos de sustratos (ANOVA de medidas repetidas:  $F_{2,7} = 14,77$ ;  $P < 0,05$ ; Fig. 3). En primer lugar prefirió la hojarasca de *P. racemosum* ( $\bar{X} \pm DS: 23,11 \pm 7,59$ ;  $n = 9$ ), seguida por la arena desnuda ( $\bar{X} \pm DS: 9,33 \pm 5,14$ ;  $n = 9$ ) y por último la de *A. longifolia* ( $\bar{X} \pm DS: 2,55 \pm 2,96$ ;  $n = 9$ ; Fig. 3).



**Figura 3.** Número de veces que *L. wiegmannii* (n = 18) y *L. multimaculatus* (n = 9) fueron observados en los diferentes tipos de microhábitats ofrecidos en los experimentos. Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango y los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3. Referencias: Al = *Acacia longifolia*, Da = *Discaria americana*, Pr = *Panicum racemosum*, Ad = arena desnuda. Las letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas halladas con test de T pareado ( $\alpha = 0,05$ ), en *L. wiegmannii*, o con Test de Tukey a posteriori ( $\alpha = 0,05$ ) en *L. multimaculatus*.

## DISCUSIÓN

En tres áreas modificadas de la Barrera Medanosas Oriental de la Costa Atlántica bonaerense las lagartijas arenícolas *Liolaemus wiegmannii* y *Liolaemus multimaculatus* evitaron el uso de microhábitats bajo árboles exóticos de *Acacia longifolia* y de sustratos cubiertos por hojarasca de esta leguminosa. Por su parte, *L. wiegmannii* prefirió los arbustos, particularmente de *Discaria americana* y *Baccharis notoserpila*, las hierbas de tallos erectos del pastizal psamófilo natural y evitó los sustratos con arena desnuda o con hojarasca de acacia. *Liolaemus multimaculatus* prefirió las hierbas de tallos erectos, principalmente *Panicum racemosum*, y evitó los sustratos cubiertos por hojarasca de acacia. A diferencia de *L. wiegmannii*, *L. multimaculatus* no evitó los suelos con arena desnuda.

En concordancia con lo observado a campo, los experimentos de laboratorio demostraron que estas dos especies de *Liolaemus* prefieren utilizar las fisonomías arbustivas y herbáceas de ciertas plantas nativas a la arbórea de *A. longifolia*. Como las lagartijas utilizadas en los experimentos procedían de sitios en donde los árboles de *A. longifolia* y las plantas nativas estaban disponibles aproximadamente en la misma proporción, su experiencia previa en el campo puede haber influido en estos resultados, puesto que los reptiles son capaces de recordar y reconocer ciertos patrones espaciales que les permiten guiarse en la búsqueda de recursos (Graham et al. 1996, Holtzman 1998, Holtzman et al. 1999, Blouin-Demers y Weatherhead 2001). Además, cuando los individuos se dispersan, seleccionan aquellos hábitats para el cual su fenotipo se encuentra mejor adaptado, y por lo tanto, similares a su lugar de origen (Davis y Stamps 2004).

Los rangos de temperaturas microambientales podrían relacionarse directamente con las características fisonómicas propias de cada especie de planta, como la altura y la cobertura de

canopeo. Los rangos de temperaturas del sustrato al sol directo (39,75-59,25°C) y bajo las hierbas de tallos erectos (43,50-43,75°C) fueron más elevados que los hallados debajo del resto de las plantas (arbustos: 33,50-39,00°C, sub-arbustos: 27,50-28,50°C; hierbas en mata: 28,50-32,00°C y árboles de *A. longifolia*: 31,00-31,50°C). La baja cobertura de canopeo y la disposición vertical de las delgadas hojas de las hierbas de tallos erectos (*P. racemosum*) favorecerían el pasaje de mayor cantidad de radiación solar hacia el suelo generando altas temperaturas microambientales. Contrariamente, la mayor altura, el denso canopeo y la elevada acumulación de hojarasca bajo los árboles de *A. longifolia* y debajo de las matas de la hierba *Cortaderia selloana*, disminuyen el paso de la radiación solar hacia el suelo creando microhábitats más frescos. En el caso del sub-arbusto *Senecio crassiflorus* también se registraron temperaturas bajas, posiblemente debido a que su fisonomía de tallos radicales que se apoyan directamente sobre el suelo lo tapizan disminuyendo aún más la radiación solar incidente que en los arbustos y sub-arbustos con coberturas de canopeo similares, pero con crecimiento más erecto. En general, los hábitats con vegetación de canopeo cerrado poseen mayores restricciones térmicas que aquellos más abiertos debido a que disminuyen la oferta de sitios de asoleo y limitan el ajuste termorregulatorio de organismos ectotérmicos (House y Spelleberg 1983, Sartorius et al. 1999, Román et al. 2006).

En los organismos ectotérmicos maximizar la efectividad termorregulatoria es crucial para el desempeño de distintas actividades fisiológicas y conductuales (Huey 1982, Huey y Kingslover 1989, Angilletta et al. 2002). Llamativamente, el rango de temperatura debajo de los arbustos incluyó el rango de temperaturas preferidas por *L. wiegmanni* en laboratorio (36,88-39,04 °C; Stelatelli et al. 2013, capítulo IV de esta tesis), lo que llevaría a pensar que los factores térmicos podrían explicar, al menos en parte, su preferencia por los arbustos sobre los demás tipos de microhábitats. La evitación de los sitios expuestos al sol directo por parte de *L. wiegmanni* no sólo podría deberse a que las temperaturas ambientales excedieron a su rango de temperatura

preferida, sino que también tendieron a exceder el límite máximo de tolerancia térmica registrado para estas especies ( $C_{tmax} > 43\text{ °C}$ ; Cruz et al. 2005). Según Labra et al. (2008) este sobrecalentamiento dificulta lograr un buen ajuste físico-químico de algunas reacciones celulares incidiendo negativamente en el rendimiento de algunas funciones sensibles a la temperatura como la locomoción, la percepción sensorial, la asimilación y el crecimiento (Angilletta 2009). A pesar de que las temperaturas ambientales debajo de las hierbas de tallos erectos ( $43,50-43,75\text{°C}$ ) son muy cercanas límite máximo de tolerancia de *L. wiegmannii*, esta lagartija prefirió usar estos sitios posiblemente debido a otros factores como el riesgo de depredación, la disponibilidad de alimento y/o la competencia. Las temperaturas ambientales en suelos expuestos a la radiación solar directa y debajo de las hierbas de tallos erectos también excedieron el rango de temperatura preferida por *L. multimaculatus* ( $34,05-37,13\text{°C}$ ; Stelatelli et al. 2013), y el uso de esto podría explicarse por su particular comportamiento termorregulador, similar al de las lagartijas arenícolas *Liolaemus lutzae* y *L. occipitalis* quienes usan microhabitats como los de *L. multimaculatus* en médanos costeros del sur de Brasil, y que son especies que pasan gran parte de su período de actividad semienterradas bajo la arena, lo que les permite mantener temperaturas corporales relativamente más bajas que la de la arena superficial expuesta directamente a la radiación solar (Rocha 1995, Verrastro y Bujes 1998).

Otro factor que también podría explicar por qué *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus* evitaron los sitios bajo acacias sería el riesgo de depredación, quizás a modo de eludir indirectamente los ataques de aves depredadoras. Si bien este estudio no provee evidencia directa de que en los sitios con acacias haya una mayor abundancia de aves depredadoras, investigaciones previas de Faggi et al. (2010) realizadas en la Barrera Medanosa Oriental bonaerense demostraron que la forestación de las dunas genera empobrecimiento y homogenización de la diversidad de los ensambles de aves en favor de las especies oportunistas y

de hábitos urbanos. La presencia de estos árboles facilita nuevos sitios de perchado, e incluso de cría, para aves como *Guira guira* (Cuculidae), *Milvago chimango* (Falconidae) y *Polyborus plancus* (Falconidae), especies reconocidas por ser depredadoras de pequeños reptiles (Canevari et al. 1991, Rocha y Vrcibradic 1998, Biondi et al. 2005, Vargas et al. 2007, Soave et al. 2008). Por lo que podría estar sucediendo algo similar a lo que Hawlena y Bouskila (2006) describen en sitios áridos de Israel donde tampoco crecen árboles naturalmente y que al ser forestados con especies exóticas se favoreció la actividad de aves depredadoras aumentando la presión de depredación sobre las poblaciones de lagartijas nativas. Si bien los resultados de los experimentos no mostraron preferencia o evitación de *L. wiegmanni* por ningún tipo de hojarasca en particular, cabe destacar que muchos individuos se refugiaron repetidas veces bajo ambos tipos de hojarasca y esto posiblemente se debió a que no se les ofreció ningún otro tipo de refugio. En cambio, *L. multimaculatus* prefirió en primer lugar la hojarasca nativa y secundariamente la arena desnuda evitando la hojarasca de acacia. Cuando la hojarasca se acumula tapando completamente el sustrato arenoso, como ocurre bajo los árboles de *A. longifolia*, podría disminuir la capacidad de escape al reducir su velocidad y/o maniobrabilidad durante la huida. Como ya ha sido demostrado para algunas especies que evitan usar los microhábitats estructurales en donde sus capacidades de escape se ven disminuidas (Pough 1970, Irschick y Losos 1999). No obstante, para confirmar o rechazar esta hipótesis, sería necesario realizar experimentos de laboratorio comparando el desempeño locomotor de ambas especies de lagartijas en diferentes sustratos.

La combinación de las altas temperaturas y el incremento del riesgo de depredación explicarían por qué *L. wiegmanni* evita los espacios abiertos y suelos con arena desnuda, en donde no sólo aumenta el riesgo de sobrecalentamiento sino también su detectabilidad por parte de los depredadores. ya que el patrón de coloración dorsal de *L. wiegmanni* la camuflaría con las luces y sombras proyectadas a través de las ramas de arbustos y sub-arbustos (Block et al. 2012).

El particular comportamiento de inmersión en arena de *L. multimaculatus* junto con su característica coloración dorsal que simula la textura y el color de la arena (Etheridge 2000) no solo le permitiría evitar el sobrecalentamiento sino que también le facilitaría pasar inadvertida y así eludir fácilmente los ataques de los depredadores en los espacios abiertos con suelos con arena desnuda. En síntesis, el mediano canopeo y la escasa cobertura de hojarasca presentes en microhábitats de arbustos y de hierbas de tallos erectos, serían recursos ambientales propicios para el desempeño fisiológico y conductual de *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus*. Contrariamente, los microhábitats modificados por *Acacia longifolia* con temperaturas bajas y exceso de hojarasca tendrían condiciones desventajosas para la termorregulación y quizás también para pasar evitar a sus depredadores.

# CAPÍTULO III

## COMPORTAMIENTO ANTIDEPREDATORIO



## INTRODUCCIÓN

El tipo de estrategia defensiva adoptada por las presas es una respuesta adaptativa frente al grado de riesgo de depredación, esto a su vez influye sobre la selección de hábitat (Melville y Swain 2003, Schulte II et al. 2004). Debido a que la estrategia defensiva es modelada en función del grado de especialización que poseen para explotar un ambiente determinado, los organismos utilizan aquellos hábitats en donde tienen mejores chances de escapar de los depredadores (Melville y Swain 2003). En general, las presas pueden utilizar diferentes estrategias defensivas para evitar a sus depredadores, y las mismas consisten en utilizar refugios o desplazarse espacial o temporalmente respecto de donde se encuentran los depredadores (Brodie et al. 1991).

Las lagartijas utilizan diversas estrategias defensivas, entre las que se encuentran la cripsis combinada con un comportamiento de inmovilidad, el despliegue de posturas agresivas, vocalizaciones, autotomía caudal y fuga (Pianka y Vitt 2003). La fuga consiste en el desempeño de altas velocidades de carrera desde el punto en donde se siente la amenaza hasta alcanzar un sitio seguro y es una de las estrategias defensivas más frecuentemente utilizadas por diversos géneros de lagartijas, entre ellos *Platysaurus* (Whiting et al. 2003), *Holbrookia* (Cooper 2003), *Carlia* (Goodman 2007), *Sceloporus* (Cooper y Wilson 2007), *Iberolacerta* (Martín et al. 2009), *Podarcis* (Cooper et al. 2009), *Anolis* (Cooper 2010, Reisch 2011) y *Liolaemus* (Pietrek et al. 2009, Kacoliris y Williams 2012). Los modelos teóricos clásicos de comportamiento de fuga predicen que las presas ajustan su respuesta de escape de modo tal que la distancia a la que comienzan a huir (distancia de aproximación) es el punto en donde los costos de permanecer en un sitio exceden a los de huir del mismo (Ydenberg y Dill 1986). A su vez, como el riesgo de ser capturadas es mayor para aquellas presas que están más alejadas del refugio, la distancia de aproximación debería incrementarse proporcionalmente a medida que aumenta la distancia al refugio (Dill y Houtman 1989, Dill et al. 1990, Bonenfant y Kramer 1996). Otros parámetros que

también se relacionan directamente con la distancia de aproximación, son la distancia total recorrida durante la fuga hasta la entrada al refugio (Cooper 2009a,b), el grado de vigilancia o de alerta (Delibes y Blázquez 1998, Diego-Rasilla 2003) y la probabilidad de ser detectada (Lima y Dill 1990).

Las estrategias defensivas adoptadas por muchas lagartijas, incluyendo varias especies del género *Liolaemus*, están íntimamente relacionadas con la estructura del hábitat que ocupan (Martín y López 1995, Schulte II et al. 2004, Block et al. 2012) y con la presión de depredación a la cual están sometidas (Diego-Rasilla 2003, Kacoliris y Williams 2012). En hábitats con alta presión de depredación, muchas lagartijas modifican o reajustan su estrategia de fuga, ya que ante determinadas señales de peligro responden huyendo antes (Cooper et al. 2009), a mayores velocidades, recorriendo distancias más largas y/o permaneciendo refugiadas durante más tiempo respecto de los sitios en donde el riesgo de depredación es menor (Amo et al. 2006). Por el contrario, en aquellos hábitats donde el riesgo de depredación es bajo, las lagartijas disminuyen su respuesta defensiva ante los estímulos visuales (Blázquez et al. 1997, Diego-Rasilla 2003, Berger et al. 2007) y químicos generados por los depredadores (Van Damme y Castilla 1996). Por otra parte, las alteraciones estructurales en la fisonomía de los hábitats inducidos por las actividades humanas alteran la dinámica de las interacciones entre las lagartijas y sus depredadores (Anderson y Burgin 2008). Por ejemplo, el incremento de la complejidad estructural generado por la introducción de árboles donde estos no crecen naturalmente, favorece la actividad de aves depredadoras de lagartijas que los usan como perchas o sitios de nidificación (Hawlena et al. 2010). Al mismo tiempo, la disminución de la cobertura vegetal nativa aumenta el grado de exposición de las lagartijas haciéndolas más vulnerables a los depredadores (Amo et al. 2006, 2007, Pietrek et al. 2009).

La forestación de diferentes zonas de las barreras medanosas costeras bonaerenses con especies del género *Acacia* no solo ha alterado la estructura fisonómica de los hábitats, sino que también ha generado un empobrecimiento y homogenización de la diversidad de aves, favoreciendo a las especies de hábitos más oportunistas (Faggi et al. 2010). Por otra parte, la presencia de estos árboles facilita nuevos sitios de perchado, e incluso de cría, de distintas aves como *Guira guira* (Cuculidae), *Milvago chimango* (Falconidae) y *Polyborus plancus* (Falconidae), especies reconocidas por ser depredadoras de pequeños reptiles (Canevari et al. 1991, Rocha y Vrcibradic 1998, Biondi et al. 2005, Vargas et al. 2007, Soave et al. 2008). El objetivo de este capítulo es conocer el comportamiento antidepredatorio de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* en pastizales costeros bonaerenses modificados por la introducción de árboles de *A. longifolia* y compararlos con el que exhiben en pastizales naturales. Para ello se plantearon a las siguientes preguntas: a) ¿Varía la disponibilidad de los diferentes tipos de microhábitats entre hábitats modificados por la presencia de acacias y naturales originales? b) ¿Qué tipos de microhábitats utilizan como perchas y refugios estas lagartijas en los hábitats modificados y en los naturales? c) ¿Varían la distancia de aproximación y la distancias al refugio que exhiben las lagartijas entre hábitats modificados y naturales? d) ¿Varían la distancia de aproximación y la distancia al refugio en función del tipo de microhábitat donde se encuentran perchadas?

### **Hipótesis y predicciones de trabajo**

(H1) El denso canopeo de *A. longifolia* brinda protección a las lagartijas influyendo sobre la selección de la acacia como refugio

(P1) Entonces, en los ambientes modificados los árboles de acacia son frecuentemente utilizados por *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* para refugiarse frente a la amenaza de un depredador potencial

(H3) En los ambientes modificados por las acacias las lagartijas se muestran más cautelosas frente a la presencia de un depredador potencial que en los hábitats naturales

(P3) Entonces, la distancia de aproximación de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* es mayor en los hábitats modificados (con mayor riesgo de depredación) que en los naturales

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos fueron realizados desde enero hasta abril del año 2011 entre las 09.00 y las 18.00 hs en tres sitios, de aproximadamente 300 ha. cada uno, de localidades con pastizal modificado por *A. longifolia*: Mar Azul (37°20'45,8''S; 057°03'17,9''S), Mar de Las Pampas (37°18'13,4''S; 57° 01'29,4''W) y Monte Carlo (37° 01'47,3''S; 56° 49'23,6''W) y en tres sitios, también de 300 ha cada uno, de localidades con pastizal natural: Reserva Natural Faro Querandí (37°23' 51,95''S; 57°04'24,04''W), Pinar del Sol (36°55'55,7''S; 56°45'04,3''W) y Punta Médanos (36°53'30,9''S; 56° 41'20,1''W). Se realizaron caminatas lineales al azar evitando pasar dos veces por el mismo sitio, y cada vez que se avistó una lagartija se procedió a caminar directamente hacia ella (aproximadamente a 40 m/min) simulando el ataque de un depredador siguiendo la metodología de Martín y López (1999a). Para evitar confundir la percepción de las lagartijas, la misma persona realizó todas las aproximaciones en un modo similar y vistiendo ropa semejante durante todo el muestreo (Burger y Gochfeld 1993). Cada vez que un individuo adulto fue detectado se identificó la especie de lagartija y se registró: (1) el tipo de microhábitat utilizado como percha, es decir, el sitio donde se encontraba antes de comenzar a huir, (2) el tipo de microhábitat utilizado como refugio, es decir, el sitio en donde se resguardó, (3) la distancia de aproximación, o sea el la distancia mínima entre el observador (“depredador”), antes de comenzar a huir y (3) la distancia al refugio, el trayecto total recorrido durante la fuga, en un movimiento continuo desde la posición inicial hasta el refugio (Bulova 1994, Cooper 1997).

En cada sitio de muestreo, los microhábitats fueron categorizados teniendo en cuenta el tipo de sustrato (arena desnuda o arena con hojarasca), y el tipo fisonómico de la planta dominante presente en el sitio de avistamiento (árbol, arbusto, sub-arbusto o hierba). Las plantas fueron identificadas a nivel de especie y clasificadas según su tipo fisonómico siguiendo a Cabrera y Zardini (1978). Además, los distintos tipos de microhábitats fueron agrupados de acuerdo al grado relativo de detectabilidad que posee una lagartija al momento de ser observada (Martín y López 2000). De este modo, y en base a las variables estructurales estimadas para cada tipo de microhábitat que se detallan en la tabla 1 del capítulo II, se establecieron dos categorías principales de microhábitats: (a) abiertos: aquellos sitios donde las lagartijas eran potencialmente más visibles para los depredadores, con arena desnuda o hierbas de tallos erectos (*Panicum racemosum* y *Androtrichium trigynum*, cuyas hojas son delgadas y dispersas (Stellatelli et al., 2013b) y (b) parches cerrados; parches con canopeo relativamente denso de árboles (*A. longifolia*), arbustos (*Discaria americana*, *Tessaria absinthioides* y *Baccharis notoserpylla*), sub-arbustos (*Senecio crassiflorus* y *Achirochlyne satureoides*) o matas (*Cortaderia selloana*, Stellatelli et al. 2013b) donde los depredadores no pueden divisarlas o acceder fácilmente. La disponibilidad de los distintos tipos de microhábitats se estimó visualmente midiendo el porcentaje relativo de cobertura de cada uno en el área de estudio, mediante el uso de cuadrículas de 1 m<sup>2</sup> para caracterizar al estrato herbáceo y de 25 m<sup>2</sup> para caracterizar al arbustivo y al arbóreo (ver Capítulo II). El punto inicial fue establecido al azar, luego las cuadrículas fueron lanzadas a intervalos de 100 m dentro de cada ambiente y el número de réplicas fue 100 de cada tipo calculado a partir de curvas de acumulación de especies siguiendo a Gysel y Lyon (1987) y Bullock (1996).

Previamente a la aplicación de pruebas estadísticas, se probó la normalidad y la homocedasticidad mediante los tests de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilks, respectivamente

y se realizaron transformaciones utilizando logaritmo base 10 para intentar cumplir con ambos supuestos (Zar 1984). Mediante la Prueba t de Student ( $\alpha = 0,05$ ) se compararon entre hábitats modificados y naturales las frecuencias de disponibilidad de los diferentes microhábitats. Las frecuencias de disponibilidad y de uso de los distintos microhábitats fueron analizadas mediante Chi-cuadrado poniendo a prueba la hipótesis general de que son utilizados por cada especie de lagartija en la misma frecuencia en la que se encuentran disponibles. Se compararon: (a) los microhábitats utilizados como percha por cada especie de lagartija en función de su disponibilidad en el ambiente y (b) los microhábitats utilizados como refugio por cada especie de lagartija en función de su disponibilidad en el ambiente. En los casos en que la Prueba de Chi-Cuadrado mostró diferencias significativas, con el fin de averiguar individualmente aquellas categorías que contribuyeron a la diferencia observada, se construyeron intervalos de Confianza de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ) a partir de las proporciones de uso observadas de cada tipo de microhábitat (Neu et al. 1974, Byers et al. 1984). De esta manera, cuando la proporción esperada de utilización (disponible) cayó fuera del intervalo se concluyó que el uso esperado y el observado de los distintos tipos de microhábitats (percha o refugio) difirieron significativamente. A partir de esta condición, la interpretación biológica tuvo en cuenta la ubicación de las respectivas frecuencias esperadas en relación a los intervalos. De esta forma, si la frecuencia de uso esperada cayó dentro del intervalo se interpretó un uso no significativo del microhábitat, es decir, de acuerdo a su disponibilidad. Si la frecuencia de uso esperada (disponible) estuvo fuera del intervalo se interpretó como selección de hábitat, (a la izquierda del intervalo interpretada como preferencia y a la derecha como rechazo (Neu et al. 1974, Byers et al. 1984). Por otro lado, se utilizó ANOVA de dos vías y la prueba de Tukey a post hoc ( $\alpha = 0,05$ ) para comparar la distancia de aproximación y la distancia al refugio de cada especie de lagartija entre ambos tipos de hábitats (modificado o natural) y de microhábitat (abierto o cerrado). Finalmente, se usó el

Análisis de Correlación de Pearson ( $\alpha = 0,05$ ) para indagar posibles asociaciones entre la distancia de aproximación y la distancia al refugio (Zar 1984).

## RESULTADOS

En los hábitats modificados por la introducción y proliferación de *A. longifolia* se hallaron coberturas relativas significativamente menores de especies vegetales nativas de arbustos, sub-arbustos, hierbas en mata y de hierbas de tallo erecto, y un menor porcentaje de suelo con arena desnuda que en los hábitats naturales (Tabla 1). A su vez, en los hábitats modificados el porcentaje relativo de suelo cubierto con hojarasca fue significativamente mayor que en los naturales (Tabla 1).

| Microhábitat         | Modificados   | Naturales      | t        | gl    | P        |
|----------------------|---------------|----------------|----------|-------|----------|
| <i>A. longifolia</i> | 0,210 ± 0,008 | 0,000 ± 0,000  | ----     | ----- | -----    |
| Arbustos             | 0,114 ± 0,022 | 0,268 ± 0,0004 | - 69,944 | 198   | < 0,001* |
| Sub-arbustos         | 0,024 ± 0,010 | 0,076 ± 0,008  | - 36,656 | 198   | < 0,001* |
| Hierbas en mata      | 0,040 ± 0,010 | 0,063 ± 0,003  | - 21,862 | 198   | < 0,001* |
| Hierbas tallo erecto | 0,080 ± 0,008 | 0,116 ± 0,001  | - 46,397 | 198   | < 0,001* |
| Hojarasca            | 0,179 ± 0,014 | 0,075 ± 0,021  | 40,209   | 198   | < 0,001* |
| Arena desnuda        | 0,352 ± 0,031 | 0,396 ± 0,034  | -10,828  | 198   | < 0,001* |

**Tabla 1.** Frecuencias de disponibilidad promedio,  $\pm$  desvíos estándar, de los distintos microhábitats en hábitats modificados por *Acacia longifolia* y en hábitats naturales sin acacias (n = 100). Los valores representan las medias. Referencias: t = estadístico de Student ( $\alpha = 0,05$ ), P = valor de probabilidad, gl = grados de libertad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas.

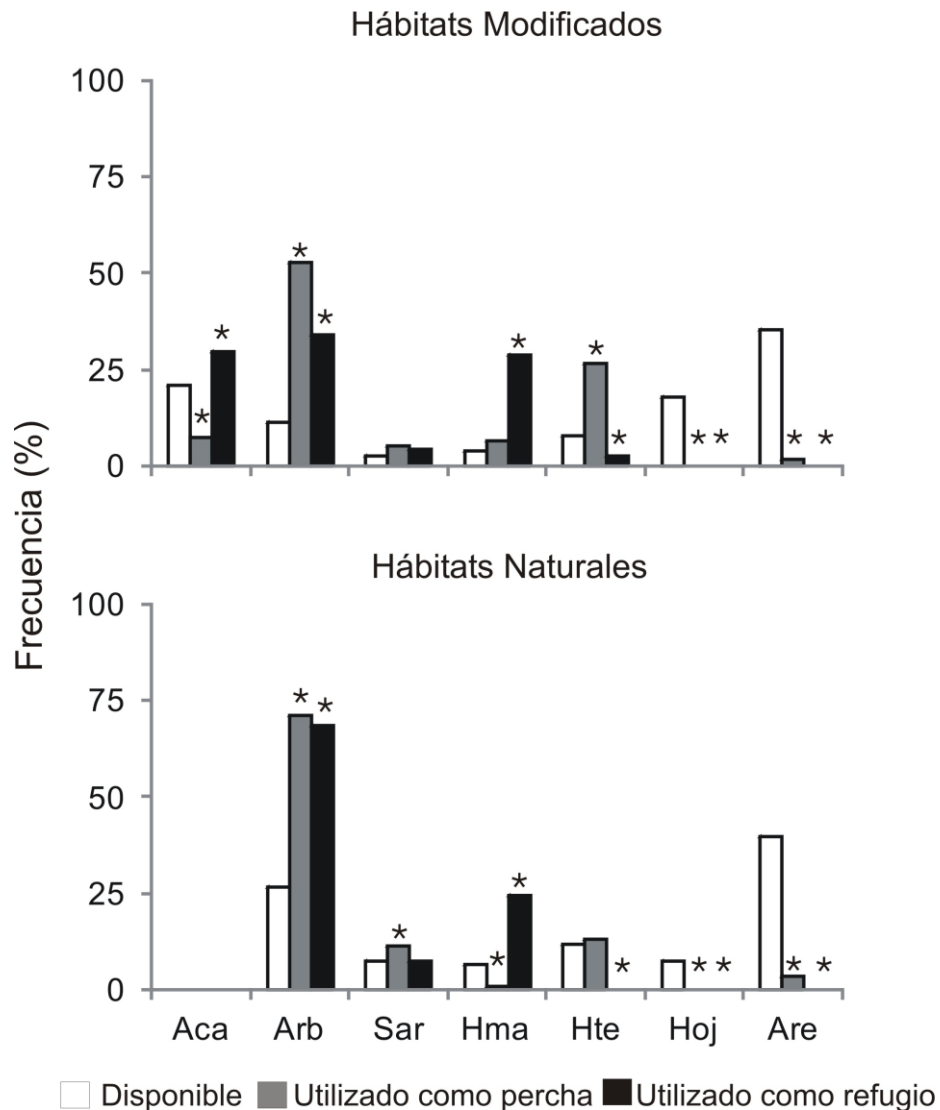
En los hábitats modificados se registraron 227 individuos de *L. wiegmanni* y 103 de *L. multimaculatus*; mientras que en los naturales se detectaron 408 individuos de *L. wiegmanni* y 105 de *L. multimaculatus* (Tabla 2). Para ambas especies de lagartijas en los dos tipos de hábitats, las pruebas de Chi-cuadrado de la tabla de contingencia, correspondiente a los siete microhábitats, mostraron diferencias significativas entre la frecuencia de uso de los distintos microhábitats como percha o como sitios de refugio en relación a su disponibilidad (Tabla 2).

| Hábitat                  | Percha vs disponibilidad |    |          | Refugio vs disponibilidad |    |          | n   |
|--------------------------|--------------------------|----|----------|---------------------------|----|----------|-----|
|                          | $\chi^2$                 | gl | P        | $\chi^2$                  | gl | P        |     |
| <b>MODIFICADOS</b>       |                          |    |          |                           |    |          |     |
| <i>L. wiegmanni</i>      | 256,515                  | 6  | < 0,001* | 262,67                    | 6  | < 0,001* | 227 |
| <i>L. multimaculatus</i> | 410,798                  | 6  | < 0,001* | 74,906                    | 6  | < 0,001* | 103 |
| <b>NATURALES</b>         |                          |    |          |                           |    |          |     |
| <i>L. wiegmanni</i>      | 120,558                  | 5  | < 0,001* | 168,565                   | 5  | < 0,001* | 408 |
| <i>L. multimaculatus</i> | 171,142                  | 5  | < 0,001* | 605,098                   | 5  | < 0,001* | 105 |

**Tabla 2.** Resultados de las Pruebas de Chi-cuadrado ( $\alpha = 0,05$ ) para el uso de los diferentes microhábitats (seis en los ambientes modificados y cinco en los naturales) por *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus multimaculatus* en cada sitio de estudio. Percha = microhábitat utilizado inicialmente antes de comenzar a huir, refugio = microhábitat utilizado para resguardo luego de la huida,  $\chi^2$  = estadístico de Chi-cuadrado, gl = grados de libertad, P = valor de probabilidad, n = número de observaciones. (\*) Diferencias estadísticamente significativas.

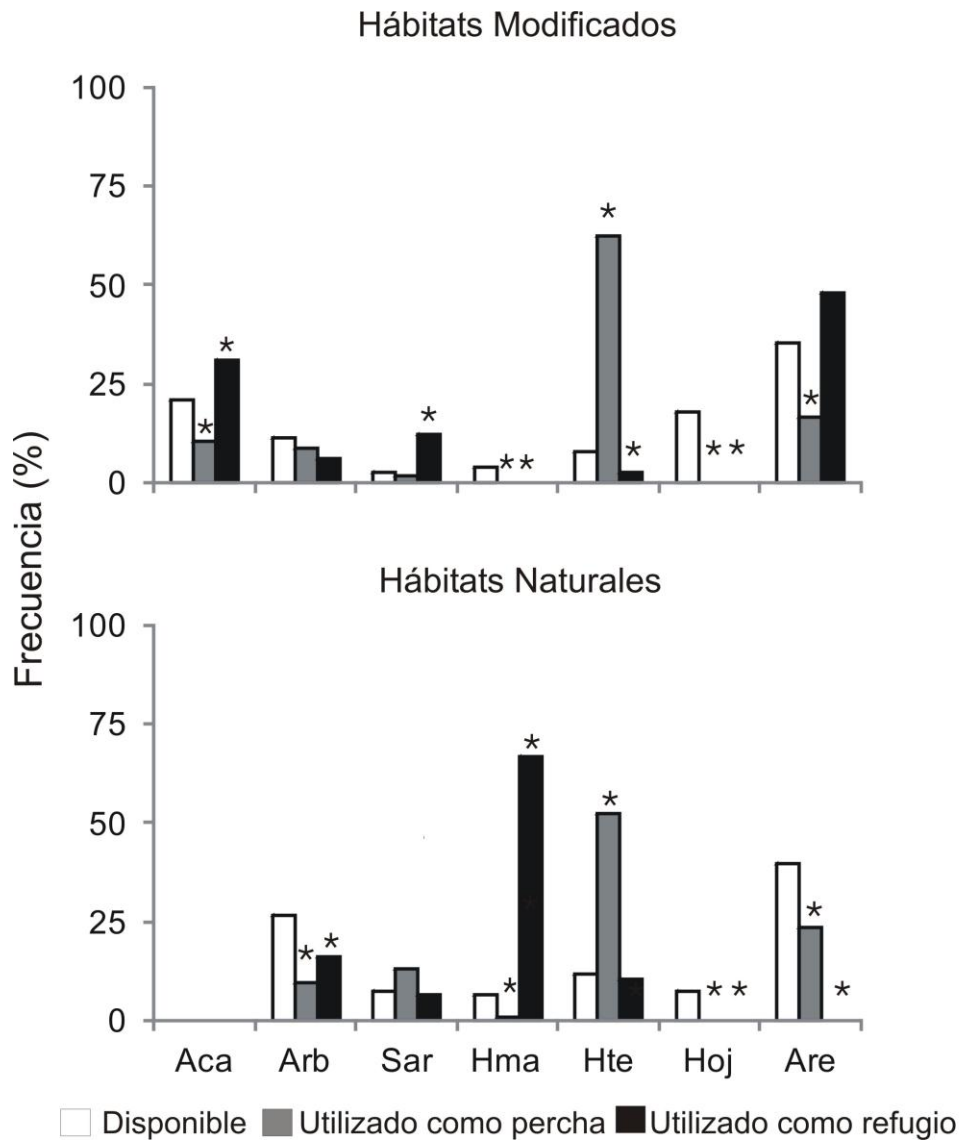
Los intervalos de confianza de Bonferroni con un nivel de significación del 0,05 % mostraron que en hábitats modificados, *L. wiegmanni* utilizó como percha arbustos y hierbas de

tallos erectos; ya que la frecuencia de uso esperada fue menor al límite inferior del intervalo estimado (Apéndice 1.1, Fig. 1). Además evitó percharse bajo *A. longifolia*, en sustratos con arena desnuda y en suelos cubiertos por hojarasca; ya que la frecuencia de uso esperada fue significativamente mayor al límite superior del intervalo estimado (Apéndice 1.1, Fig.1). En hábitats naturales *L. wiegmanni* prefirió percharse en arbustos, evitando las hierbas en mata, los sustratos con arena desnuda y los suelos cubiertos por hojarasca (Apéndice 1.1, Fig.1). Por otro lado, tanto en los hábitats modificados como en los naturales prefirió refugiarse bajo los arbustos y las hierbas en mata, evitando refugiarse en microhábitats con hierbas de tallos erectos y en los sustratos con arena totalmente desnuda o cubiertos por hojarasca. Además en los hábitats modificados también prefirió refugiarse bajos acacias (Apéndice 1.1, Fig.1).



**Figura 1.** Frecuencia de disponibilidad (barra blanca, n = 100) y uso de microhábitats como sitio de perchado (barra gris) y de refugio (barra negra) de por parte de *Liolaemus wiegmanni* en hábitats modificados (n = 245) y naturales (n = 408). Referencias: Aca = *Acacia longifolia*, Arb = arbustos, Sar = sub-arbustos, Hma = hierbas en mata, Hte = hierbas de tallos erectos, Hoj = hojarasca, Are = arena desnuda. (\*) Diferencias estadísticamente significativas entre lo disponible (esperado) y lo utilizado (observado) halladas para cada tipo de microhábitat mediante los intervalos de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ).

En hábitats modificados *L. multimaculatus* usó como percha las hierbas de tallos erectos (*Panicum racemosum*) y evitó percharse bajo *A. longifolia*, hierbas en mata, en suelos con arena totalmente desnuda o con exceso de hojarasca (Apéndice 1.2, Fig. 2). En hábitats naturales también prefirió percharse en hierbas de tallos erectos y evitó percharse bajo arbustos, hierbas en mata, en suelos con arena totalmente desnuda o con exceso de hojarasca (Apéndice 1.2, Fig. 2). En cuanto al uso de refugios, *L. multimaculatus* mostró un cambio marcado en sus hábitos según el tipo de hábitat. En los modificados prefirió refugiarse bajo *A. longifolia* y sub-arbustos, aunque también se enterró en suelos con arena desnuda evitando resguardarse bajo hierbas de tallos erectos y en suelos con hojarasca (Apéndice 1.2, Fig. 2). En cambio, en hábitats naturales prefirió refugiarse debajo de hierbas en mata, y evitó los arbustos, suelos con hojarasca o con arena desnuda y (Apéndice 1.2, Fig. 2).

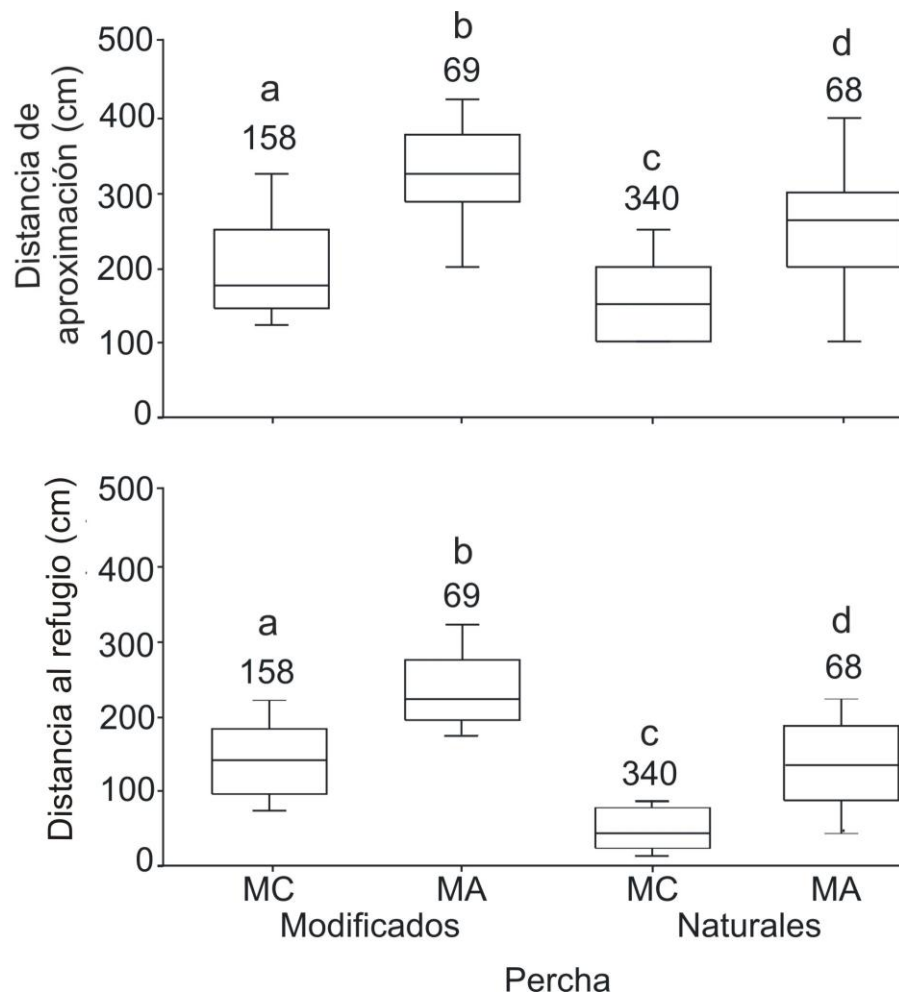


**Figura 2.** Frecuencia de disponibilidad (barra blanca; n = 100) y uso de microhábitats como sitio de perchado (barra gris) y de refugio (barra negra) por parte de *Liolaemus multimaculatus* en hábitats modificados (n = 115) y naturales (n = 105). Referencias: Aca = *Acacia longifolia*, Arb = arbustos, Sar = sub-arbustos, Hma = hierbas en mata, Hte = hierbas de tallos erectos, Hoj = hojarasca, Are = arena desnuda. (\*) diferencias estadísticamente significativas entre lo disponible (esperado) y lo utilizado (observado) halladas para cada tipo de microhábitat mediante los intervalos de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ).

En el comportamiento de fuga de *L. wiegmanni*, la distancia de aproximación varió significativamente según el tipo de hábitat y de microhábitat utilizado como percha, y no se encontraron interacciones significativas entre los tipos de hábitats y de percha que contribuyeran a explicar las variaciones observadas (Tabla 3). La distancia de aproximación fue significativamente mayor en los hábitats modificados que en los naturales. A su vez, las lagartijas que se encontraban inicialmente perchadas en parches con una cobertura vegetal escasa, considerados microhábitats abiertos (por ejemplo los sitios de suelos con arena desnuda o con hierbas de tallos erectos), escaparon a mayores distancias de aproximación que las que estaban en parches con una cobertura vegetal relativamente densa, considerados microhábitats cerrados (por ejemplo sitios con arbustos, sub-arbustos y hierbas en mata, Apéndice 1.3, Fig. 3). La distancia al refugio también varió significativamente según el tipo de hábitat y de microhábitat utilizado como percha por *L. wiegmanni*, además, se encontraron interacciones estadísticamente significativas entre los tipos de hábitats y de percha que contribuyeron a dichas variaciones (Tabla 3). La distancia al refugio de los individuos presentes en hábitats modificados fue significativamente mayor que la de los individuos en hábitats naturales, a su vez, aquellos que estaban perchados en microhábitats abiertos recorrieron distancias significativamente mayores hasta el refugio que los que estuvieron perchados en microhábitats cerrados (Apéndice 1.3, Fig. 3).

|                                  | SC     | F       | gl | P        |
|----------------------------------|--------|---------|----|----------|
| <b>DISTANCIA DE APROXIMACIÓN</b> |        |         |    |          |
| Hábitat                          | 1,313  | 33,996  | 1  | < 0,001* |
| Microhábitat                     | 5,045  | 130,585 | 1  | < 0,001* |
| Hábitat x microhábitat           | 0,000  | 0,012   | 1  | 0,912    |
| <b>DISTANCIA AL REFUGIO</b>      |        |         |    |          |
| Hábitat                          | 12,935 | 319,772 | 1  | < 0,001* |
| Microhábitat                     | 10,495 | 259,452 | 1  | < 0,001* |
| Hábitat x microhábitat           | 0,334  | 8,257   | 1  | 0,004*   |

**Tabla 3.** Resultado del ANOVA de dos vías evaluando el efecto del tipo de hábitat (modificado o natural) y de microhábitat utilizado como percha (abierto o cerrado) sobre la distancia de aproximación y la distancia al refugio de *Liolaemus wiegmanni* (n = 653). Referencias: SC = suma de cuadrados, F = estadístico de Fischer, gl = grados de libertad, P = valor de probabilidad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas,  $\alpha = 0,05$ .

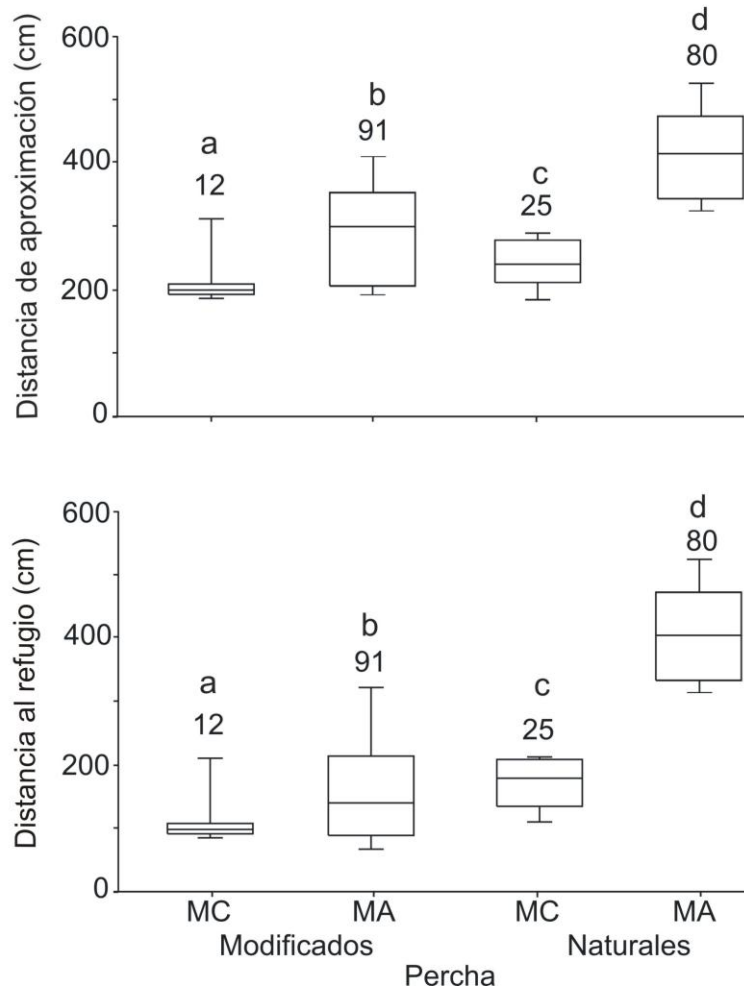


**Figura 3.** Distancias de aproximación (cm) y al refugio (cm) de *Liolaemus wiegmannii* en hábitats modificados (n = 245) y naturales (n = 408) en función de los distintos microhábitats utilizados como percha. Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango y los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3. Referencias: MC = microhábitats cerrados, MA = microhábitats abiertos. Las letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas halladas con la prueba de Tukey a post hoc ( $\alpha = 0,05$ ). Los números sobre las barras indican el número de muestras.

La distancia de aproximación de *L. multimaculatus* varió significativamente según el tipo de hábitat y de microhábitat utilizado como percha, y a su vez, se encontraron interacciones estadísticamente significativas entre los tipos de hábitats y de percha que contribuyeron a explicar las variaciones observadas (Tabla 4). En los hábitats modificados *L. multimaculatus* permitió distancias de aproximación menores que en los naturales, a su vez, aquellos individuos que inicialmente estaban perchados en microhábitats abiertos permitieron mayores distancias de aproximación que los que se percharon en microhábitats cerrados (Apéndice 1.4, Fig. 4). La distancia al refugio de *L. multimaculatus* también difirió significativamente entre los hábitats modificados y microhábitats utilizados como percha, y además se hallaron interacciones estadísticamente significativas entre los distintos tipos de hábitats y de microhábitats utilizados como perchas que explicaron dichas diferencias (Tabla 4). En los hábitats modificados las lagartijas huyeron recorriendo distancias más cortas hasta el refugio que en los hábitats naturales, y además, cuando inicialmente se encontraban perchadas en microhábitats abiertos recorrieron para refugiarse mayores distancias que cuando estaban perchadas en microhábitats cerrados (Apéndice 1.4, Fig. 4). Para *L. wiegmannii* se halló una correlación positiva entre la distancia de aproximación y la distancia al refugio tanto en hábitats modificados ( $r = 0,695$ ;  $n = 245$ ;  $P < 0,001$ ) como en naturales ( $r = 0,864$ ;  $n = 408$ ;  $P < 0,001$ ). En el caso de *L. multimaculatus* también se halló una correlación positiva entre la distancias de aproximación y la distancia al refugio tanto en hábitats modificados ( $r = 0,895$ ;  $n = 115$ ;  $P < 0,001$ ) como en naturales ( $r = 0,973$ ;  $n = 105$ ;  $P < 0,001$ ).

|                                  | SC     | F      | gl | P        |
|----------------------------------|--------|--------|----|----------|
| <b>DISTANCIA DE APROXIMACIÓN</b> |        |        |    |          |
| Hábitat                          | 0,671  | 38,798 | 1  | < 0,001* |
| Microhábitat                     | 0,918  | 53,111 | 1  | < 0,001* |
| Hábitat x microhábitat           | 0,0687 | 3,973  | 1  | 0,048*   |
| <b>DISTANCIA AL REFUGIO</b>      |        |        |    |          |
| Hábitat                          | 2,448  | 72,515 | 1  | < 0,001* |
| Microhábitat                     | 1,919  | 56,849 | 1  | < 0,001* |
| Hábitat x microhábitat           | 0,565  | 16,741 | 1  | < 0,001* |

**Tabla 4.** Resultado del ANOVA de dos vías evaluando el efecto del tipo de hábitat (modificado o natural) y de microhábitat utilizado como percha (abierto o cerrado) sobre la distancia de aproximación y la distancia al refugio de *Liolaemus multimaculatus* (n = 220). Referencias: SC = suma de cuadrados, F = estadístico de Fischer, gl = grados de libertad, P = valor de probabilidad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas,  $\alpha = 0,05$ .



**Figura 4.** Distancias de aproximación (cm) y distancia al refugio (cm) de *Liolaemus multimaculatus* en hábitats modificados (n = 115) y naturales (n = 105) en función de los distintos microhábitats utilizados como percha. Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango y los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3. Referencias: MC = microhábitats cerrados, MA = microhábitats abiertos. Las letras distintas sobre las barras indican diferencias significativas halladas con la Prueba de Tukey a post hoc ( $\alpha = 0,05$ ). Los números sobre las barras indican el número de muestras.

## DISCUSIÓN

Los resultados muestran que la presencia de *A. longifolia* en la Barrera Medanososa Oriental bonaerense reduce la disponibilidad de microhábitats de vegetación nativa (arbustos, sub-arbustos, hierbas en mata y hierbas de tallos erectos) y de suelos con arena desnuda que *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus* usan para percharse y refugiarse. Dado que las lagartijas evalúan su susceptibilidad a los depredadores de acuerdo a la disponibilidad de refugios naturales, las zonas degradadas implican un mayor grado de percepción de riesgo de depredación (Martin y López 2000; Amo et al. 2007). Según Faggi et al. (2010) la presencia de acacias en los médanos bonaerenses no solo desplaza a las plantas psamófilas nativas que son intolerantes a la sombra, como *Tessaria*, *Senecio* y *Panicum*, sino que también favorece el establecimiento de especies de aves como *Milvago chimango* y *Pitangus sulphuratus* que son depredadoras de pequeños reptiles (Canevari et al. 1991, Biondi et al. 2005), y entonces, potencialmente de *Liolaemus* spp. Quizás en los hábitats modificados por las acacias ocurra una situación similar a la hallada por Hawlena et al. (2010) en sitios áridos de Israel. Allí no crecen árboles naturalmente y al forestar con especies exóticas se favoreció la actividad de aves depredadoras, que usan los árboles como perchas y consecuentemente aumentan la presión de depredación sobre las poblaciones de la lagartija *Acanthodactylus beershebensis*.

Se halló que tanto en hábitats modificados como en naturales *L. wiegmannii* seleccionó microhábitats cerrados, es decir debajo de vegetación nativa relativamente densa como arbustos, sub-arbustos y matas, para percharse y también para refugiarse. Esta lagartija evitó los microhábitats abiertos, correspondientes a parches con arena desnuda o con hierbas de tallos erectos que poseen hojas delgadas y dispersas (*Panicum racemosum* y *Androtrichium trigynum*). Llamativamente, si bien *L. wiegmannii* evitó percharse bajo las acacias las eligió como refugio.

Por su parte, *L. multimaculatus* en los dos tipos de hábitats prefirió percharse en microhábitats abiertos, particularmente hierbas de tallos erectos, y evitó los microhábitats cerrados. El refugio preferido por *L. multimaculatus* varió según el tipo de hábitat, en los modificados aproximadamente el 50 % de los individuos se enterró en suelos con arena desnuda (microhábitats abiertos) y el 50 % restante se ocultó debajo de sub-arbustos y de *A. longifolia* (microhábitats cerrados). En los hábitats naturales cerca del 90% se refugió en microhábitats cerrados, particularmente debajo de hierbas en mata. Ambas lagartijas evitaron percharse bajo *A. longifolia*.

Según Block et al. (2012) el mecanismo defensivo que utilizan *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* consiste en una secuencia temporal que en principio se basa en la cripsis y luego en huir hacia refugios entre la vegetación. *Liolaemus wiegmanni* prefiere percharse y refugiarse en microhábitats con vegetación más densa en donde su patrón de coloración (ver Fig. 4) hace que sea difícil de divisar con las luces y sombras proyectadas a través de las ramas de la vegetación (Block et al. 2012). En cambio, *L. multimaculatus* frecuenta los espacios abiertos en donde su patrón de coloración altamente críptico con la arena (ver Fig. 5) disminuye su detectabilidad y en caso de peligro se refugia enterrándose bajo la arena o entre las matas de vegetación (Halloy et al. 1998, Etheridge 2000, Block et al. 2012). Attum et al. (2007) mencionan que ante una señal de peligro las lagartijas recurren a utilizar el refugio que está inmediatamente más próximo a ellas, tal fue el caso de los individuos de *L. wiegmanni* que utilizaron parches con una cobertura vegetal relativamente densa, que fue la que a su vez les proveyó refugio. En el caso de *L. multimaculatus*, es posible que en los hábitats modificados las acacias reduzcan la disponibilidad de plantas con las características adecuadas para ser usadas como refugio y, entonces esta lagartija se refugia con más frecuencia bajo la arena desnuda. Estudios previos de Kacoliris et al. (2010) mostraron que *L. multimaculatus* evita refugiarse en plantas demasiado

grandes prefiriendo aquellas con un tamaño mediano (2-4 m<sup>3</sup>) y en el caso de que no estén disponibles recurre al enterramiento frente a una señal de peligro. En hábitats modificados, *L. multimaculatus* utilizó para refugiarse aquellos árboles relativamente pequeños respecto del tamaño promedio que presenta *A. longifolia* (Stellatelli obs pers).

A pesar que *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* evitaron percharse en acacias, dado que son sitios térmicamente deficientes en comparación con la vegetación nativa (Stellatelli et al. 2013b), no obstante al sentirse amenazadas recurrieron a refugiarse debajo de las acacias. A pesar de afectar negativamente su termorregulación, la densa cobertura de canopeo de *A. longifolia* (ver Tabla 1 del Capítulo II) dificultaría a las aves depredadoras acceder a las lagartijas que se resguardan bajo estos árboles. Estos *Liolaemus* quizás se comporten parecido a *Lacerta monticola* que ante una señal de peligro utiliza refugios térmicamente deficientes por breves periodos de tiempo a costa de salvar su vida (Martín y López 1999b). En lagartijas, el uso de microhábitats para desarrollar sus actividades vitales refleja los costos que se dan como resultado de la interacción de los factores físicos (como la temperatura ambiental- Martín-Vallejo et al., 1995), y biológicos (como el nivel de exposición a los depredadores - Amo et al. 2006, 2007, las oportunidades de alimentarse-Eifler et al. 2008), propios de cada ambiente.

Ambas especies de *Liolaemus* mostraron variaciones a nivel intra e interespecíficas en su comportamiento de fuga en función del tipo de hábitat y microhábitat que ocuparon. El alto grado de especialización de *L. multimaculatus* a los ambientes arenosos y la utilización de la zambullida como estrategia de fuga permiten a esta especie permanecer en los parches de arena desnuda más alejados de la vegetación respecto de los sitios frecuentados por la generalista *L. wiegmanni*. El comportamiento de fuga de *L. wiegmanni* coincidió con el modelo teórico de propuesto por Ydenberg y Dill (1986), ya que la distancia de aproximación aumentó en los sitios donde el

riesgo de depredación fue presumiblemente mayor, en este caso, en los hábitats modificados. En cambio, el comportamiento de fuga de *L. multimaculatus* fue opuesto a las predicciones de este modelo ya que permitió distancias de aproximación más cortas en los hábitats modificados que en los naturales, hallándose la misma tendencia que describen Kacoliris y Williams (2012) para esta especie en sitios con mayor estrés por depredación. Estos autores sugieren que *L. multimaculatus* suele permitir menores distancias de aproximación como consecuencia de la habituación de las lagartijas a la presencia humana, no obstante, en el presente estudio las observaciones se realizaron en sitios poco visitados por la gente, por lo cual se descarta el componente de la habituación a la presencia humana. Una explicación alternativa es que, según Attum et al. (2007), los modelos tradicionales teóricos que predicen el comportamiento de fuga no se aplican a las lagartijas arenícolas especialistas, debido a que la zambullirse en la arena les permite escapar inmediatamente dado que el refugio está literalmente bajo sus pies, como es el caso de *L. multimaculatus*. En contraste, las especies que no utilizan la zambullida como defensa huyen a la vegetación y por lo tanto ante un incremento en el nivel de depredación usualmente tienden a huir antes a modo de asegurarse llegar a salvo al refugio, cumpliendo entonces con los modelos teóricos predictivos, como fue lo observado para *L. wiegmanni* (Attum et al. 2007).

Cuando *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* se percharon en microhábitats abiertos (parches con arena desnuda o hierbas de tallos erectos), los individuos permitieron distancias de aproximación más largas que los que estaban perchados en microhábitats cerrados (arbustos, sub-arbustos o hierbas en mata). Según Carretero et al. (2006) las lagartijas presentan un comportamiento más cauteloso cuando se encuentran en espacios abiertos debido a que son susceptibles de ser capturados por los depredadores, y por lo tanto comienzan a huir antes que los individuos que se encuentran en sitios menos expuestos. En coincidencia con estos resultados, Martín y López (1995) y Cooper (2003) hallaron que las distancias de aproximación y las

distancias recorridas hasta el refugio se incrementan en las lagartijas que utilizan los microhábitats con escasa cobertura vegetal, estas variaciones son una respuesta al mayor grado de exposición que presentan en los sitios abiertos respecto de los parches más vegetados donde no son tan conspicuas para los depredadores dado que hay más refugios disponibles.

Las distancias de aproximación de *L. wiegmanni* y *L. multumaculatus* estuvieron positivamente correlacionadas con las distancias al refugio, ya que las lagartijas comenzaban a huir antes a medida que se incrementaba la distancia al refugio. Cuantitativamente, estos resultados concuerdan con lo hallado en estudios previos para *L. multumaculatus* por Kacoliris et al. (2009b, 2010), Kacoliris y Williams (2012) y para otras especies (Phrynosomatidae – *Callisaurus draconoides*, *C. texanus*, Bulova 1994; *Holbroockia propinqua*, Cooper 2000; Lacertidae – *Acanthodactylus erythrurus*, Martín y López 2003; *Psamodromus algirus*, Martín y López 1995, 1996; Scincidae – *P. laticeps*, Cooper 1997) que han demostrado que la distancia al refugio es un importante factor de riesgo que modela el comportamiento de fuga. Los resultados de este estudio confirman que dicho aspecto del comportamiento de fuga de *L. wiegmanni* y *L. multumaculatus* concuerda con otra predicción de los modelos teóricos que consiste en que la distancia al refugio es otro factor que determina cuándo huir (Ydenberg y Dill 1986; Cooper y Frederick 2007).

Las predicciones de los modelos teóricos del comportamiento de fuga sólo fueron confirmadas para *L. wiegmanni*, esto demuestra que si bien dichos modelos pueden predecir con éxito la respuesta de diversos linajes de lagartijas, éstos no son aplicables para todas las especies, incluso a pesar de estar estrechamente emparentadas entre sí, como es el caso de *L. wiegmanni* y *L. multumaculatus*. Evidencia de esto son los estudios de Williams (1972, 1983), Losos y Irschick (1996) y Schneider et al. (2000) quienes hallaron que las tácticas de fuga pueden

variar considerablemente entre especies de un mismo género dependiendo de la estructura del hábitat y de la morfología de los individuos. Las variaciones halladas en los parámetros del comportamiento de fuga y en el uso de microhábitats entre sitios modificados y naturales, aportan evidencia de que la presencia de *A. longifolia* aumentaría el grado de percepción del peligro por parte de *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus* como resultado de la pérdida de los microhábitats que estas especies utilizan típicamente para refugiarse. Las lagartijas compensan este aumento en su vulnerabilidad a través de variar sus mecanismos comportamentales que determinan cómo, cuándo y hacia dónde huir. En el caso de la especie generalista *L. wiegmannii*, en sitios con acacias se comporta más cautelosamente huyendo rápidamente hacia un refugio seguro entre la vegetación frente una señal de peligro. En cambio, *L. multimaculatus* a ser especialista de ambientes arenosos permanece más tiempo inmóvil confiando en su camuflaje hasta el punto en que recurre a la alternativa de zambullirse bajo la arena cuando la vegetación que le sirve de refugio no está disponible.

## CAPÍTULO IV

### BIOLOGÍA TÉRMICA



## INTRODUCCIÓN

Al igual que muchos otros organismos ectotérmicos, las lagartijas necesitan termorregular para poder cumplir con sus funciones vitales. La termorregulación es un proceso complejo que involucra un conjunto de respuestas conductuales y fisiológicas de los organismos frente a las variaciones espacio-temporales del ambiente térmico (Seebacher y Shine 2004). A su vez, depende de factores extrínsecos a los individuos como la disponibilidad de recursos térmicos, la elevación, la estructura de la vegetación, el grado de exposición al viento (Bujes y Verrastro 2006), las interacciones sociales (Labra 1995) y el riesgo de depredación (Downes y Shine 1998). También depende de factores intrínsecos, como el sexo (Sievert y Hutchison 1989, aunque debe verse Huey y Pianka 2007) y la condición reproductiva (Núñez 1996, Ibargüengoytía y Cussac 2002). En ambientes donde la radiación solar está disponible durante gran parte del día, los mecanismos comportamentales, como la selección de determinados microhábitats, contribuyen más que los mecanismos fisiológicos a que los lagartos logren mantener su temperatura corporal ( $T_b$ ) dentro de un rango determinado (Stevenson 1985). Entonces, un comportamiento termorregulador activo trae aparejado costos como el gasto de energía que genera moverse entre diferentes parches microclimáticos (Huey 1974, 1982, Huey y Slatkin 1976) y un mayor grado de exposición a los depredadores (Downes 2001, Herczeg et al. 2008). A su vez, el tiempo invertido en termorregular puede comprometer las oportunidades de conseguir alimento (Gvoždik 2002) o pareja (Shine et al. 2000).

Si bien muchas especies de lagartijas, particularmente de *Liolaemus*, son capaces de termorregular eficientemente aún en hábitats que les imponen aparentes limitaciones térmicas (Labra et al. 2001, Valdecantos et al. 2013), para los ectotermos habitar ambientes cuyo rango de temperatura incluya su temperatura corporal preferida reduce notablemente los costos implicados

en la termorregulación (Angilletta 2009). Por lo tanto, cuando se generan cambios en la disponibilidad térmica ambiental la termorregulación de las lagartijas puede verse afectada (House y Spelleberg 1983, Sartorius et al. 1999, Román et al. 2006, Sinervo et al. 2010). Por ejemplo, en sitios donde la comunidad de plantas nativas fue modificada por la introducción de vegetación exótica, la termorregulación de algunas especies de reptiles se ha visto afectada negativamente (Valentine et al. 2007, Carter 2012). Ciertas características de la vegetación exótica, como el mayor tamaño, la elevada tasa de crecimiento y la alta productividad de biomasa respecto de las especies nativas las convierten en las plantas dominantes de la comunidad alterando, no sólo la estructura fisonómica del hábitat sino también la oferta térmica, al formar parches sombríos que disminuyen la temperatura ambiental (Tomley 1998, Valentine et al. 2007, Marchante et al. 2008).

Tal como se mencionó en capítulos anteriores, la fisonomía de los ambientes de dunas costeras de Buenos Aires han sido alterados por la introducción de *A. longifolia*. Debido a que las lagartijas que habitan las barreras medanosas bonaerenses pueden verse afectadas, no sólo por los cambios en la fisonomía estructural estructural sino también por la disminución de la temperatura microambiental, el objetivo de este capítulo es analizar y comparar la biología térmica de las lagartijas arenícolas *Liolaemus multimaculatus* y *Liolaemus wiegmannii* en hábitats modificados por *A. longifolia* y en hábitats naturales de la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Buenos Aires, y luego discutir el efecto de la introducción de *Acacia* sobre la biología térmica de estas lagartijas. Para este propósito se plantean las siguientes preguntas: (a) ¿Existen diferencias entre las temperaturas ambientales de los hábitats modificados y de los naturales? (b) ¿La termorregulación de las lagartijas se ve afectada por la presencia de *Acacia*?

## **Hipótesis y predicciones de trabajo**

(H1) *Acacia longifolia* disminuye los valores térmicos de los ambientes en donde prolifera

(P1) Entonces, las temperaturas ambientales operativas de los hábitats modificados serán menores en promedio que las de los hábitats naturales

(H2) La presencia de *A. longifolia* afecta negativamente los parámetros termorregulatorios de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus*

(P2) Entonces, en hábitats modificados por *Acacia* las lagartijas poseen temperaturas corporales relativamente bajas y menor eficiencia termorreguladora que en los hábitats naturales

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Los muestreos fueron realizados desde enero hasta abril del año 2010 en cuatro sitios de aproximadamente 300 ha cada uno, dos ubicados en localidades con pastizales modificados por la introducción de *A. longifolia*: Mar de Las Pampas (37°18'13,4"S; 57° 01'29,4"W) y Monte Carlo (37°01'47,3"S; 56°49'23,6"W), y los otros dos en localidades que conservan el pastizal natural original: Pinar del sol (36°55'55,7"S; 56°45'03,04"W) y Punta Médanos (36°53'30,9"S; 56°41'20,1"W), Buenos Aires, Argentina. En estos sitios se capturaron 164 adultos de *L. wiegmanni* y 64 *L. multimaculatus* a mano o con horquilla entre las 09.00 y las 18.00 hs, que (correspondiente al periodo diario completo de actividad de estas dos especies de *Liolaemus* (Vega 2000, 2001). Con motivo de evitar sesgos relacionados con la actividad diaria de las lagartijas, se muestreó equitativamente durante tres periodos diarios (mañana, mediodía y tarde). Se midió la temperatura corporal de las lagartijas ( $T_b$ , sensu Pough y Gans 1982) mediante una termocupla ultrafina conectada a un termómetro digital (SC133, Schwyz MR., Buenos Aires, Argentina), la cual fue introducida 1 cm dentro de la cloaca. La  $T_b$  fue medida únicamente en individuos activos durante los primeros 20 segundos posteriores a ser capturados, además fueron

tomados por la cabeza para reducir la transferencia de calor. Se midieron las temperaturas microambientales en el sitio exacto de captura de cada lagartija: temperatura del sustrato ( $T_s$ ), 1 cm por debajo el suelo, y la temperatura del aire ( $T_a$ ) a 1 cm sobre el suelo mediante termocuplas conectadas a un termómetro digital (SC133, Schwyz MR., Buenos Aires, Argentina). Se midieron las temperaturas operativas ( $T_e$ , sensu Hertz et al. 1993) en el campo utilizando 12 “data loggers” (DS1921G, iButton Sunnyvale, CA, USA) que fueron colocados directamente sobre el sustrato en sitios elegidos al azar dentro del hábitat de cada especie de lagartija (sensu Vitt y Sartorius 1999). Los dispositivos registraron temperaturas cada 12 minutos entre las 0900 y las 1800 h durante 2 días consecutivos. Las temperaturas obtenidas de cada dispositivo fueron promediadas para calcular la  $T_e$  de cada tipo de hábitat (modificados y naturales).

Se calcularon las temperaturas corporales preferidas ( $T_{sel}$ ) de ambas especies de *Liolaemus* y para ello se capturaron 9 adultos de *L. wiegmanni* y 13 *L. multimaculatus* que fueron trasladados al Laboratorio de Vertebrados de la FCEyN de la UNMdP (38°00'18,32"S; 57°37'17,21"W). Previamente a las pruebas de  $T_{sel}$ , las lagartijas fueron colocadas individualmente en terrarios de vidrio (0,35 x 0,20 x 0,20 m), se les ofreció alimento (*Tenebrio molitor* y *Achaeta domestica*) y agua ad libitum, y se los mantuvo con un fotoperiodo 12:12 (día:noche). Luego de la aclimatación, las lagartijas fueron colocadas individualmente en un terrario con el techo descubierto (1,50 x 0,30 x 0,18 m) con un sustrato de arena de 0,03 m de espesor. Se generó un gradiente térmico lineal de 18 a 65 °C con cuatro lámparas infrarrojas en la parte superior del terrario (una de 150 watts, dos de 100 watts y una de 75 watts) colocadas a 0,10; 0,40; 0,70 y 1,00 m de uno de los extremos del terrario. La altura de las lámparas se ajustó a fin de crear el gradiente térmico mencionado. Las temperaturas corporales fueron medidas utilizando una termocupla ultrafina (1 mm) introducida 1 cm dentro de la cloaca la cual fue fijada mediante cinta adhesiva. A su vez, la termocupla se mantuvo conectada a un termómetro digital

(SC133, Schwyz MR., Buenos Aires, Argentina). La temperatura corporal de cada lagartija fue registrada cada 15 min durante dos días consecutivos entre 0900 y 1600 h. Para cada individuo se calculó la  $T_{sel}$  promedio y el rango de temperatura preferida ( $T_{set}$  inferior y  $T_{set}$  superior), este último considerado como las temperaturas que están dentro del intervalo del intercuartil que incluye el 50% de las observaciones, siguiendo el protocolo de Hertz et al. (1993). Finalmente, se calcularon los índices:  $d_e$ , calidad térmica de hábitat;  $d_b$ , el grado de ajuste termorregulatorio; y  $E$ , la eficiencia termorreguladora (sensu Hertz et al. 1993). Estos índices se calcularon a partir de tres tipos de datos independientes: (1) la distribución de la  $T_e$ , (2) la temperatura corporal a campo ( $T_b$ ), y (3) la temperatura corporal preferida en el laboratorio ( $T_{sel}$ ).  $E$  es un estimador de la eficiencia termorreguladora, es decir, cuán cerca está  $T_b$  respecto de  $T_{sel}$  a partir de la distribución nula de temperaturas ( $T_e$ ). Un valor dado de  $E$  es el resultado de diferentes combinaciones de  $d_b$  y  $d_e$ ; entonces, cuando  $E$  es cercano a 1 el organismo es considerado como un termorregulador eficiente, contrariamente cuando  $E$  se aproxima a 0 significa que es termoconformista y cuando  $E$  es cercano a 0,50 es considerado como un termorregulador moderado (Hertz et al. 1993, Bauwens et al. 1996, Medina et al. 2009). Debido a que no se hallaron diferencias estadísticamente significativas entre las variables  $T_b$ ,  $T_s$  y  $T_a$  para localidades pertenecientes a un mismo tipo de hábitat (modificados o naturales; ver Apéndice 2.1), los datos fueron agrupados según el tipo de hábitat. De aquí en adelante se hará referencia a “hábitats modificados” (Mar de las Pampas + Monte Carlo) y “hábitats naturales” (Pinar del Sol + Punta Médanos).

Para analizar la distribución espacial de las lagartijas, se estimó la composición estructural de los parches utilizados por las lagartijas teniendo en cuenta el tipo de sustrato (arena desnuda o con hojarasca) y el tipo biológico de las plantas (árboles, arbustos, sub-arbustos y hierbas, según Cabrera y Zardini (1978). Se estimó la disponibilidad visualmente midiendo el porcentaje relativo

de cobertura de cada tipo de microhábitat mediante cuadrículas de 25 m<sup>2</sup> siguiendo a Gyesel y Lyon (1987). Para caracterizar estructuralmente los parches utilizados por las lagartijas, por cada individuo detectado se colocó una grilla de 25 m<sup>2</sup> cuyo punto central era el sitio inicial de avistamiento. Se utilizaron 124 cuadrículas para *L. wiegmanni* y 64 para *L. multimaculatus*. Además, para caracterizar estructuralmente cada tipo de hábitat se situaron cuadrículas de 25 m<sup>2</sup> a intervalos de 50 m una de la otra y el número de réplicas se calculó a partir de curvas de acumulación de especies siguiendo a Gyesel y Lyon (1987). En total se trazaron 63 cuadrículas en los hábitats modificados y 61 en los naturales.

Previamente a los análisis estadísticos se evaluó la normalidad y la homocedasticidad de los datos mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk, respectivamente. Se utilizaron pruebas no paramétricas cuando los datos no cumplieron con dichos supuestos (Zar 1984). De este modo, la prueba U de Mann Whitney ( $\alpha = 0,05$ ) se utilizó para comparar las temperaturas operativas ( $T_e$ ), las temperaturas microambientales ( $T_s$  y  $T_a$ ) y la temperatura corporal a campo ( $T_b$ ), entre los hábitats modificados y los naturales para cada especie de lagartija. Se calcularon los índices de calidad térmica de hábitat ( $de$ ); el grado de ajuste termorregulatorio ( $db$ ) y la eficiencia termorreguladora ( $E$ ) para cada tipo de hábitat. Para este propósito se usó el método de bootstrap, con 1000 iteraciones sobre la matriz de datos (Hertz et al. 1993) y luego fueron comparados mediante la prueba U de Mann Whitney ( $\alpha = 0,05$ ). Se realizaron regresiones lineales múltiples para explorar posibles asociaciones entre  $T_b$  y las temperaturas microambientales ( $T_s$  y  $T_a$ ). Finalmente, se utilizó análisis de función discriminante (AFD) para determinar si la estructura fisonómica de los sitios utilizados por *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* difirieron entre sí y respecto de los sitios muestreados al azar. Las funciones creadas por AFD a partir de las variables originales maximizan la separación entre grupos e indican que variable contribuye más a dicha separación, es decir, entre los microhábitats

utilizados por ambas especies de lagartijas y los puntos muestreados al azar en los hábitats (Zar 1984).

## RESULTADOS

La temperatura operativa fue significativamente menor en los hábitats modificados que en los naturales, con una diferencia de  $0,64^{\circ}\text{C}$  (Tabla 1, Fig. 1). En los sitios de captura de *L. wiegmannii*, la  $T_s$  fue significativamente menor en los hábitats modificados que en los naturales, en tanto que la  $T_a$  no difirió significativamente entre hábitats (Tabla 1). La  $T_a$  y  $T_s$  en los sitios de captura de *L. multimaculatus* no difirieron significativamente entre los hábitats modificados y los naturales (Tabla 1).

En los hábitats modificados la  $T_b$  de *L. wiegmannii* mostró una relación significativa y positiva con la  $T_s$  pero no con la  $T_a$  (Regresión Lineal Múltiple:  $r^2 = 0,230$ ;  $F_{2,59} = 9,642$ ;  $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_s = 0,497$   $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_a = -0,155$ ;  $P = 0,245$ ). Contrariamente, en hábitats naturales la  $T_b$  de *L. wiegmannii* mostró una relación significativa y positiva con  $T_a$  pero no con  $T_s$  (Regresión Lineal Múltiple:  $r^2 = 0,231$ ;  $F_{2,65} = 10,324$ ;  $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_s = 0,199$ ;  $P = 0,121$ ; Correlación parcial  $T_b-T_a = 0,357$ ;  $P = 0,004$ ). La temperatura corporal media de *L. wiegmannii* fue significativamente menor en los hábitats modificados ( $\bar{X} = 34,67 \pm 2,92^{\circ}\text{C}$ ) que en los naturales ( $\bar{X} = 36,46 \pm 3,16^{\circ}\text{C}$ ; Tabla 1). Contrastándolas con los datos de preferencia térmica, de surgió que en los hábitats modificados el 87,70 % ( $n = 52$ ) de las  $T_b$ s estuvieron por debajo del límite inferior del intervalo de temperatura preferida, en cambio en hábitats naturales el 70,00 % ( $n = 44$ ) de las  $T_b$ s no estuvieron incluidas dentro del intervalo de temperatura preferida (Fig. 1). Tanto el ajuste ( $db$ ) como la eficiencia termorreguladora ( $E$ ) de *L. wiegmannii* fueron más bajas en los hábitats modificados que en los naturales ( $db_{\text{modificados}} = 2,48$ ;  $E_{\text{modificados}} = 0,58$ ;  $db_{\text{naturales}} = 1,82$ ;  $E_{\text{naturales}} = 0,70$ ). El índice de calidad térmica ( $de$ ) fue mayor a cero en ambos tipos de habitats ( $de_{\text{modificados}} = 5,84$ ;  $de_{\text{naturales}} =$

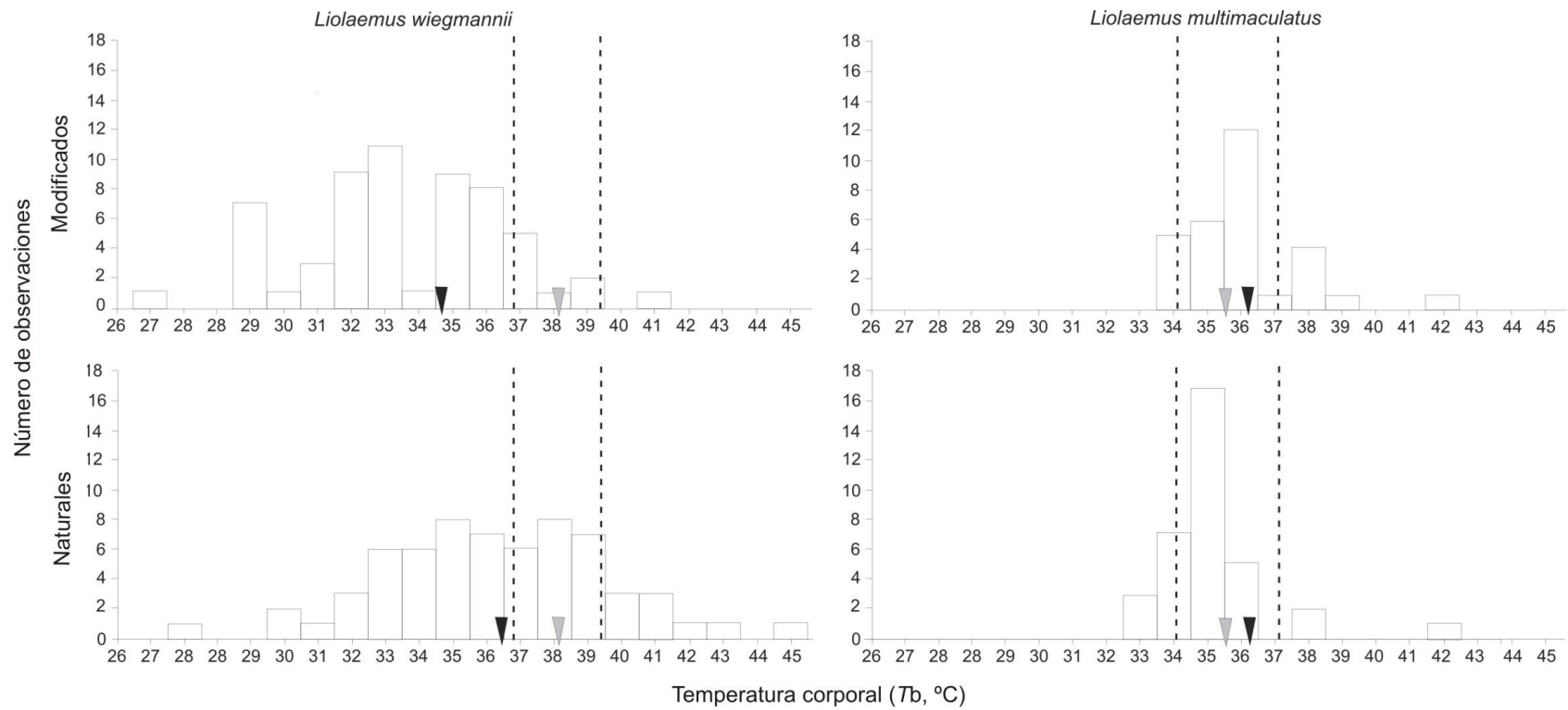
6,13), lo que demuestra que las  $T_{es}$  de ambos tipos de hábitats se alejan de la  $T_{sel}$  de *L. wiegmanni* y por lo tanto esta lagartija termorregula para mantener su  $T_b$  dentro de un rango óptimo de temperaturas,  $T_{set}$  (Tabla 1, Fig. 1).

En el caso de *L. multimaculatus* en ambos tipos de hábitats se observaron relaciones significativas y positivas entre la  $T_b$  y la  $T_s$ , pero no entre la  $T_b$  y la  $T_a$  (Regresión Lineal Múltiple: hábitats modificados:  $r^2 = 0,748$ ;  $F_{2,30} = 44,131$ ;  $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_s = 0,781$ ;  $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_a = -0,117$ ;  $P = 0,544$ ; hábitats naturales:  $r^2 = 0,912$ ;  $F_{2,34} = 171,556$ ;  $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_s = 0,953$   $P < 0,001$ ; Correlación parcial  $T_b-T_a = 0,225$ ;  $P = 0,206$ ). No se hallaron diferencias estadísticamente significativas entre las  $T_b$ s de *L. multimaculatus* correspondientes a hábitats modificados ( $\bar{X} = 36,21 \pm 1,78$  °C) y naturales ( $\bar{X} = 36,28 \pm 1,41$  °C; Tabla 1). En ambos tipos de hábitats más del 70% ( $n_{modificados} = 21$ ;  $n_{naturales} = 24$ ) de las  $T_b$ s estuvieron incluidas dentro del rango de  $T_{sel}$  (Fig. 1). Los bajos valores de  $db$  ( $db_{modificados} = 0,47$ ;  $db_{naturales} = 0,24$ ) y los  $E$  mayores a 0,90 en ambos tipos de hábitats mostraron que esta especie posee un alto ajuste termorregulador y una elevada eficiencia termorreguladora, a pesar de la baja calidad de oferta térmica que señalan los altos valores de  $de$  ( $de_{modificados} = 5,83$ ;  $de_{naturales} = 6,21$ ; Tabla 1).

En hábitats modificados la  $T_b$  de *L. wiegmanni* fue menor que la  $T_b$  de *L. multimaculatus* ( $U = 634,50$ ;  $P = 0,03$ ), en cambio en hábitats naturales las  $T_b$ s de ambas lagartijas no difirieron significativamente entre sí ( $U = 1097,50$ ;  $P = 0,959$ ; Tabla 1).

|                          |           | $T_e$ (°C) | $T_s$ (°C) | $T_a$ (°C) | $T_b$ (°C) | $db$      | $de$      | $E$       | $T_{sel}$ (°C) | $T_{set}$ -<br>inferior (°C) | $T_{set}$ -<br>superior (°C) |
|--------------------------|-----------|------------|------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|----------------|------------------------------|------------------------------|
| <i>L. wiegmannii</i>     |           |            |            |            |            |           |           |           |                |                              |                              |
| Naturales                | $\bar{X}$ | 39,03      | 39,26      | 34,40      | 36,46      | 1,82      | 6,13      | 0,70      | 38,12          | 36,88                        | 39,42                        |
|                          | DS        | 9,10       | 6,80       | 4,38       | 3,16       | 0,19      | 0,50      |           | 0,83           | 0,90                         | 0,89                         |
|                          | n         | 1000       | 65         | 65         | 65         | 1000      | 1000      | 1000      | 9              | 9                            | 9                            |
| Modificados              | $\bar{X}$ | 38,39      | 35,72      | 33,99      | 34,67      | 2,48      | 5,94      | 0,58      |                |                              |                              |
|                          | DS        | 8,51       | 4,86       | 3,27       | 2,92       | 0,22      | 0,41      |           |                |                              |                              |
|                          | n         | 1000       | 59         | 59         | 59         | 1000      | 1000      | 1000      |                |                              |                              |
|                          | U         | 591627,00  | 2465,50    | 2020,50    | 2454,50    | 35801,00  | 562465,00 | 201938,00 |                |                              |                              |
|                          | P         | < 0,001*   | 0,006*     | 0,608      | 0,007*     | < 0,001*  | < 0,001*  | < 0,001*  |                |                              |                              |
| <i>L. multimaculatus</i> |           |            |            |            |            |           |           |           |                |                              |                              |
| Naturales                | $\bar{X}$ | 39,03      | 39,60      | 33,04      | 36,28      | 0,24      | 6,21      | 0,96      | 35,37          | 34,05                        | 37,13                        |
|                          | DS        | 9,10       | 1,35       | 2,84       | 1,41       | 0,08      | 0,57      |           | 1,41           | 1,76                         | 1,70                         |
|                          | n         | 1000       | 34         | 34         | 34         | 1000      | 1000      | 1000      | 13             | 13                           | 13                           |
| Modificados              | $\bar{X}$ | 38,39      | 39,15      | 32,59      | 36,21      | 0,47      | 5,83      | 0,92      |                |                              |                              |
|                          | DS        | 8,51       | 3,33       | 2,97       | 1,78       | 0,12      | 0,47      | 1000      |                |                              |                              |
|                          | n         | 1000       | 30         | 30         | 30         | 1000      | 1000      |           |                |                              |                              |
|                          | U         | 591627,00  | 606,00     | 528,00     | 538,00     | 486590,00 | 477592,00 | 490946,00 |                |                              |                              |
|                          | P         | < 0,001*   | 0,198      | 0,814      | 0,711      | 0,869     | 0,830     | 0,894     |                |                              |                              |

**Tabla 1.** Valores de las temperaturas operativas ( $T_e$ ), temperaturas del sustrato y del aire ( $T_s$  y  $T_a$ ) y temperatura corporal ( $T_b$ ), en hábitats modificados y naturales para ambas especies de lagartijas. Referencias:  $db$  = desviación de  $T_b$  respecto de  $T_{sel}$ ,  $de$  = calidad térmica del hábitat,  $E$  = eficiencia termorreguladora,  $T_{sel}$  = media de temperatura corporal preferida en laboratorio,  $T_{set}$  = rango de temperatura corporal preferida en laboratorio,  $\bar{X}$  = media; DS = desvío estándar, n = número de muestras U = estadístico de Mann Whitney ( $\alpha = 0,05$ ), P = valor de probabilidad. (\*) Diferencias estadísticamente significativas halladas mediante la prueba de U de Mann Whitney.

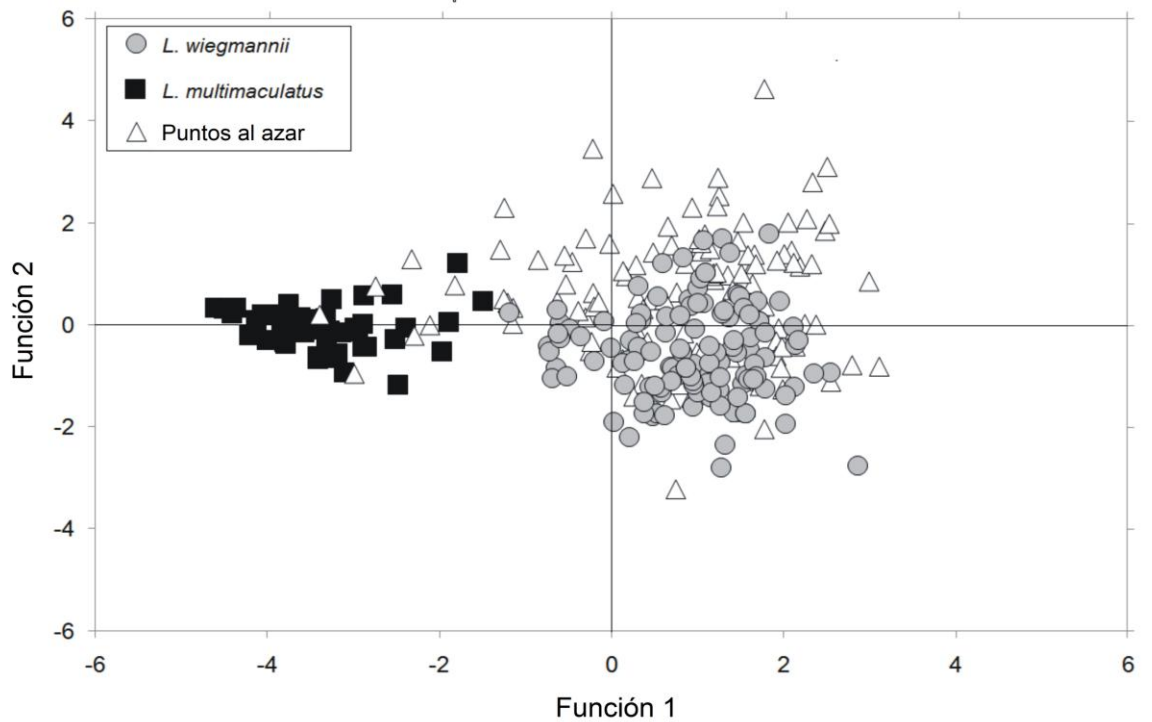


**Figura 1.** Frecuencia de Tb a campo (barras) de *Liolaemus wiegmanni* y *L. multimaculatus* en ambos tipos de hábitats. Las flechas negras indican la Tb promedio, las flechas grises la Tsel media y las líneas punteadas verticales el rango de temperatura preferida (Tset).

En relación al patrón de distribución espacial el AFD indicó que las dos primeras funciones fueron estadísticamente significativas (Tabla 2). La función discriminante 1 abarcó el 92,65% de la varianza total, esta función estuvo relacionada significativamente con las variables arena desnuda y arbustos (Tabla 2, Fig. 2). La función discriminante 2 estuvo significativamente correlacionada con la hojarasca y los arbustos (Tabla 2, Fig. 2). En base a las dos primeras funciones de discriminante, se observa que las variables “arbustos”, “arena desnuda” y “hojarasca” contribuyeron significativamente a la separación de los centroides (Tabla 2, Fig. 2). Se encontraron diferencias interespecíficas en el uso de parches en base a elementos estructurales del ambiente; *L. multimaculatus* se asoció a parches con arena desnuda, mientras que *L. wiegmanni* estuvo más asociado a sitios con arbustos y suelos cubiertos con hojarasca. La Tabla 3 indica que los tres grupos (i.e. *L. wiegmanni*, *L. multimaculatus* y puntos al azar) fueron clasificados correctamente con un 72,34 % de precisión. Todos los individuos de *L. multimaculatus* fueron correctamente clasificados por el modelo. En los hábitats modificados la distribución espacial de *L. multimaculatus* se limitó casi exclusivamente a aquellos sitios que mantuvieron la estructura original, y que por ende conservaron características térmicas similares a la de los hábitats naturales. Contrariamente, cerca de un 30% de los individuos de *L. wiegmanni* fueron clasificados incorrectamente como puntos al azar, indicando que esta especie tuvo una distribución espacial más amplia, que incluyó parches con acacias.

| Estadístico            | Función Discriminante |         |
|------------------------|-----------------------|---------|
|                        | 1                     | 2       |
| Componente principal   | 2,917                 | 0,231   |
| $\chi^2$               | 479,937               | 63,452  |
| gl                     | 14                    | 6       |
| Porcentaje de varianza | 0,926                 | 0,073   |
| Correlación Lineal     |                       |         |
| Hojarasca              | 0,330                 | 0,600*  |
| Arena desnuda          | -0,912*               | 0,068   |
| Árboles                | 0,064                 | 0,360   |
| Arbustos               | 0,267*                | -0,433* |
| Sub-arbustos           | 0,129                 | 0,138   |
| Hierbas en mata        | 0,099                 | -0,382  |

**Tabla 2.** Estadísticos del Análisis de Función de Discriminante y correlaciones lineales (r) entre las variables y las funciones de discriminante. (\*) Correlaciones estadísticamente significativas entre las variables y la función discriminante,  $P < 0,001$ .



**Figura 2.** Funciones 1 y 2 del Análisis de Discriminante de la estructura del hábitat de *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus*

## DISCUSIÓN

La temperatura ambiental de los hábitats modificados por *Acacia longifolia* fue más baja que la de los hábitats que conservaron el paisaje original. Particularmente, en los sitios de localización y captura de *L. wiegmannii*, las temperaturas del sustrato fueron significativamente menores en los hábitats modificados respecto de los naturales, en cambio la temperatura del aire no varió entre hábitats, mientras que las temperaturas microambientales ( $T_s$  y  $T_a$ ) en los sitios de localización y captura de *L. multimaculatus* no difirieron significativamente entre hábitats modificados y naturales.

Las menores temperaturas ambientales en los hábitats modificados podrían deberse al mayor porcentaje de terreno sombreado, que promovido por el denso canopy y la mayor acumulación de hojarasca bajo los árboles de *A. longifolia* genera ambientes con luz tenue y temperaturas relativamente bajas (ver Tabla 1 del Capítulo II, Stelletti et al. 2013b). Se ha demostrado que en los hábitats que poseen vegetación con canopy denso se generan restricciones térmicas, debido a que se reducen las áreas de asoleo, lo cual produce un detrimento de las oportunidades de termorregulación para los ectotermos (House y Spelleberg 1983, Sartorius et al. 1999, Román et al. 2006). En los ambientes modificados de estas dunas costeras, los individuos de *L. wiegmannii* utilizaron microhábitats con temperaturas microambientales ( $T_s$ ) más bajas que en los hábitats naturales, probablemente a causa de una menor disponibilidad de parches térmicamente adecuados. Por otra parte, en estos mismos hábitats modificados, y a diferencia de *L. wiegmannii*, la distribución espacial de *L. multimaculatus* coincidió casi exclusivamente, con aquellos parches que registraron temperaturas microambientales ( $T_s$  y  $T_a$ ) similares a las del hábitat natural, y los individuos fueron observados casi exclusivamente en los sitios que carecieron de acacias, probablemente debido al mayor grado de especialización de microhábitat que posee esta especie (Vega et al. 2000, 2001).

Estudios previos hallaron que existe un marcado efecto filogenético en la temperatura corporal preferida (seleccionada) por varias especies de *Liolaemus* (Labra et al. 2009, Medina et al. 2012, Moreno Azócar et al. 2013). Sin embargo, en algunos casos esta variable puede estar más relacionada con la temperatura y el clima local (Labra et al. 2008, 2009). En el presente estudio se halló que la  $T_{sel}$  de *L. wiegmannii* ( $38,12 \pm 0,83^\circ\text{C}$ ) fue diferente y más elevada que la de *L. multimaculatus* ( $35,70 \pm 1,41^\circ\text{C}$ ), a pesar de que ambas especies son filogenéticamente muy cercanas. De

acuerdo a la hipótesis lábil de la biología térmica (Hertz et al. 1983, Van Berkum 1986), estos resultados sugieren que habría un ajuste fisiológico a través de la historia evolutiva de estas lagartijas, y coincidiría con las observaciones de Rodríguez-Serrano et al (2009) quienes hallaron que la biología térmica del género *Liolaemus* puede variar entre distintas zonas geográficas. Curiosamente, las temperaturas corporales promedio de *L. wiegmannii* y *L. multimaculatus* obtenidas en el presente estudio fueron más altas que las registradas en estudios previos (Martori et al. 1998b, Vega 1999a), en concordancia con la hipótesis antes mencionada (Hertz et al. 1983, Van Berkum 1986, Rodríguez-Serrano et al. 2009). Estos hallazgos demuestran que el ambiente tiene un rol modelador de la temperatura corporal de las lagartijas tal como fue reportado en otros estudios (Moreno Azócar et al. 2013). Cabe destacar que, las *Tbs* de ambas especies se encontraron dentro del rango de temperaturas corporales que, hasta el momento, están registradas para el género *Liolaemus* (24,4°C a 37°C; Labra et al. 2008, 2009, Medina et al. 2012, Moreno Azócar et al. 2013, Valdecantos et al. 2013) lo que demuestra que las distintas especies de *Liolaemus* responderían a las diversas temperaturas ambientales que se dan a través de su rango de distribución geográfica, particularmente si éste es amplio.

Las variaciones intra e interespecíficas de las temperaturas corporales observadas en este estudio destacan la versatilidad de la biología térmica que poseen muchas especies de *Liolaemus* las cuales pueden presentar variaciones de hasta 5°C en su temperatura corporal media en diferentes poblaciones (Labra et al. 2001, Rodríguez-Serrano et al. 2009). Este es el caso de *L. wiegmannii*, que en los hábitats modificados tuvo una *Tb* alrededor de 2°C menor que la que presentó en los hábitats naturales, pero no el de *L. multimaculatus* cuyas *Tbs* de no difirieron significativamente entre hábitats modificados y naturales. La mayor flexibilidad térmica observada en *L. wiegmannii*

posiblemente se relacione con su amplio rango de distribución geográfica, mientras que por el contrario *L. multimaculatus* es estrictamente psammófila y endémica de las dunas costeras de las provincias de Buenos Aires y Río Negro (Ceï 1993, Vega y Bellagamba 1994, Ávila et al. 2009, Vega 2001). Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Andrews et al. (1999), quienes mencionan que algunas especies de *Sceloporus* que poseen un rango de distribución geográfica relativamente amplio presentan un rango variable de temperatura corporal de acuerdo a las diferentes oportunidades de termorregular ofrecidas por cada tipo de hábitat.

Los datos obtenidos en este estudio sugieren que *L. wiegmanni* posee estrategias termorreguladoras alternativas en relación a la estructura del hábitat, dado que su  $T_b$  tendió a aproximarse a la mejor oferta térmica del microambiente. Por ejemplo, en los hábitats modificados se observó una fuerte relación entre la  $T_b$  y la temperatura del sustrato; en cambio en los hábitats naturales la  $T_b$  se relacionó con la temperatura del aire. En contraste, la  $T_b$  de *L. multimaculatus* estuvo relacionada fuertemente con la temperatura del sustrato para ambos tipos de situaciones. *L. wiegmanni* sería capaz de interactuar de diferente modo con el ambiente térmico en base a la oferta de los distintos microhábitats, tal como lo demuestran los resultados obtenidos en este estudio y en las investigaciones previas de Martori et al. (1998b) y Vega (1999a). En el caso de *L. multimaculatus* los resultados obtenidos aquí contrastan con los de Vega (1999a), quien halló que la  $T_b$  de esta especie se relacionó íntimamente con la  $T_a$ . Es posible que en la barrera medanosa bonaerense estas dos especies de *Liolaemus* sean capaces de utilizar como fuente de calor tanto la temperatura del aire como la del sustrato en respuesta a variaciones temporales en las condiciones ambientales, tal como Martori et al. (1998b) lo describen para una población de *L. wiegmanni* en la provincia de Córdoba. Esta variabilidad en la relación entre la  $T_b$  y las temperaturas ambientales también ha sido

hallada en otros miembros del clado *L. wiegmanni* (Etheridge 2000, Ávila et al. 2009), por ejemplo en *L. lutzae* (Rocha 1995) y *L. occipitalis* (Bujes y Verrastro 2006). Sin embargo,  $T_a$  y  $T_s$  no son las únicas fuentes de calor que permiten a las lagartijas alcanzar una determinada  $T_b$ , este mecanismo es mucho más complejo (Porter et al. 1973, Stevenson 1985), ya que puede depender tanto de interacciones con otras variables ambientales, tales como velocidad del viento, radiación, procesos de transferencia de calor (radiación, convección, conducción y evaporación), como de las propiedades intrínsecas propias de la lagartija (tamaño, color y forma).

De acuerdo con Hertz et al. (1993), la calidad de un hábitat desde una perspectiva térmica implicaría un esfuerzo de termorregulación menor en aquellos hábitats que poseen una temperatura ambiental próxima a la óptima (por ejemplo, cuando la  $T_e$  media se aproxima o está dentro del rango de temperatura corporal preferida, que se supone similar a la temperatura óptima). En este estudio se observó que la calidad térmica de los hábitats difirió significativamente, y que los naturales fueron térmicamente mejores que los modificados dado que presentaron una menor desviación de  $T_e$  respecto de  $T_{sel}$ , es decir valores de  $d_e$  relativamente bajos. Por otro lado, tanto en hábitats modificados como en naturales las  $T_b$ s de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* estuvieron más próximas a sus  $T_{sels}$  que a las  $T_e$  mostrando que estas lagartijas termorregulan. Sin embargo, la  $T_b$  de *L. wiegmanni* se aproximó más a su  $T_{sel}$  en los hábitats naturales que en los modificados; por lo que en estos últimos existe un ajuste termorregulador más bajo ( $db = 2,48$ ) y una eficiencia termorreguladora moderada ( $E \sim 0,50$ ) en comparación con el mayor ajuste ( $db = 1,82$ ) y la alta eficiencia termorreguladora hallados en los naturales ( $E \sim 1$ ). En este sentido, los resultados sugieren que los árboles de *A. longifolia* reducen la calidad térmica debido a la proyección de su sombreado y a la acumulación de hojarasca sobre el suelo. Es

interesante destacar que *L. multimaculatus* mantuvo similares grados de ajuste y alta eficiencia termorreguladora en ambos tipos de hábitats, debido a que en los hábitats modificados evitó la áreas de influencia de *A. longifolia* y ocupó casi exclusivamente aquellos microhábitats estructuralmente similares a los ocupados en los hábitats naturales, con escasa vegetación (< 20%) y amplios espacios de arena

*Acacia longifolia* cubrió en las áreas de estudio casi una cuarta parte del hábitat natural de las especies estudiadas. Como resultado de ello, *L. wiegmanni* ocupó sitios con temperaturas poco favorables y *L. multimaculatus* restringió su actividad a los parches inalterados con características térmicas propicias. Debido a esto y, a pesar de ser un termorregulador más eficiente, *L. multimaculatus* estaría comprometida por el avance de *A. longifolia* y la consiguiente pérdida del hábitat nativo, mientras que *L. wiegmanni* tendría la capacidad de tolerar la alteración del paisaje producida por *A. longifolia* utilizando además aquellos sitios térmicamente poco favorables.

Paradójicamente, en un contexto de calentamiento global, que incluye el riesgo de erosión de la diversidad lagartijas como consecuencia del sobrecalentamiento (Sinervo et al. 2010), estas dos especies de *Liolaemus* arenícolas se encuentran en una situación comprometida debido a la introducción de *A. longifolia* y la generación de temperaturas bajas que las lleva a enfrentar condiciones térmicas relativamente desfavorables (tolerable para *L. wiegmanni*, pero impredecible para *L. multimaculatus*) o a restringirse a los microhábitats naturales remanentes.

# CAPÍTULO V

## PARÁMETROS POBLACIONALES



## INTRODUCCIÓN

Las variaciones en la abundancia y estructura de una población, además del cómo y por qué de estos cambios a lo largo del tiempo, se conocen como dinámica poblacional (Krebs 1995). La estimación de la abundancia, de la estructura etaria y de la proporción de sexos son parámetros fundamentales de los estudios de dinámica poblacional; dado que caracterizan a una población en un momento y espacio determinados permitiendo monitorear su evolución a lo largo del tiempo (Lande et al. 2002, Cooch y Dhondt 2004). Otro aspecto analizado frecuentemente es la condición corporal que relaciona el peso con la longitud de los individuos de una población, y que es utilizada como una medida del estado de salud de estos individuos (Amo et al. 2006, 2007). Conocer estos parámetros permite evaluar la viabilidad de las poblaciones a lo largo del tiempo y analizar de qué modo podría verse afectada por el impacto de diferentes presiones como, por ejemplo el cambio climático (Sinervo et al. 2010), la fragmentación y pérdida de hábitats (Akçakaya et al. 1995, Bender et al. 1998) y la introducción de especies exóticas (Herrera y Dudley 2003, Watari et al. 2008, Relva et al. 2010).

En todo el mundo la expansión de las fronteras urbanas y agrícolas generan cambios ambientales que modifican la estructura de las comunidades nativas (Whitney y Adams 1980, Wilson 1986, Theobald et al. 1997). En el caso de la urbanización, su avance hace que la vegetación nativa sea reemplazada progresivamente por construcciones artificiales y la vegetación exótica acompañante (Soulé et al. 1988, Bradley 1995, Germaine 1995). Estas alteraciones ambientales inciden sobre la calidad de los hábitats afectando considerablemente a las poblaciones de animales que requieren de microhábitats específicos para mantenerse viables (How y Dell 2000, Brown 2001). De esta manera, la simplificación de la estructura fisonómica de la vegetación generada

por la introducción de plantas exóticas afecta negativamente a la demografía de numerosas especies de artrópodos (Samways et al. 1996, Vieira y Louzada 2008), aves (McAdoo et al. 1989, Flanders et al. 2006), mamíferos (Pearson et al. 2001, Matlack et al. 2008), anfibios y reptiles (Martin y Murray 2011). No obstante, algunas especies de lagartijas generalistas han sobrevivido y están presentes en sitios estructuralmente alterados por el hombre, como aquellos en donde se introdujo vegetación exótica (Somaweera et al. 2012), o los que fueron deforestados ya sea por ser generalistas o heliotermos que se benefician con hábitats abiertos (Sartorius et al. 1999).

Hipotéticamente, los hábitats modificados por plantas exóticas son sitios poco propicios para la mayoría de las especies de lagartijas que las habitaban originalmente, dado que allí puede disminuir la disponibilidad de alimento, cambiar el espectro térmico ambiental y aumentar el riesgo de depredación (Märtens et al. 1996, Martín y López 1999a,b, 2002, Downes y Hoefler 2007, Valentine et al. 2007, Hawlena et al. 2010). El deterioro de la calidad de los hábitats tiene consecuencias negativas sobre las poblaciones de lagartijas, ya que puede provocar disminuciones en la abundancia (Valentine 2006, Bateman y Ostoja 2012), desbalances en la proporción de sexos (Schoener y Schoener 1982), y/o decaimiento de la condición corporal de los individuos (Amo et al. 2006, 2007, Nielsen et al. 2011).

Si bien algunos trabajos realizados en el hemisferio norte (Bateman et al. 2008, Nielsen et al. 2011, Bateman y Ostoja 2012), África (Meik et al. 2002) y Australia (Braithwaite et al. 1989, Jellinek et al. 2004, Valentine 2006, Valentine et al. 2007) han demostrado los efectos deletéreos que genera la introducción de vegetación exótica sobre las poblaciones de lagartijas nativas, para el litoral atlántico del hemisferio sur no hay antecedentes que evalúen el impacto de la forestación con especies exóticas sobre los parámetros poblacionales de lagartijas. Por lo tanto, el objetivo en el presente

capítulo es comparar los parámetros poblacionales de abundancia, estructura etaria, proporción de sexos y condición corporal de *Liolaemus wiegmanni* y *L. multimaculatus* entre pastizales psamófilos costeros modificados por *Acacia longifolia* y pastizales naturales dando respuesta a las siguientes preguntas: a) ¿Difiere la abundancia relativa de *Liolaemus wiegmanni* y *L. multimaculatus* entre hábitats modificados y naturales? b) ¿Varía la abundancia relativa de cada especie de lagartija dentro de los hábitats modificados entre zonas con diferente grado de cobertura de *A. longifolia*? c) ¿La presencia de acacias afecta la fenología de ambas especies de lagartijas? d) ¿Varían las proporciones de sexos de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* entre hábitats modificados y naturales? e) ¿Se ve afectada la condición corporal de las lagartijas por la presencia de acacias? f) ¿Existen diferencias en el tamaño de los individuos adultos de ambas especies de lagartijas entre hábitats modificados y naturales?

### **Hipótesis y predicción de trabajo**

(H1) En hábitats modificados por *A. longifolia*, *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* muestran un detrimento de ciertos parámetros poblacionales en relación a los que poseen en hábitats naturales.

(P1) Entonces, en los hábitats modificados disminuye la abundancia, se altera la proporción de sexos, cambia el patrón fenológico y decae la condición corporal de los individuos respecto de los valores que presentan en hábitats naturales.

### **MATERIALES Y MÉTODOS**

Se seleccionaron tres sitios de localidades con pastizal modificado por *A. longifolia*: Mar Azul (37°20'45,8''S; 057°03'17,9''W), Mar de Las Pampas (37°18'13,4''S; 57°01'29,4''W) y Monte Carlo (37°01'47,3''S; 56°49'23,6''W) y tres sitios de localidades con pastizal natural: Reserva Natural Faro Querandí (37°23'51,95''S; 57°04'24,04''W), Pinar del Sol (36°55'55,7''S; 56°45'04,3''W) y Punta Médanos

(36°53'30,9''S; 56°41'20,1''W). Los muestreos se realizaron durante los meses de octubre a marzo de 2010 y de octubre a marzo de 2011, entre las 09.00 y las 18.00 hs. Cabe destacar que *L. multimaculatus* fue hallada sólo en cuatro sitios (dos modificados: Mar de las Pampas, Monte Carlo y dos naturales: Pinar del Sol y Punta Médanos), a diferencia de *L. wiegmanni* que estuvo presente en los seis. En cada lugar, por un lado, se trazaron 20 transectos de recorrido fijo de 100 m de largo y 6 m de ancho que estuvieron distanciados entre sí por 100 m. Cada uno de ellos fue muestreado tres veces durante la primavera (octubre-diciembre) y tres veces durante el verano (enero-marzo) de cada año. Por otro lado, para comparar la abundancia relativa de las dos especies de lagartijas entre sitios con diferente grado de cobertura de *A. longifolia*, cada localidad fue subdividida en cuatro áreas según el porcentaje relativo de cobertura de acacias: (1) 1-25 %; (2) 26-50 %; (3) 51-75% y (4) 76-100%. En cada una de estas áreas se trazaron otros 10 transectos, independientes de los mencionados anteriormente, de 100 m de largo y 6 m de ancho, distanciados entre sí por 100 m (40 transectos en total por localidad) los cuales fueron recorridos una sola vez a fin de evitar la duplicación de datos. En cada transecto se realizó el conteo de lagartijas identificando la especie y, cuando fue posible, los individuos detectados fueron capturados a mano o con bastones a fin de tomar medidas morfológicas. Cada ejemplar capturado fue pesado en una balanza digital portátil (CH02, Diamond premium MR, China), medido (longitud hocico-cloaca) con calibre digital (SC111001, Schwyz MR., Buenos Aires, Argentina), y asignado a un grupo etario de acuerdo a su tamaño (*L. wiegmanni*: juvenil  $\leq 42$  mm y adulto  $> 42$  mm y *L. multimaculatus*: juvenil  $< 48$  mm y adulto  $\geq 48$  mm; Martori et al. 1998; Vega 1997, 1999) ,además, se identificó el sexo de los adultos mediante el reconocimiento de caracteres sexuales dimórficos externos (Ceï 1993, Etheridge 2000). El esfuerzo de muestreo dedicado a la búsqueda de individuos fue proporcional a la

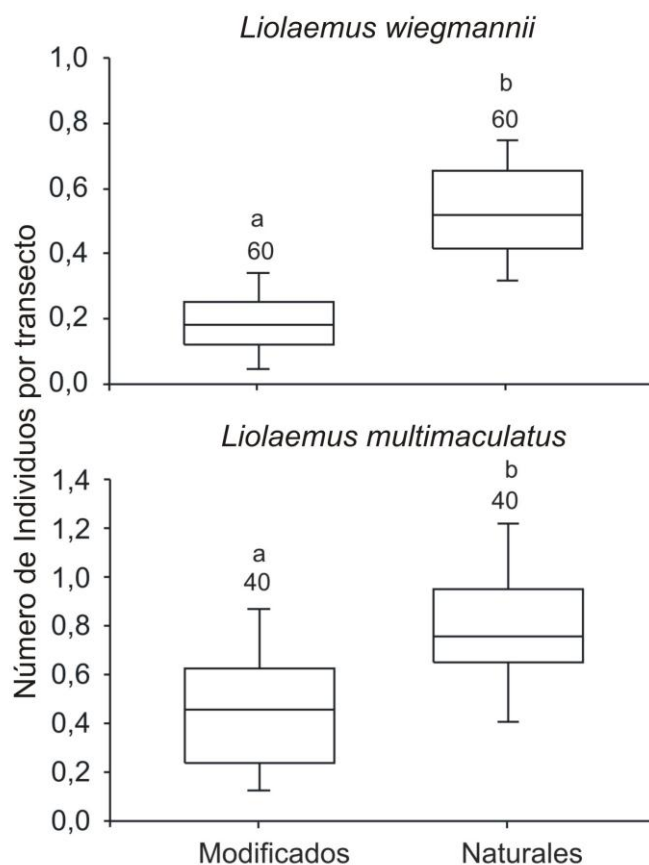
complejidad estructural de cada sitio estudiado; a modo de evitar sesgos generados por posibles variaciones en el grado de detectabilidad de las lagartijas entre zonas con diferente grado de cobertura de acacia.

Previamente a la aplicación de pruebas estadísticas, se probó la normalidad y la homocedasticidad mediante los tests de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilks, respectivamente y se realizaron transformaciones de los datos del largo hocico-cloaca y de la masa corporal utilizando  $\text{Log}_{10}(x+1)$  para cumplir con ambos supuestos (Zar 1984). El largo hocico-cloaca de los adultos se comparó entre sexos y entre hábitats mediante la prueba t de Student ( $\alpha = 0,05$ ). Se realizó ANCOVA ( $\alpha = 0,05$ ) para detectar posibles diferencias en la masa corporal de los adultos entre hábitats y sexos, incluyendo las interacciones entre los diferentes niveles de ambas variables, utilizando el largo hocico-cloaca como covariable para eliminar su efecto sobre los valores de masa corporal. Se utilizó Chi-cuadrado con corrección de Yates ( $\alpha = 0,05$ ) para verificar si las proporciones sexuales observadas (machos: hembras) en cada hábitat difirieron de la esperada 1:1 (Zar 1984), para esto se combinaron los datos de los dos años de estudio dado que las proporciones observadas en hábitats del mismo tipo no variaron significativamente. A pesar de las transformaciones, los datos de abundancia no cumplieron con los supuestos estadísticos de normalidad y homocedasticidad, por lo tanto se procedió a utilizar Kruskal-Wallis con test de Dunn *a posteriori* ( $\alpha = 0,05$ ) para comparar las abundancias de lagartijas entre las cuatro áreas con distinto grado de cobertura de acacia, 0-25%, 26-50%, 51-75% y 76-100%, (Zar 1984). Por otro lado, las comparaciones de la abundancia de cada especie de lagartija entre hábitats, estaciones, años y edades, debido a la dependencia temporal de los datos como consecuencia del remuestreo de los transectos, fue analizada utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) con distribución Gamma y función de enlace inversa (Crawley 2007).

Se construyeron modelos incluyendo como variable respuesta al número promedio de individuos por transecto y como variables explicativas a las interacciones entre hábitats (modificados, naturales), estaciones (primavera, verano), años (2010, 2011) y edades (juvenil, adulto). Se utilizó la identidad del transecto como efecto aleatorio. El ajuste del modelo fue evaluado visualmente inspeccionando gráficos estandarizados de la devianza de los residuales de cada modelo. Se evaluó la bondad de ajuste y se calculó el factor de inflación ( $\hat{c}$ ) como la devianza residual dividida por los grados de libertad (Burnham y Anderson 1998). El análisis de GLMM se realizó utilizando el programa R, versión 2.15.0 (R Development Core Team 2008), los modelos fueron adecuados usando la función "glmmPQL" del paquete "mass" de dicho programa.

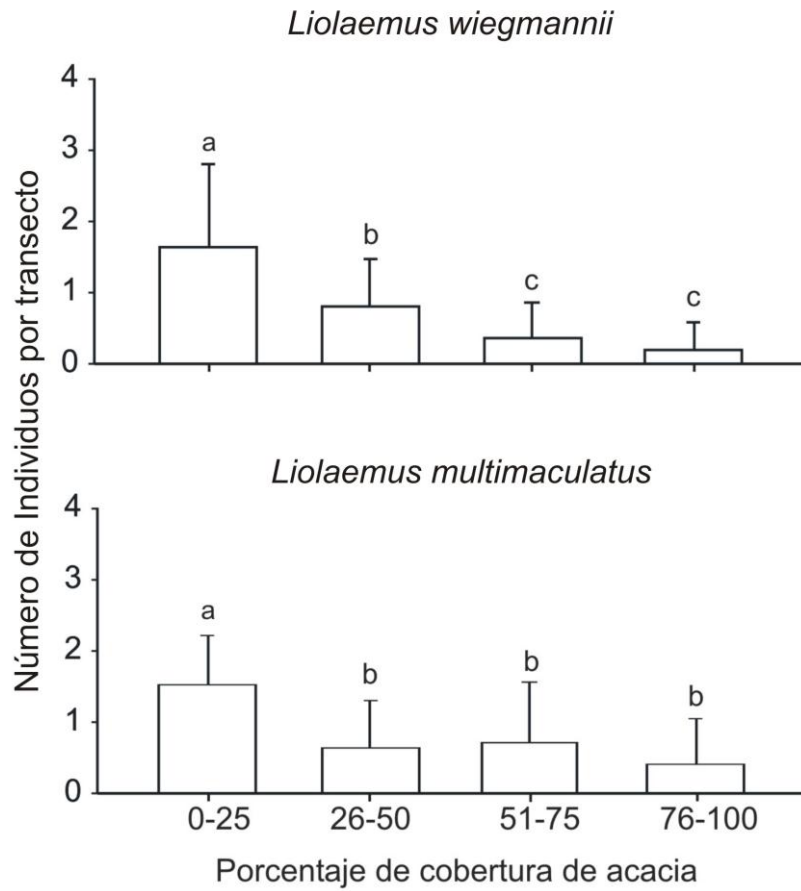
## RESULTADOS

**Abundancia:** *Liolaemus wiegmanni* fue significativamente más abundante en hábitats naturales que en modificados ( $\bar{X} \pm DS$ : Naturales =  $0,53 \pm 0,16$  individuos/transecto; Modificados =  $0,18 \pm 0,10$  individuos/transecto; Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM):  $gl = 118$ ,  $t = 7,985$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 1, Fig. 1) y también, la abundancia de *L. multimaculatus* fue significativamente diferente entre hábitats, siendo mayor en los naturales que en los modificados ( $\bar{X} \pm DS$ : Naturales =  $0,79 \pm 0,25$  individuos/transecto; Modificados =  $0,45 \pm 0,24$  individuos/transecto; GLMM:  $gl = 78$ ,  $t = 4,579$ ,  $P < 0,001$ ; Tabla 1, Fig. 1).



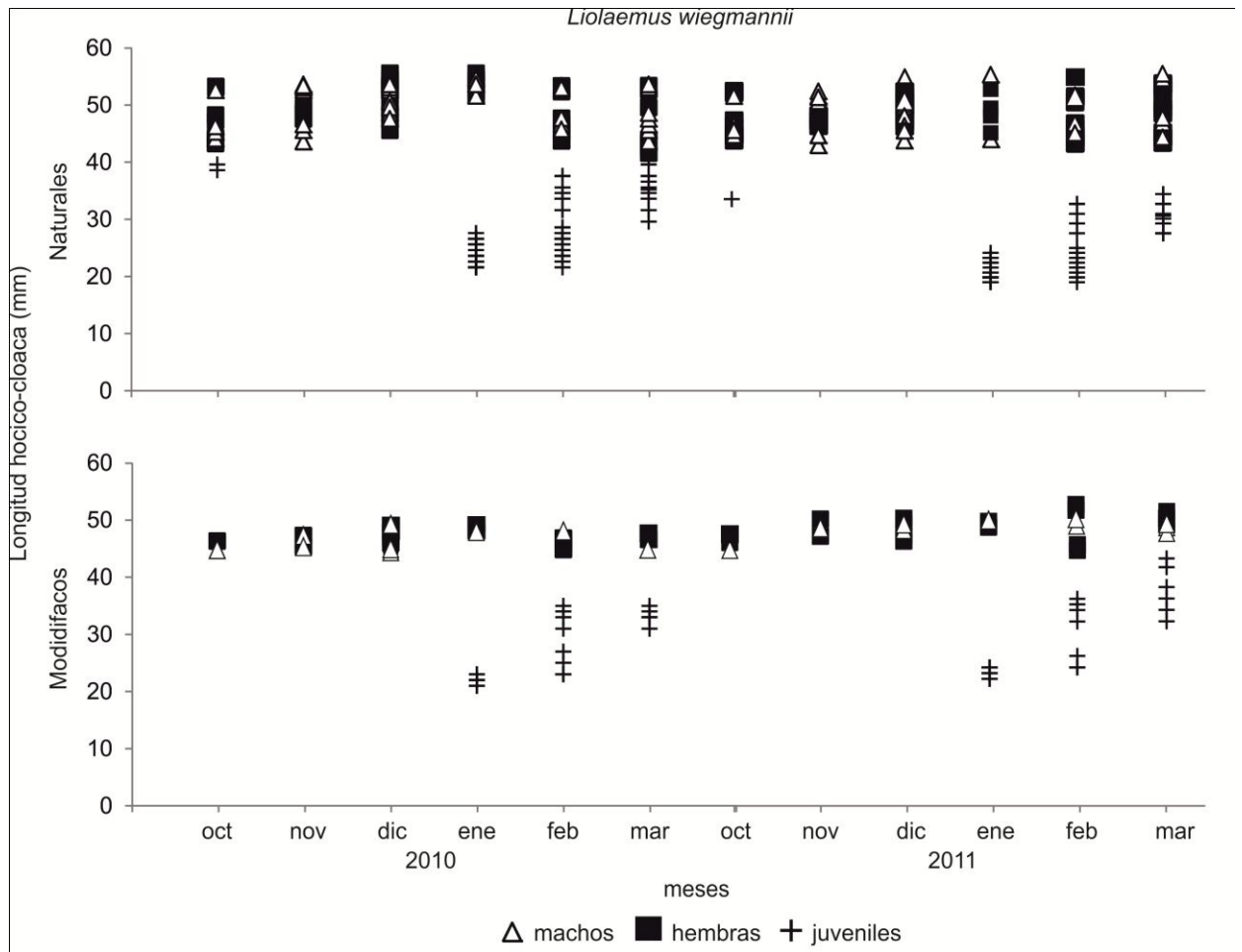
**Figura 1.** Abundancia promedio de *Liolaemus wiegmannii* y *L. multimaculatus* en hábitats modificados por *Acacia longifolia* (Modificados) y en hábitats sin acacias (Naturales). Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango, los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3 (25 y 75% de la muestra, respectivamente), los números sobre las barras indican el número de muestras y las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según el análisis de GLMM ( $\alpha = 0,05$ ).

Al mismo tiempo, la abundancia de *Liolaemus wiegmannii* fue significativamente diferente entre zonas con distinto grado de cobertura de acacia (Kruskall-Wallis:  $H = 51,85$ ;  $gl = 3$ ;  $n = 30$ ;  $P < 0,001$ ). Las zonas con hasta el 25 % de superficie cubierta por *A. longifolia* presentaron la mayor abundancia de lagartijas ( $\bar{X} \pm DS$ :  $1,68 \pm 1,17$  individuos/transecto), seguidos por las de 26-50% ( $\bar{X} \pm DS$ :  $0,80 \pm 0,67$  individuos/transecto) y por último las de 51-75% ( $\bar{X} \pm DS$ :  $0,37 \pm 0,50$  individuos/transecto) y 76-100% ( $\bar{X} \pm DS$ :  $0,20 \pm 0,37$  individuos/transecto) que no difirieron significativamente entre sí (Fig. 2). La abundancia de *L. multimaculatus* también difirió significativamente entre las zonas con distinto grado de cobertura de acacia (Kruskall-Wallis:  $H = 22,01$ ;  $gl = 3$ ;  $n = 20$ ;  $P < 0,001$ ). Aquellas con hasta el 25 % de superficie cubierta por acacias presentaron la mayor abundancia de lagartijas ( $\bar{X} \pm DS$ :  $1,50 \pm 0,68$  individuos/transecto), seguidas por el resto de zonas con mayor cobertura, las cuales a su vez no difirieron significativamente entre sí ( $\bar{X} \pm DS$ : 26-50% =  $0,60 \pm 0,63$  individuos/transecto; 51-75% =  $0,65 \pm 0,75$  individuos/transecto y 76-100% =  $0,42 \pm 0,67$  individuos/transecto; Fig. 2).



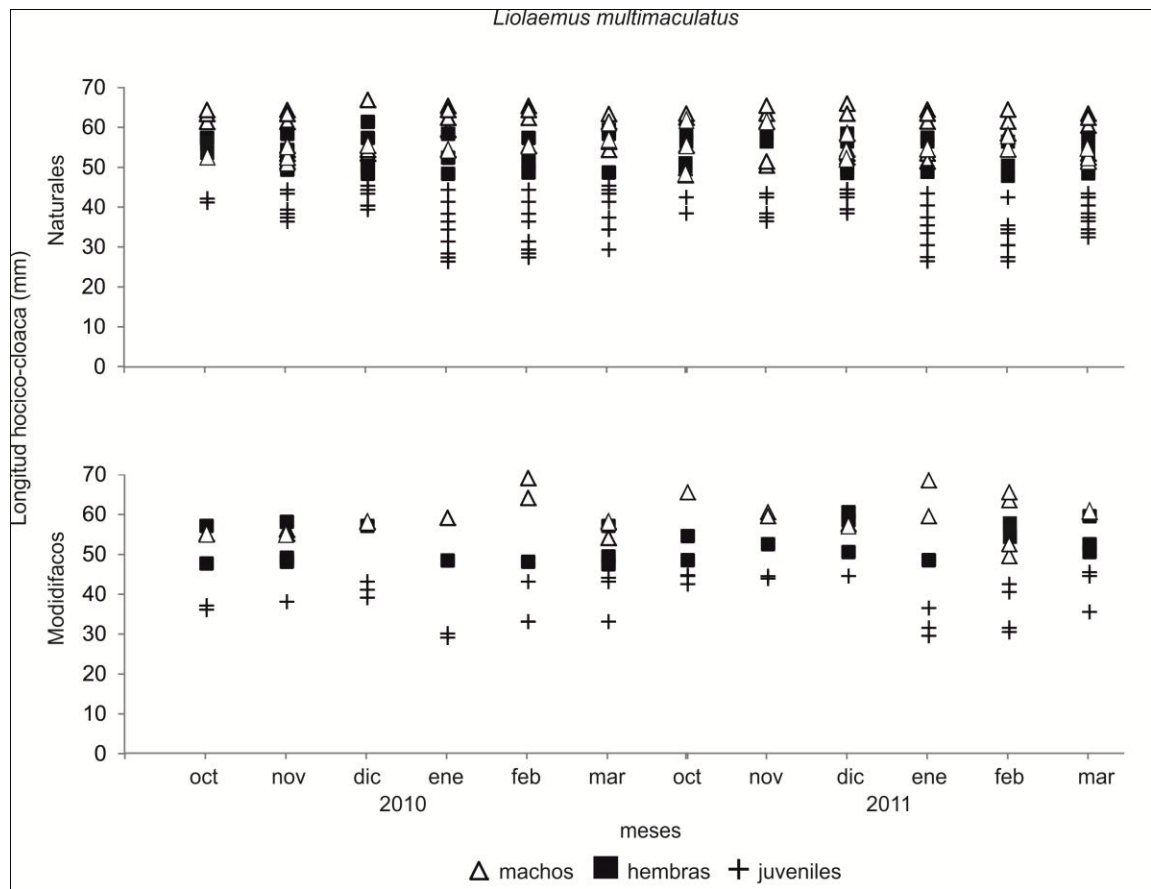
**Figura 2.** Abundancia promedio de *Liolaemus wiegmannii* (n = 30) y *L. multimaculatus* (n = 20) en zonas con diferente grado de cobertura por *Acacia longifolia*. Las barras verticales indican el desvío estándar y las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la prueba Dunn a posteriori ( $\alpha = 0,05$ ).

**Fenología:** tanto en hábitats modificados como naturales, el patrón fenológico de *Liolaemus wiegmannii* mostró tendencias similares durante los años 2010 y 2011 (Tabla 1; Fig. 3). En primavera, (de octubre a diciembre), las poblaciones de *L. wiegmannii* estuvieron compuestas casi en su totalidad, por adultos en más de un 97 %, (LHC: > 42 cm) quienes a su vez fueron significativamente menos abundantes en hábitats modificados que en naturales (Tabla 1, Fig. 3). En este período los registros de juveniles (LHC  $\leq$  42 mm) fueron muy escasos en ambos tipos de hábitats sin diferir significativamente entre sí (Tabla 1, Fig. 3). En verano, (de enero a marzo), la abundancia de juveniles aumentó significativamente respecto de la hallada en primavera (Tabla 1, Fig. 3). En esta estación las poblaciones estuvieron compuestas en más de un 60 %, por juveniles; y a su vez la abundancia de los adultos disminuyó significativamente respecto de los valores registrados en primavera (Tabla 1; Fig. 3). Durante enero y febrero los juveniles alcanzaron su pico de abundancia como consecuencia del nacimiento de las crías (LHC  $\leq$  30 mm), y luego en marzo todos los juveniles tuvieron mayor tamaño (LHC: 31-41 mm, Fig. 3). En verano, tanto juveniles como adultos de *L. wiegmannii* fueron significativamente más abundantes en los hábitats naturales que en los modificados (Tabla 1; Fig. 3). En los hábitats modificados durante el verano del 2010 se registró una abundancia significativamente mayor, de juveniles (15 % del total), que en el verano del 2011, mientras que el número de adultos no varió significativamente (Tabla 1; Fig. 3).



**Figura 3.** Patrón fenológico de *L. wiegmannii* por tamaño (longitud hocico-cloaca) en hábitats modificados por *Acacia longifolia* y en naturales durante entre octubre y marzo de 2010 y 2011.

Por su parte, el patrón fenológico de *Liolaemus multimaculatus* registrado durante 2010 y 2011 mostró tendencias similares tanto en hábitats modificados como en naturales (Tabla 1; Fig. 4). A lo largo de todo el período de estudio, tanto la abundancia de adultos como la de juveniles fue significativamente mayor en hábitats naturales que en modificados (Tabla 1; Fig. 4). En primavera se registró una abundancia significativamente mayor de adultos que de juveniles, (aproximadamente un 80 %), (Tabla 1; Fig. 4). Durante el verano la abundancia de juveniles se incrementó significativamente respecto de los valores que presentó en la primavera e igualó a la de adultos, ya que en enero y febrero se registró un pico de juveniles de tamaño más pequeño (LHC < 35 mm) que el de los hallados en los otros meses (Tabla 1; Fig. 4). Además, la abundancia de adultos en verano no difirió significativamente de la que presentaron durante la primavera (Tabla 1; Fig. 4).



**Figura 4.** Patrón fenológico de *L. multimaculatus* por tamaño (longitud hocico-cloaca) en hábitats modificados por *Acacia longifolia* y en naturales durante entre octubre y marzo de 2010 y 2011.

|                                  | <i>L. wiegmanni</i> |         |        | <i>L. multimaculatus</i> |         |        |
|----------------------------------|---------------------|---------|--------|--------------------------|---------|--------|
|                                  | gl                  | t       | P      | gl                       | t       | P      |
| Intercepto                       | 826                 | -22,375 | 0,000* | 546                      | -15,196 | 0,000* |
| <u>Hábitat</u>                   |                     |         |        |                          |         |        |
| M vs N                           | 118                 | 7,985   | 0,000* | 78                       | 4,579   | 0,000* |
| <u>Hábitat:Estación</u>          |                     |         |        |                          |         |        |
| M:V vs M:P                       | 826                 | 2,731   | 0,006* | 546                      | -0,095  | 0,923  |
| N:V vs N:P                       | 826                 | 4,232   | 0,000* | 546                      | 0,082   | 0,934  |
| <u>Hábitat:Estación:Edad</u>     |                     |         |        |                          |         |        |
| M:P:J vs M:P:A                   | 826                 | -5,173  | 0,000* | 546                      | -2,601  | 0,009* |
| M:V:J vs M:V:A                   | 826                 | -2,609  | 0,009* | 546                      | 0,075   | 0,940  |
| N:P:J vs N:P:A                   | 826                 | -14,728 | 0,000* | 546                      | -2,986  | 0,002* |
| N:V:J vs N:V:A                   | 826                 | -5,564  | 0,000* | 546                      | -1,312  | 0,190  |
| <u>Hábitat:Estación:Edad:Año</u> |                     |         |        |                          |         |        |
| M:P:A:0 vs M:P:A:1               | 826                 | 0,530   | 0,596  | 546                      | 0,132   | 0,894  |
| M:P:J:0 vs M:P:J:1               | 826                 | 0,012   | 0,990  | 546                      | -0,038  | 0,969  |
| M:V:A:0 vs M:V:A:1               | 826                 | 1,014   | 0,310  | 546                      | 1,434   | 0,151  |
| M:V:J:0 vs M:V:J:1               | 826                 | 4,605   | 0,000* | 546                      | 0,788   | 0,430  |
| N:P:A:0 vs N:P:A:1               | 826                 | 1,083   | 0,279  | 546                      | 0,221   | 0,824  |
| N:P:J:0 vs N:P:J:1               | 826                 | -0,559  | 0,575  | 546                      | 1,801   | 0,072  |
| N:V:A:0 vs N:V:A:1               | 826                 | -3,515  | 0,000* | 546                      | 0,199   | 0,841  |
| N:V:J:0 vs N:V:J:1               | 826                 | 0,084   | 0,932  | 546                      | 0,344   | 0,730  |

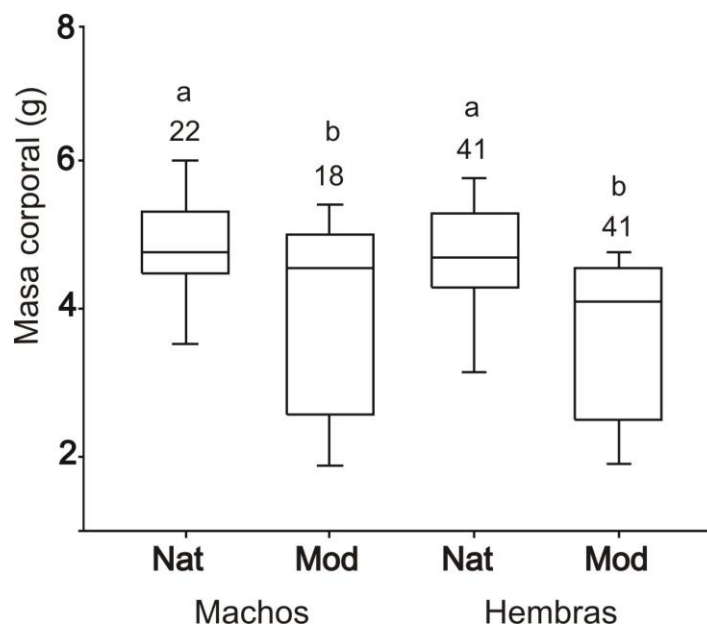
**Tabla 1.** Comparación de la abundancia promedio de individuos de *Liolaemus wiegmanni* y *L. multimaculatus* por trasecto realizada mediante la fijación de diferentes factores de las cuatro variables explicativas (hábitat, estación, edad y año) utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM), la identidad del transecto se asignó como factor aleatorio. Referencias: M = hábitats modificados, N = hábitats naturales, P = primavera, V = verano, J = juvenil, A = adulto, 0 = 2010, 1 = 2011, gl = grados de libertad, t = estadístico de Student, P = valor de probabilidad ( $\alpha = 0,005$ ). (\*) diferencias estadísticamente significativas.

**Proporción de sexos:** la proporción machos:hembras de *Liolaemus wiegmanni* en hábitats modificados (n = 59) fue de 0,54; y si bien no difirió significativamente de la esperada 1:1 se observó una leve tendencia a favor de las hembras. En hábitats naturales (n = 63) la proporción de sexos difirió significativamente de 1:1 y las hembras fueron más abundantes que los machos (Tabla 2, Fig. 3). Por su parte las proporciones de sexos de *L. multimaculatus* tanto en hábitats modificados (n = 60) como en naturales (n = 68) no difirieron significativamente de 1:1 (Tabla 2, Fig. 4).

| Hábitats    | <i>Liolaemus wiegmanni</i> |                 |          | <i>Liolaemus multimaculatus</i> |                 |       |
|-------------|----------------------------|-----------------|----------|---------------------------------|-----------------|-------|
|             | Proporción de sexos        | $\chi^2_{gl 1}$ | P        | Proporción de sexos             | $\chi^2_{gl 1}$ | P     |
| Modificados | 0,54 (59)                  | 3,68            | 0,055    | 0,86 (60)                       | 0,29            | 0,587 |
| Naturales   | 0,35 (63)                  | 44,43           | < 0,001* | 0,85 (68)                       | 0,61            | 0,434 |

**Tabla 2.** Proporción de sexos de *Liolaemus wiegmanni* y *L. multimaculatus* en hábitats modificados por *Acacia longifolia* y en naturales. Entre paréntesis se indica el número de muestras. Referencias:  $\chi^2$ , estadístico de Chi-cuadrado; P, valor de probabilidad, gl, grados de libertad. (\*) diferencias estadísticamente significativas halladas mediante la prueba de Chi-cuadrado con la corrección de Yates ( $\alpha = 0,05$ ).

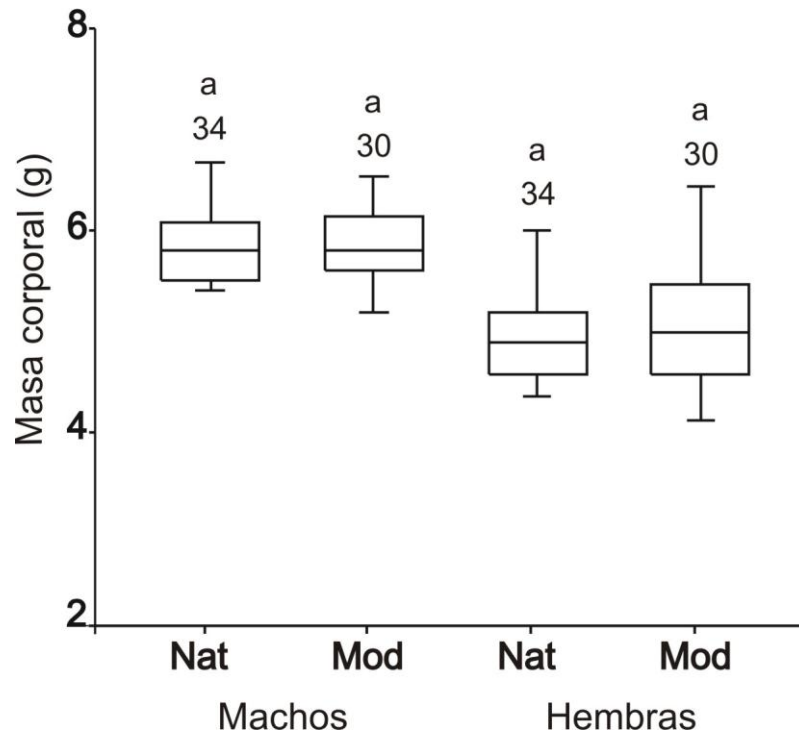
**Tamaño y masa corporal:** el largo hocico-cloaca promedio de los individuos adultos de *Liolaemus wiegmannii* difirió significativamente entre hábitats (Prueba t de Student,  $t = -6,232$ ;  $P < 0,001$ ;  $gl = 120$ ), siendo mayor en los naturales ( $\bar{X} \pm DS$ :  $53,61 \pm 3,82$  mm;  $n = 63$ ) que en los modificados ( $\bar{X} \pm DS$ :  $48,56 \pm 4,94$  mm;  $n = 59$ ). El rango de largo hocico-cloaca en los modificados fue 42,00-56,20 mm y en los naturales 42,56-59,43 mm. La masa corporal de *L. wiegmannii*, difirió significativamente entre las poblaciones de los diferentes tipos de hábitat (ANCOVA:  $F_{1,122} = 6,317$ ;  $P = 0,013$ , LHC como covariable), ya que en los hábitats modificados fue significativamente menor que en los naturales ( $\bar{X} \pm DS$ : Modificados =  $3,71 \pm 1,24$  g;  $n = 59$ ; Naturales =  $4,72 \pm 0,94$  g;  $n = 63$ ; Test de Tukey:  $P < 0,001$ ; Apéndice 3.1; Fig. 5). Por otra parte, no se hallaron diferencias significativas entre sexos (ANCOVA:  $F_{1,122} = 3,248$ ,  $P = 0,0515$ ) ni tampoco se encontraron interacciones significativas entre hábitat y sexo (ANCOVA:  $F_{1,122} = 1,229$ ;  $P = 0,269$ ; Apéndice 3.1; Fig. 5).



**Figura 5.** Masa corporal (en gramos) de machos y hembras adultos de *Liolaemus wiegmanni* en hábitats modificados (Mod) y naturales (Nat). Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango, los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3, los números sobre las barras indican el número de muestras y las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la el test de Tukey a posteriori ( $\alpha = 0,05$ ).

El largo hocico-cloaca de *Liolaemus multimaculatus* no varió significativamente entre hábitats (Prueba t de Student:  $t = 0,035$ ;  $P = 0,972$ ;  $gl = 126$ ). El rango de LHC de en los modificados fue 45,70-69,00 mm,  $\bar{X} \pm DS$ :  $55,87 \pm 5,23$  mm ( $n = 60$ ), y en los naturales 47,90-67,30 mm,  $\bar{X} \pm DS$ :  $55,84 \pm 5,19$  mm ( $n = 68$ ). El largo hocico-cloaca promedio de los individuos adultos de *L. multimaculatus* difirió significativamente entre los sexos (Prueba t de Student:  $t = -9,681$ ;  $P < 0,001$ ;  $gl = 126$ ), siendo de mayor tamaño los machos ( $\bar{X} \pm DS$ :  $59,20 \pm 4,48$  mm;  $n =$

64) que las hembras ( $\bar{X} \pm DS$ :  $52,51 \pm 3,39$  mm;  $n = 64$ ). No obstante, no se hallaron diferencias significativas entre la masa corporal entre los sexos ( $\bar{X} \pm DS$ : Machos =  $5,86 \pm 0,48$  g; Hembras =  $5,03 \pm 0,73$  g; ANCOVA:  $F_{1,128} = 0,725$ ;  $P = 0,395$ ), ni entre los diferentes hábitats (ANCOVA:  $F_{1,128} = 0,819$ ;  $P = 0,367$ ) ni tampoco interacciones significativas entre hábitat y sexo ( $F_{1,128} = 1,106$ ;  $P = 0,294$ ; Apéndice 3.2, Fig. 6).



**Figura 6.** Masa corporal de machos y hembras adultos de *Liolaemus multimaculatus* en hábitats modificados (Mod) y naturales (Nat). Las barras horizontales indican las medianas, las verticales el rango, los límites superior e inferior de cada caja representan los cuartiles 1 y 3 (25 y 75%, respectivamente), los números sobre las barras indican el número de muestras y las letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas según la el test de Tukey a posteriori ( $\alpha = 0,05$ ).

## DISCUSIÓN

En los hábitats con pastizales psamófilos naturales de la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Buenos Aires las poblaciones de *Liolaemus wiegmanni* fueron tres veces más abundantes que en hábitats con pastizales modificados por *Acacia longifolia*. A su vez, en los sitios poco modificados que presentaron una cobertura relativamente baja de acacias (menos del 25 % del área total) y predominancia del pastizal nativo, se registró la mayor abundancia de *L. wiegmanni* ( $\bar{X} = 1,68$  individuos/transecto) la cual decayó hasta valores menores a la mitad en las zonas donde el pastizal nativo fue reemplazado en gran parte (más del 75 % del área total) por bosques de acacia. Por su parte, *L. multimaculatus* mostró una tendencia similar, ya que sus poblaciones fueron casi dos veces más abundantes en los hábitats naturales que en los modificados. La mayor abundancia se observó en las zonas que conservaron las tres cuartas partes o más de su superficie cubierta por el pastizal nativo ( $\bar{X} = 1,50$  individuos/transecto), mientras que en aquellas donde la cobertura de *A. longifolia* sobrepasó la cuarta parte del área, la abundancia relativa de *L. multimaculatus* disminuyó drásticamente a menos de la tercera parte.

La fisonomía de la vegetación puede jugar un rol determinante en la selección de hábitatafectando directamente la abundancia de lagartijas. Estudios en regiones subtropicales de Brasil (Rocha y Bergallo 1992) y templadas de Estados Unidos (Bateman et al. 2008, Bateman y Ostoja 2012), Australia (Valentine 2006, Garden et al. 2007), Nueva Zelanda (Towns y Elliott 1996) y Argentina (Vega et al. 2000) han detectados diversas alteraciones antrópicas que modificany/o reducen la disponibilidad de vegetación propicia para varias especies de lagartijas, generando drásticas reducciones en su abundancia. En la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Buenos Aires, *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* utilizaron como sitio de perchado y de refugio con mayor frecuencia a las especies de plantas arbustivas y herbáceas del pastizal

psamófilo nativo tal como también lo indicaron Kacoliris et al. (2009a, 2010), Block et al. (2012) y en este caso, por lo general evitaron los árboles de *A. longifolia* (ver Capítulo IV). El canopeo relativamente abierto de los arbustos y de las hierbas nativas ofrece rangos de temperaturas (arbustos: 33,50-39°C, hierbas: 28,50-43,75°C) que incluyen a las preferidas por *L. wiegmannii* (36,88-39,04 °C; Stelatelli et al 2013) y *L. multimaclatus* (34,05-37,13°C; Stelatelli et al 2013) permitiéndoles mantener un ajuste adecuado de sus funciones vitales (Ver Capítulo III), mientras que los árboles de *A. longifolia* aumentaron el sombreado generando microhábitats con temperaturas ambientales bajas (31,00-31,50°C) en detrimento de su capacidad termorregulatoria (Ver Capítulo III ). Los presentes resultados muestran además que en áreas modificadas, el reemplazo creciente de las especies vegetales del pastizal nativo por parches de acacias se halla asociado a una caída brusca de la abundancia de estas lagartijas, lo cual coincide con las observaciones hechas por Valentine et al. (2007), Downes y Hoefler (2007) y Hawlena et al. (2010) quienes mencionan que las poblaciones de lagartijas se ven diezmadas en los sitios con vegetación exótica dado que pueden ser térmicamente desfavorables, tener menor disponibilidad de presas y/o incrementar el riesgo de ser depredadas.

En la Barrera Medanosa Oriental bonaerense la modificación de la estructura del hábitat generada por *A. longifolia* no alteró la fenología de *L. wiegmannii* ni la de *L. multimaclatus*, desde octubre hasta marzo de los años 2010 y 2011. De acuerdo con estos resultados y con lo hallado para *L. wiegmannii* por Martori et al. (1998) y para *L. multimaclatus* por Vega (1997, 2001) la fenología de estas dos especies sí podría verse influenciada por las variaciones climáticas estacionales. Del mismo modo que Cruz et al. (1998, 1999), Fitzgerald et al. (1999) y Pianka y Vitt (2003) mencionan para otras especies cuyo patrón fenológico está determinado no solo por factores genéticos sino también por factores climáticos locales, como el régimen de precipitaciones o la estacionalidad térmica. En ambas especies se observaron variaciones

estacionales en la abundancia de clases de edades, sin hallar diferencias entre periodos equivalentes de 2010 y 2011. La estructura etaria de *L. wiegmanni* varió considerablemente dependiendo del periodo del año, en primavera (octubre-diciembre) la población estuvo constituida en casi en su totalidad por adultos y en verano (enero-marzo) predominaron los juveniles como consecuencia del nacimiento de las crías (LHC: < 30 mm, Martori et al. 1998, Fig. 3). Por su parte, en *L. multimaculatus* durante la primavera se registraron tanto juveniles como adultos, siendo más abundantes estos últimos. En verano la abundancia de juveniles aumentó notablemente respecto de la primavera e igualó a la de adultos como resultado del nacimiento de las crías (LHC:  $\leq$  35 mm, Vega et al. 1997, 2001, Fig. 4). Estas diferencias reflejan las distintas estrategias reproductivas de estas dos especies de lagartijas, ya que *L. wiegmanni* es semelpara (Martori et al. 1998) y *L. multimaculatus* es iteropara (Vega 2001). El patrón fenológico hallado en *L. wiegmanni* coincide con el descrito por Martori et al. (1998) y Vega (2001) quienes mencionan que la distribución de edades en esta especie pasa de ser bimodal durante el verano a unimodal en la primavera siguiente debido a la fusión de las cohortes como resultado del crecimiento rápido de los juveniles, que alcanzan la talla mínima de madurez sexual (LHC: 42 mm, Martori y Aun 1997) dentro del primer año de vida, y de la muerte de los adultos mayores asociadas a la semelparidad. Por otro lado, según Vega (2001) en las barreras medanosas de la costa bonaerense, donde estas dos especies conviven en simpatria, los nacimientos de las crías de *L. wiegmanni* y *L. multimaculatus* ocurre durante los meses de verano (enero y febrero); pero a diferencia de lo que sucede con *L. wiegmanni*, los juveniles de *L. multimaculatus* no alcanzan la talla mínima de madurez sexual (LHC: 48 mm, Vega 1997) durante su primer año de vida. Entonces, la distribución de edades bimodal hallada en *L. multimaculatus* a lo largo de todo el año es el resultado del crecimiento relativamente más lento

de los individuos en comparación con *L. wiegmannii*, y consecuentemente tanto la población de juveniles como la de adultos estarían constituidas por cohortes nacidas en diferentes años.

La proporción sexual 1:1 es la proporción más frecuente en lagartijas (Turner 1977), tal como las halladas en este trabajo para *L. multimaculatus* y por Rocha (1998) para *Liolaemus lutzae*. *Liolaemus wiegmannii* en hábitats naturales mostró una desviación a favor de las hembras; en cambio en hábitats modificados no se hallaron diferencias significativas entre la proporción de machos y de hembras, aunque cabe destacar que el valor probabilístico de rechazo fue bajo ( $P = 0,055$ ) observándose una tendencia a favor de las hembras. En el caso de *L. wiegmannii* podría sugerirse que se trataría de una especie poligínica cuyos machos son territoriales e incluyen dentro de ámbito de hogar a varias hembras, dado que en los sitios estudiados fue frecuente observar un macho compartiendo su territorio (bajo un mismo arbusto) con dos o tres hembras, tal como fue mencionado para *Liolaemus koslowskyi* (Frutos 2001), *Liolamus quilmes* (Halloy y Robles 2002) y otras especies de lagartijas poligínicas de los géneros *Liolaemus* (Manzur y Fuentes 1979), *Anolis* (Schoener y Schoener 1982) y *Tropidurus* (Van Sluys 2000), en las cuales la proporción de los machos es menor dado que se ajusta a la demografía de las hembras, el sexo limitante.

La condición corporal (el peso en relación al largo hocico-cloaca) de machos y hembras adultos de *L. wiegmannii* fue significativamente menor en los hábitats con acacias que en los naturales. En estos ambientes sus individuos presentaron un largo hocico cloaca promedio cinco milímetros menor y pesaron en promedio un 22 % menos que los individuos de hábitats naturales. Las longitudes hocico cloaca promedio registradas para adultos de esta especie en ambos tipos de hábitats ( $\bar{X} \pm DS$ : Modificados =  $48,56 \pm 4,94$  mm; Naturales =  $53,61 \pm 3,82$  mm) se ubican dentro del rango de 42 a 58 mm que Martori y Aun (1997) mencionan para adultos de

una población de *L. wiegmannii* de Córdoba. En los sitios con acacias el crecimiento de *L. wiegmannii* podría verse afectado negativamente como consecuencia del uso de parches de baja aptitud térmica y la consiguiente disminución de su eficiencia termorreguladora (Stellatelli et al. 2013a, ver Capítulo V). Este hallazgo coincide con lo mencionado por Sinervo y Adolph (1989), Avery (1976; 1978) y Adolph y Porter (1993) quienes hallaron que las fluctuaciones térmicas ambientales inducen variaciones en la tasa de crecimiento de las lagartijas, independientemente de los factores genéticos involucrados, ya que los individuos expuestos a temperaturas ambientales bajas alcanzan tamaños corporales menores que aquellos que se desarrollan bajo condiciones térmicas favorables. También es posible que en los hábitats modificados, *L. wiegmannii* reasigne su presupuesto energético gastando más energía en el comportamiento de escape de los depredadores, dado que allí recorre mayores distancias que en los naturales para conseguir refugios propicios (ver Capítulo IV). En relación a esto último se ha probado para *Iberolacerta cyerini* (Amo et al. 2007) y *Podarcis hispanica* (Rodríguez-Prieto et al. 2010) que el aumento del riesgo de depredación asociado al incremento del gasto de energía en la huida conduce a un detrimento de la condición corporal.

Contrariamente a *Liolaemus wiegmannii*, la condición corporal de *L. multimaculatus* no difirió significativamente entre hábitats modificados y naturales, ya que como se mencionó en capítulos anteriores esta lagartija se comporta como una especialista en el uso de espacios abiertos de dunas frontales con escasa cobertura vegetal evitando el uso de parches modificados con acacias (ver capítulos III y IV). Por consiguiente todos sus individuos se desarrollan en condiciones de recursos térmicos, antidepredatorios y posiblemente tróficos propicios. Estos resultados aportan evidencias de que la proliferación de *A. longifolia* sobre los pastizales psamófilos de la barrera medanosa oriental de la provincia de Buenos Aires afecta negativamente las abundancias de *L. wiegmannii* y de *L. multimaculatus*, además de restringir la condición

corporal de *L. wiegmanni*. Durante los dos años de este estudio las poblaciones de ambas especies mantuvieron tamaño, estructura etaria y proporciones de sexos relativamente estables, ya que a escalas temporales relativamente cortas los parámetros poblacionales en lagartijas tienden a mantenerse relativamente constantes (Schoener 1983). Debido a esto, se recomienda continuar con los monitoreos durante un periodo de tiempo más prolongado a fin de obtener mayor cantidad de información que permita evaluar posibles cambios en sus parámetros que afecten la viabilidad de las poblaciones de estas especies de *Liolaemus* a lo largo de la Barrera Medanosas Oriental bonaerense.

## CONCLUSIONES

En los últimos cuarenta años la Barrera Medanosa Oriental de la provincia de Buenos Aires ha estado sujeta al progresivo avance de la barrera urbana como resultado del incremento del interés turístico por algunas de las localidades allí emplazadas. Esto ha promovido una transformación del paisaje, y uno de los aspectos centrales de esta transformación consiste en la forestación de las dunas con fines estabilizadores, ornamentales y turísticos. Dicha forestación ha incluido históricamente el cultivo de diversas especies exóticas entre las que se destaca *Acacia longifolia*. La introducción de acacias en diferentes sitios de la franja medanosa bonaerense ha alterado las condiciones físicas y estructurales del pastizal pampeano nativo repercutiendo sobre las comunidades de plantas y animales nativos (Faggi et al. 2010, Faggi y Dadón 2010, 2011). En esta Barrera medanosa las lagartijas arenícolas *Liolaemus wiegmanni* y *Liolaemus multimaculatus* prefieren permanecer en microhábitats con vegetación nativa evitando utilizar los sitios con *A. longifolia*. El avance de *A. longifolia* ha generado una progresiva disminución de la cantidad y calidad del hábitat, ocasionando la reducción de la abundancia de *L. wiegmanni* hasta casi la tercera parte y de *L. multimaculatus* hasta menos de la mitad respecto de la presentan en los hábitats naturales. El mediano canopeo y la escasa cobertura de hojarasca presentes en microhábitats de vegetación nativa, principalmente en arbustos y hierbas de tallos erectos, son características estructurales propicias para el desempeño fisiológico y conductual de las lagartijas. En estos microhábitats encuentran protección y refugio contra los depredadores y, al mismo tiempo, el espectro de temperaturas preferidas para desarrollar de sus actividades vitales. En cambio, los microhábitats resultantes en áreas modificadas por *A. longifolia* presentan condiciones térmicas y estructurales poco favorables. A pesar de ello, *L. wiegmanni* es capaz de establecerse en sitios donde los ejemplares de acacia se presentan en forma aislada mostrando

cierta flexibilidad ante la presencia de *A. longifolia*, aunque esto incida negativamente sobre su termorregulación y condición corporal. Contrariamente, *L. multimaculatus* ante el avance de *A. longifolia* restringe su distribución espacial casi exclusivamente a aquellos parches que aún conservan características estructurales y térmicas similares a las de los hábitats naturales. Además la presencia de acacias también alteraría la percepción del peligro por parte de las lagartijas, ya que las dos especies varían sus mecanismos defensivos ante los cambios ambientales generados por las acacias. En los hábitats modificados *L. wiegmanni* comienza a huir antes y recorre mayores distancias que en los hábitats naturales para alcanzar los refugios entre la vegetación nativa, ya que las plantas nativas están menos disponibles en los hábitats modificados que en los naturales. Por otro lado, *L. multimaculatus* varía el tipo de estrategia antidepredatoria dependiendo del hábitat, en los modificados recurre más a la cripsis que a la huida tendiendo a permanecer más tiempo inmóvil, inversamente a su performance en hábitats naturales en donde huye rápidamente hacia la vegetación permaneciendo menos tiempo inmóvil sobre la arena descubierta.

Estos resultados evidencian que la proliferación de *A. longifolia* sobre los pastizales psamófilos de la barrera medanosa oriental de la provincia de Buenos Aires afecta negativamente la supervivencia de *L. wiegmanni* y de *L. multimaculatus*, ya que luego de que *A. longifolia* se establece en los pastizales costeros nativos ambas especies de lagartijas deben afrontar el reemplazo de su hábitat nativo permaneciendo en sitios poco favorables para su supervivencia o emigrando hacia los parches naturales remanentes que son más adecuados pero que están sujetos a un proceso continuo de degradación. La conservación de las especies de lagartijas en las dunas de arena a lo largo de la costa bonaerense de Argentina debe considerar seriamente la preservación de los pastizales nativos y la reducción o eliminación del impacto de la vegetación exótica y potencialmente invasora sobre estos ambientes. Se sugiere que al momento de

establecer sitios destinados para la conservación se tengan en cuenta las características fisonómicas, estructurales y térmicas que prefieren estas lagartijas, como las que proveen los arbustos de *Discaria americana* y *Baccharis notoserghii*. También se recomienda la implementación de técnicas para la erradicación y el manejo de *A. longifolia*, como el control mecánico combinado con la eliminación de la hojarasca y del banco de semillas, esto además podría ir acompañado con otras medidas complementarias, tales como la propagación de especies nativas o incendios controlados para agotar el banco de semillas de esta especie potencialmente invasora (Marchante et al. 2009, 2011). Estas estrategias pueden contribuir a evitar o reducir el avance de *A. longifolia* y de otras plantas exóticas en los espacios destinados a la conservación, como la Reserva Natural Faro Querandí, a fin de preservar la integridad este ecosistema tan amenazado. Finalmente, se recomienda que antes de la implementación de los planes futuros de forestación en las dunas costeras de Buenos Aires se consideren las consecuencias perjudiciales que esta práctica genera en los ecosistemas nativos.

## REFERENCIAS

- Abdala, C.S., R.V. Semhan, D.L. Moreno Azócar, M. Bonino, M.M. Paz y F. Cruz. 2012. Taxonomy study and morphology based phylogeny clade *Lioaemus melanops* grupo (Iguania: Liolaemidae), with the descriptions of three new taxa. *Zootaxa* 3163:1- 32.
- Abdala, C.S., A.S. Quinteros, F. Arias, S. Portelli y A. Pallavechino. 2011. A new species of the *Liolaemus darwini* group (Iguania: Liolaemidae) from Salta Province, Argentina. *Zootaxa* 2968:26-38.
- Abdala, C.S. 2007. Phylogeny of the boulengeri group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538:1-84.
- Acosta, J.C., F. Murua y G. Ortiz. 1996. Primera cita de *Liolaemus wiegmanni* (Sauria: Tropiduridae) para la provincia de San Juan, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 10:74-75.
- Adolph, S.C. y W. Porter. 1993. Temperature, activity and lizard life histories. *The American Naturalist* 142: 273- 295.
- Akcakaya, H.R., M.A. McCarthy, y J.L. Pearce. 1995. Linking landscape data with population data viability analysis: management options for the helmeted honeyeater *Lichenostomus melanops cassidix*. *Biological conservation* 73:169-176.
- Alberio, C., O. Stelletti, V. Comparatore y L. Vega. 2011. Impact of invasive *Acacia longifolia* and *Populus alba* on native flora and fauna of a coastal natural grassland. Proceeding of IX International Rangeland Congress, Rosario, Argentina. 61 p.
- Amo, L., P. López y J. Martín. 2007. Habitat deterioration affects body condition of lizards: A behavioral approach with *Iberolacerta cyreni* lizards inhabiting ski resorts. *Biological Conservation* 135:77-85.
- Amo, L., P. López y J. Martín. 2006. Refuge use: A conflict between avoiding predation and losing mass in lizards. *Physiology y Behavior* 90:334-343.
- Anderson, L. y S. Burgin. 2008. Patterns of bird predation on reptiles in small woodland remnant edges in peri-urban north-western Sydney, Australia. *Landscape Ecology* 23:1039-1047.
- Andrews, R.M., F.R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz y F. Rodríguez-Romero. 1999. Field and selected body temperatures of the lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 33:93-100.
- Angert, A.L., D. Hutchison, D. Glossip y J.B. Losos. 2002. Microhabitat use and thermal biology of the collared lizard (*Crotaphytus collaris collaris*) and fence lizard (*Sceloporus undulatus hyacinthinus*) in Missouri glades. *Journal of Herpetology* 36:23-29.

- Angilletta, M.J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University press, Oxford, New York.
- Angilletta, M.J., P.H. Niewiarowski y C.A. Navas. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249-268.
- Attum, O., P. Eason y G. Cobbs. 2007. Morphology, niche segregation, and escape tactics in a sand dune lizard community. 68:564-573.
- Aun, L., R. Martori y C. Rocha. 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.
- Avery, R. A. 1978. Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species from central Italy. *Journal of Animal Ecology* 47: 143-158.
- Avery, R. A. 1976. Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae, 245-259 p. En: Morphology and biology of reptiles. A.d'A. Bellairs, C.B. Cox (Eds). London Academic Press.
- Ávila, L.J., L.E. Martínez y M. Morando. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa* 3616: 201-238.
- Ávila, L.J., L.E. Martínez y M. Morando. 2010. Lista de las lagartijas y anfisbaenas de Argentina: una actualización. Centro Nacional Patagónico CENPAT-CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina. Consultada el 27 de mayo de 2013 desde <http://www.losquesevan.com>
- Ávila, L.J., M. Morando, D.R. Perez y J.W. Sites Jr. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmannii* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa* 2234:39-55.
- Ávila, L.J., M. Morando y J.W. Sites Jr. 2006. Inferring evolutionary processes in “inertial species” – an example in Patagonian lizards of the *Liolaemus fitzingerii* complex (Squamata: Liolaemidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 89:241-275.
- Ávila, L.J. 2003. A new species of *Liolaemus* (Squamata:Liolaemidae) from Northeastern Argentina and Southern Paraguay. *Herpetologica* 59:282-291.
- Ávila, J.L., R. Montero y M. Morando. 2000. Categorización de las lagartijas y anfisbénidos de Argentina. En E. Lavilla, E. Richard y G.J. Scrocchi (Eds): Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina, 51-74 pp. San Miguel de Tucumán: Asociación Herpetológica Argentina.

- Bateman, H.L. y S.M. Ostoja. 2012. Invasive woody plants affect the composition of native lizard and small mammal communities in riparian woodlands. *Animal Conservation* 15:294-304.
- Bateman, H.L., A. Chung-MacCoubrey y H.L. Snell. 2008. Impact of non-native plant removal on lizards in riparian habitats in the Southwestern United States. *Restoration Ecology* 16:180-190.
- Bauwens, D., P.E. Hertz y A.M. Castilla. 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77:1818-1830.
- Bender, D.J., T.A. Contreras, y L. Fahrig. 1998. Habitat loss and population decline: a meta-analysis of the patch size effect. *Ecology* 79:517-533.
- Berger, S., M. Wikelski, L.M Romero, E.K.V. Kalko y T. Rödl. 2007. Behavioral and physiological adjustments to new predators in an endemic island species, the Galápagos marine iguana. *Hormones and Behavior* 52:653-663.
- Bertoncello, R. 1989. Turismo, medio ambiente y organización del espacio. La Atlántida Argentina”, provincia de Buenos Aires”. Ponencia presentada al Encuentro de geógrafos Latinoamericanos, Montevideo, marzo de 1989. Consultado el 27 de mayo de 2013 desde <http://observatoriogeograficoamericalatina.org.mx/egal2/Geografiasocioeconomica/Geografiaturistic/01.pdf>
- Biondi, L.M., M. S. Bó y M. Favero. 2005. Dieta del chimango (*Milvago chimango*) durante el periodo reproductivo en el sudeste de la provincia de buenos aires, argentina. *Ornitologia Neotropical* 16:31-42.
- Blair, R.B. 1996. Land use and avian species diversity along an urban gradient. *Ecological Applications* 6:506-519.
- Blázquez, M.C., R. Rodríguez-Estrella y M. Delibes. 1997. Escape behavior and predation risk of mainland and island spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Ethology* 103:990-998.
- Block, C., L. Vega y O.A. Stelletti. 2012. Vegetation refuges of a sand lizard assemblage. *Journal of Herpetology* 46:608-613.
- Blouin-Demers, G.P. y J. Weatherhead. 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. *Journal of Animal Ecology* 70:1006-1013.
- Bonenfant, M. y D.L. Kramer. 1996. The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. *Behavioral Ecology* 7:299-303.

- Boulenger, G.A. 1885. A list of reptiles and batrachians from the Province Rio Grande do Sul, Brazil, sent to the Natural-History Museum by Dr. H. von Ihering. The Annals and Magazine of Natural History (5) 15 (87): 191-196.
- Bradley, G., 1995. Urban forest landscapes: integrating multi-disciplinary perspectives. En: G, Bradley (Ed.): Urban Forest Landscapes: Integrating Multidisciplinary Perspectives, 3-12 pp. University of Washington Press, Seattle.
- Braithwaite, R.W., W.M. Lonsdale y J.A. Estbergs. 1989. Alien vegetation and native biota in tropical Australia: the impact of *Mimosa pigra*. Biological Conservation 48:189-210.
- Brodie Jr, E.D., D.R. Formanowicz Jr y E.D. Brodie III. 1991. Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. Ethology Ecology and Evolution 3:73-77.
- Brown, G. W. 2001. The influence of habitat disturbance on reptiles in a box-ironbark eucalypt forest of southeastern Australia. Biodiversity Conservation 10:161-76.
- Bujes, C.S. y L. Verrastro. 2006. Thermal biology of *Liolaemus occipitalis* (Squamata, tropiduridae) in the coastal sand dunes of Rio Grande do Sul, Brazil. Brazilian Journal of Biology 66:945-954.
- Bullock, J.M. 1996. Plant competition and community dynamics. En: A. Illius y J. Hodgson (Eds): The ecology and management of grazing systems, 69-100pp. CAB International, Wallingford.
- Bulova, S.J. 1994. Ecological correlates of population and individual variation in antipredator behavior of two species of desert lizards. Copeia 1994:980-992.
- Burger, J. y M. Gochfeld. 1993. The importance of the human face in risk perception by black iguanas, *Ctenosaura similis*. Journal of Herpetology 27:426-430.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 1998: Model selection and inference: a practical information theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Byers, C.R., R.K. Steinhorst y P.R. Krausman. 1984. Clarification of the technique for analysis of utilization-availability data. Journal of Wildlife Management 48:1050-1053.
- Cabrera, A. y E. Zardini. 1978. Manual de la Flora de los alrededores de Buenos Aires, segunda edición, ACME. Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica XIV (1-2):1-42.
- Cabrera, A.L. 1941. Las comunidades vegetales de las dunas costaneras de la Provincia de Buenos Aires. D. A. G. I. Publicaciones técnicas 1:5-44.

- Caldevilla, G.F. y A. M. Quintillán. 2002. Plan para la eliminación de una forestación con impactos negativos en el Monumento Natural de Dunas y Costa Atlántica (Dpto de Rodia, Uruguay). Acta de las XIV Jornadas Forestales de Entre Ríos, Concordia, Argentina. 24 y 25 de Octubre 1-12 pp.
- Canevari, M., P. Canevari, G.R. Carrizo, J. Rodríguez Mata y R.J. Stranek. 1991. Nueva guía de las aves argentinas, Tomo II. Fundación Acindar, Buenos Aires, Argentina.
- Carretero, M.A., R. Vasconcelos, M. Fonseca, A. Kaliontzopoulou, J.C. Brito, D.J. Harris y A. Pererad. 2006. Escape tactics of two syntopic forms of the *Lacerta perspicillata* complex with different colour patterns. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1594-1603.
- Carter, E.T. 2012. Impacts of invasive plants on resource selection and thermoregulation by the Northern Copperhead (*Agkistrodon contortrix mokasen*). Master Thesis. Indiana University–Purdue University Fort Wayne, United States.
- Castellano, M.J. y T.J. Valone. 2006. Effects of livestock removal and perennial grass recovery on the lizards of a desertified arid grassland. *Journal of Arid Environments* 66:87-95.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, noreste y este de la Argentina. Museo Regionali di Scienze di Torino, Torino, Italia.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Museo Regionali di Scienze Naturali di Torino, Italia. Monografie IV.
- Cei, J.M. 1979. A reassessment of the genus *Ctenoblepharis* (Reptilia, Sauria, Iguanidae) with description of a new subspecies of *Liolaemus multimaculatus* from Western Argentina. *Journal of Herpetology* 13:297-302.
- Cei, J.M. 1979. Nota preliminar sobre la distribución geográfica de *Liolaemus wiegmanni* (Duméril y Bibron) (Sauria-Iguanidae). Publicaciones Ocasionales del Instituto de Biología Animal. Universidad Nacional de Cuyo. Serie Científica Nro. 14:1-4.
- Cei, J.M. 1974. Two new species of *Ctenoblepharis* (Reptilia: Iguanidae) from the arid environment of central Argentina (Mendoza Province). *Journal of Herpetology* 8:71-75.
- Cody L.M. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, London.
- Costantini, D. y G. Dell’Omo. 2010. Sex specific predation on two lizard species by Kestrels. *Russian Journal of Ecology* 41: 99-101.
- Costantini, D., E. Bruner, A. Fanfani y G. Dell’Omo. 2007. Male-biased predation of western green lizards by Eurasian kestrels. *Naturwissenschaften*, 94:1015-1020.
- Cooch, E.G. y A.A. Dhondt. 2004. Population dynamics. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 469-470.

- Cooper, W.E. 2010. Escape tactics and effects of perch height and habituation on flight initiation distance in two Jamaican anoles (Squamata: Polychrotidae). *Revista de Biología Tropical* 58:1199-1209.
- Cooper, W.E., D. Hawlena y V. Pérez-Mellado. 2009. Islet tameness: escape behavior and refuge use in populations of the Balearic lizard (*Podarcis lilfordi*) exposed to differing predation pressure. *Canadian Journal of Zoology* 87:912-919.
- Cooper, W.E. 2009a. Theory Successfully predicts hiding time: new data for the lizard *Sceloporus virgatus* and a review. *Behavioral Ecology* 20:585-592.
- Cooper, W.E. 2009b. Optimal escape theory predicts escape behaviors beyond flight initiation distance: risk assessment and escape by striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). *Current Zoology* 55:123-131.
- Cooper, W.E. y D.S. Wilson. 2007: Sex and social costs of escaping in the striped plateau lizard *Sceloporus virgatus*. *Behavioral Ecology* 18:764-768.
- Cooper, WE y M.J. Whiting. 2007. Universal optimization of flight initiation distance and habitat-driven variation in escape tactics in a Namibian lizard assemblage. *Ethology* 113:661-672.
- Cooper, W.E. 2003. Risk factors affecting escape behavior by the desert iguana, *Dipsosaurus dorsalis*: speed and directness of predator approach, degree of cover, direction of turning by a predator, and temperature. *Canadian Journal of Zoology* 81:979-984.
- Cooper, WE. 2000. Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). *Behaviour* 137:1299-315.
- Cooper, W.E. 1998. Effects of refuge and conspicuousness on escape behavior by the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*). *Amphibia-Reptilia* 19:103-108.
- Cooper, W.E. 1997. Escape by a refuging prey, the broadheaded skink (*Eumeces laticeps*). *Canadian Journal of Zoology* 75:943-947.
- Cozzo, D., 1976. Tecnología de la forestación en la Argentina y América Latina. Ed. Hemisferio Sur SRL., Buenos Aires.
- Crawley, M. J. 2007: *The R Book*. John Wiley y Sons Ltd., the Atrium, Southern Gate, Chichester, UK.
- Cruz, F.B., L.A. Fitzgerald, R.E. Espinoza y J.A. Schulte. 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., E. Teisaire, L. Nieto y A. Roldán. 1999. Reproductive Biology of *Teius teyou* in the Semiarid Chaco of Salta, Argentina. *Journal of Herpetology* 33:420-429,
- Cruz, F.B., S. Silva y G. Scrocchi. 1998. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata:Tropiduridae) from the dry Chaco of Salta, Argentina. *Herpetological Natural History* 61:23-31.
- Davis, J.M. y J.A. Stamps. 2004. The effects of natal experience on habitat preferences. *Trends in Ecology and Evolution* 19:411-416.
- Delibes, M. y M.C. Blázquez. 1998. Tameness of insular lizards and loss of biological diversity. *Conservation Biology* 12:1142-1143.
- Diego-Rasilla, F.J. 2003. Influence of predation pressure on the escape behaviour of *Podarcis muralis* lizards. *Behavioural processes* 63:1-7.
- Dill, L.M., A.H.G. Fraser y B.D. Roitberg. 1990. The economics of escape behaviour in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Oecologia* 83:473-478.
- Dill, L.M. y R. Houtman. 1989. The influence of distance to refuge on flight initiation distance in the gray squirrel (*Sciurus carolinensis*). *Canadian Journal of Zoology* 67:233-235.
- Downes, S. y A.M. Hoefer. 2007. An experimental study of the effects of weed invasion on lizard phenotypes. *Oecologia* 153:775-785.
- Downes, S. 2001. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology* 82:2870-2881.
- Downes, S. y R. Shine. 1998. Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behavior* 55:1387-1396.
- Duméril, A.M.C. y G. Bibron. 1837. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complete des reptiles*. Vol. 4. Libr. Encyclopédique Roret, Paris, 570 pp.
- Ellingson, A.R. y D.C. Andersen. 2002. Spatial correlations of *Diceroprocta apache* and its host plants: evidence for a negative impact from *Tamarix* invasion. *Ecological Entomology* 27:16-24.
- Etheridge, R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmannii* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14:293-352.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142:1-34.

- Faggi, A. y J. Dadon. 2011. Temporal and spatial changes in plant dune diversity in urban resorts. *Journal of Coastal Conservation* 4: 585-594.
- Faggi A., P. Perepelizin y J. Dadon. 2010. South Atlantic tourist resorts: predictors for changes induced by afforestation. En: N. Müller, P. Werner y J.G. Kelcey (Eds): *Urban biodiversity and design*, 363-378 pp. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Faggi, A. y J. Dadon. 2010. Vegetation changes associated to coastal tourist urbanizations. *Multequina* 19:53-76.
- Faggi, A.M. y M. Cagnoni. 1993. La vegetación de la reserva de vida silvestre Campos del Tuyú. *Parodiana* 8: 101- 112.
- Ferdinands, K., K. Beggs y P.J. Whitehead. 2005. Biodiversity and invasive grass species: multiple-use or monoculture? *Wildlife Research* 32:447-457.
- Fitzgerald L.A., F.B. Cruz y G. Perotti. 1999. Phenology of a lizard assemblage in the Dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 33:526-535
- Flanders, A.A., W.P. Kuvlesky Jr., D.C. Ruthven III, R.E. Zaiglin, R.L. Bingham, T.E. Fulbright, F. Hernández y L.A. Brennan. 2006. Effects of invasive exotic grasses on South Texas rangeland breeding birds. *The Auk* 123:171-182.
- Fulvio-Pérez, C.H., N. Frutos, M. Kozykariski, M. Morando, D.R. Pérez y L.J. Ávila. 2011. Lizards of Rio Negro Province, northern Patagonia, Argentina. *Journal of species lists and distribution* 7:202-219.
- Gallardo, J.M. 1977. *Reptiles de los alrededores de Buenos Aires*. EUDEBA.
- Garden J.G., C.A. McAlpine, H.P. Possingham y D.N. Jones. 2007. Habitat structure is more important than vegetation composition for local-level management of native terrestrial reptile and small mammal species living in urban remnants: a case study from Brisbane, Australia. *Austral Ecology* 32:669-685.
- Germaine, S.S., 1995. Relationships of birds, lizards, and nocturnal rodents to their habitat in the greater Tucson area, Arizona. *Ariz. Game and Fish Dep. Tech. Rep. 20*, Phoenix.
- Goodman, B.A. 2007. Divergent morphologies, performance, and escape behaviour in two tropical rock-using lizards (Reptilia: Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 91:85-98.
- Graham, T., A. Georges y N. McElhinney. 1996. Terrestrial orientation by the eastern long-necked turtle *Chelodina longicollis* from Australia. *Journal of Herpetology* 30:467-477.
- Grover, M.C. 1996. Microhabitat use and thermal ecology of two narrowly sympatric *Sceloporus* (Phrynosomatidae) lizards. *Journal of Herpetology* 30:152-160.

- Gudynas, E. 1989. Amphibians and reptiles of coastal periurban ecosystem (Solymar, Uruguay): list, preliminary analysis of community structure and conservation. *Bulletin of Maryland Herpetology Society* 25:84-123.
- Gvoždik, L. 2002. To heat or to save time? Thermoregulation in the lizard *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae) in different thermal environments along an altitudinal gradient. *Canadian Journal of Zoology* 80:479-492.
- Gyesei, L.W. y L.J. Lyon. 1987. Análisis y evaluación del hábitat. En R. Rodríguez Tarrés (Ed): *Manual de técnicas de gestión de vida silvestre*, 331-334 pp. The Wildlife Society, Washington D.C., USA.
- Halloy, M., R. Etheridge y G.M. Burghardt. 1998. To bury in sand: phylogenetic relationships among lizard species of the boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs* 12:1-37.
- Hawlena, D., D. Saltz, Z. Abramsky y A. Bouskila. 2010. Ecological trap for desert lizards caused by anthropogenic changes in habitat structure that favor predator activity. *Conservation Biology* 24:803-809.
- Hawlena, D. y A. Bouskila. 2006. Land management practices for combating desertification cause species replacement of desert lizards. *Journal of Applied Ecology* 43:701-709.
- Herczeg, G., A. Herrero, J. Saarikivi, A. Gonda, M. Jantti y J. Merila. 2008. Experimental support for the cost-benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply. *Oecologia* 155:1-10.
- Herrera, A.M. y T.L. Dudley. 2003. Reduction of riparian arthropod abundance and diversity as a consequence of giant reed (*Arundo donax*) invasion. *Biological Invasions* 5:167-177.
- Hertz, P.E., R. Huey y R.D. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142:796-818.
- Hertz, P.E., R.B. Huey y N. Nevo. 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* 37:1075-1084.
- Holtzman, T., W. Harris, G. Aranguren y E. Bostock. 1999. Spatial learning of an escape task by young corn snakes *Elaphe guttata guttata*. *Animal Behavior* 57:51-60.
- Holtzman, D. 1998. From slither to hither: orientation and spatial learning in snakes. *Integrative Biology* 1:81-89.
- House, S.M. y I.F. Spelleberg. 1983. Ecology and conservation of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.) habitat in Southern England. *Journal of Applied Ecology* 20:417-437.

- How R. A. y J. Dell. 2000. Ground vertebrate fauna of Perth's vegetation remnants: impact of 170 years of urbanization. *Pacific Conservation Biology* 6: 198-217.
- Huey, R. B. y E.R. Pianka. 2007. Lizard thermal biology: do genders differ? *American Naturalist* 170:473-478.
- Huey, R.B. 1991: Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137:91-115.
- Huey, R.B. y J.B. Kingslover. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherms performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4:131-135.
- Huey, R.B., E.R. Pianka, y T.W. Shoener. 1983. Lizard ecology. *Studies of a model organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. En: C. Gans y F.H. Pough (Eds): *Biology of reptilian*, 25-91 pp. Academic Press, London.
- Huey, R.B. y M. Slatkin. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51:363-384.
- Huey, R.B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184:1001-1002.
- Husak, J.F., J.M. Macedonia, S. F. Fox y R.C. Saucedo. 2006. Predation cost of conspicuous male coloration in Collared Lizards (*Crotaphytus collaris*): an experimental test using clay-covered model lizards. *Ethology* 112: 572-580.
- Ibargüengoytía, N.R. y V.E. Cussac. 2002. Body temperatures of two viviparous *Liolaemus* lizard species, in Patagonian rain forest and steppe. *Herpetological Journal* 12:131-134.
- Irschick, D.J. y J.B. Losos. 1999. Do lizards avoid habitats in which performance is submaximal? The relationship between sprinting capabilities and structural habitat use in Caribbean anoles. *American Naturalist* 154:293-305.
- Isla, F. 1998. Uniformitarismo transgresivo o regresivo? *Boletín Paranaense, Universidade Federal de Paraná, Curitiba, Brasil* 46:165-174.
- Isla, F.I., L.C. Cortizo y E.J. Schnack. 1996. Pleistocene and Holocene beaches and estuaries along the Southern Barrier of Buenos Aires. *Quaternary Science Reviews* 15:833-841.
- Isla, F. 1995. Efectos de tormentas sudestadas en el litoral bonaerense durante 1993, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Ciencias del Mar, Mar del Plata. *Actas*: 111.
- Isla, F.I. 1989. The Southern Hemisphere sea level fluctuation. *Quaternary Sciences Review* 8:359-368.

- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's selectivity index. *Oecologia* 14:413-417.
- Jaggi, C. y B. Baur. 1999: Overgrowing forest as a possible cause for the local extinction of *Vipera aspis* in the Northern Swiss Jura Mountains. *Amphibia-Reptilia* 20:25-34.
- Jellinek, S., D.A. Driscoll y J.B. Kirkpatrick. 2004. Environmental and vegetation variables have a greater influence than habitat fragmentation in structuring lizard communities in remnant urban bushland. *Austral Ecology* 29:294-304.
- Johnson, T.J. y J.R. Stinchcombe. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 22:250-257.
- Kacoliris, F.P., I. Berkunsky y M.A. Velasco. 2013. Sex and size affect annual survival in a threatened sand lizard. *The Herpetological Journal* 23:59-62.
- Kacoliris, F.P. y J.D. Williams. 2012. Differences in escape behaviour among individuals of sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*) varying in degree of research disturbance. *The Herpetological Journal* 22:67-70.
- Kacoliris, F.P., J.D. Williams y A. Molinari. 2010. Selection of key features of vegetation and escape behavior in the Sand Dune Lizard (*Liolaemus multimaculatus*). *Animal Biology* 60:157-167.
- Kacoliris, F.P., C.E. Celsi y A.L. Monserrat. 2009a. Microhabitat use by the sand dune lizard *Liolaemus multimaculatus* in Pampean coastal area in Argentina. *Herpetological Journal* 19:61-67.
- Kacoliris, F.P., E. Guerrero, A. Molinari, B. Moyano y A. Rafael. 2009b. Run to shelter or bury into the sand? Factors affecting escape behaviour decisions in Argentinian sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*). *Herpetological Journal* 19:213-216.
- Krebs, C.J. 1995. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins Publishers, New York.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*, 2nd edition. Harper y Row, London.
- Kutiel, P., O. Cohen, M. Shoshany y M. Shub. 2004. Vegetation establishment on the southern Israeli coastal sand dunes between the years 1965 and 1999. *Landscape Urban Plann* 67:141-156.
- Labra, A., J. Pienaar, y T.F. Hansen. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *American Naturalist* 174:204-220.

- Labra, A., M.A. Vidal, R. Solís, y M. Penna. 2008. Ecofisiología de reptiles. En: M.V. Maldonado y A. Labra-Lillo (Eds): Herpetología de Chile, 485-508 pp. Science Verlago, Santiago de Chile, Chile.
- Labra, A., M.A. Soto-Gamboa, F. Bozinovic. 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 8:413-420.
- Labra, A. 1995. Thermoregulation in *Pristidactylus* lizards (Polycridae): effects of group size. *Journal of Herpetology* 29:260-264.
- Lande, R., S. Engen, B.E. Sæther, F. Filli, E. Matthysen y H. Weimerskirch. 2002. Estimating density dependence from population time series using demographic theory and life-history data. *American Naturalist* 159: 321-337.
- Laurent, R.F. 1986. Descripciones de nuevas Iguanidae del genero *Liolaemus*. *Acta Zoologica Lilloana* 38: 87-105.
- Laurent, R.F. 1984. On some iguanid genera related to or previously confused with *Liolaemus Wiegmann*. *Journal of Herpetology* 18:357-373.
- Laurent, R.F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus Wiegmann* (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1:16-18.
- Laurent, R. F. 1982. Description de trois especes nouvelles du genre *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). *Spixiana* 5:139-147.
- Lavilla, E.O., E.O. Richard y G.J. Scrocchi. 2000. Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina. Monografía XIV Ed. Asociación Herpetológica Argentina, San Miguel de Tucumán.
- Lemmon, P.E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry* 55:667-669.
- León, R., S. Burkart y C. Movia. 1979. Relevamiento fitosociológico del pastizal del Norte de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). La vegetación de la República Argentina. Serie Fitogeográfica Nro. 17, INTA.
- Lima, S.L. y L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Lindenmayer, D.B. y J. Fischer. 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 27-131.
- Lobo, F., R.E. Espinoza y S. Quinteros. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549:1-30.

- Lobo, F. 2005. Las relaciones filogenéticas dentro del grupo chilensis (Iguania, Liolaemidae, *Liolaemus*): sumando nuevos caracteres y taxones. *Acta Zoologica Lilloana* 49:67-89.
- Lobo, F. 2001. A phylogenetic analysis of lizards of the *Liolaemus chiliensis* group (Iguania: Tropicoduridae). *Herpetological Journal* 11:137-150.
- Losos, J. B. y D.J. Irschick. 1996: The effect of perch diameter on escape behaviour of *Anolis* lizards: Laboratory predictions and field tests. *Animal Behavior*. 51:593-602.
- Louzada, JNC, G. Shiffler y F.Z. Vaz-de-Mello. 1996. Efeitos do fogo sobre a composição e estrutura da comunidade de Scarabaeinae (Insecta, Coleoptera) da restinga da ilha de Guriri, Norte do ES, 161-169 p. En: Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga. Miranda H.S., C.H. Saito, B.F. Souza Dias (Eds). Brasília, UnB.
- Manzur M.I. y E.R. Fuentes. 1979. Polygyny and agonistic behavior in the tree-dwelling lizard *Liolaemus tenuis* (Iguanidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 23-28.
- Marchante, E., A. Kjoller, S. Struwe y H. Freitas. 2009. Soil recovery after removal of the N<sub>2</sub>-fixing invasive *Acacia longifolia*: consequences for ecosystem restoration. *Biological Invasions* 11: 813-823.
- Marchante H., H. Freitas H. y J.H. Hoffmann. 2011. Postclearing recovery of coastal dunes invaded by *Acacia longifolia*: is duration of invasion relevant for management success? *Journal of Applied Ecology* 48: 1295-1304.
- Marchante, E., A. Kjoller, S. Struwe, y H. Freitas. 2008. Short- and long-term impacts of *Acacia longifolia* invasion on the belowground processes of a Mediterranean coastal dune ecosystem. *Applied Soil Ecology* 40:210-217.
- Marchante, H., E. Marchante y H. Freitas. 2003. Invasion of the Portuguese dune ecosystems by the exotic species *Acacia longifolia* (Andrews) Willd.: effects at the community level. En: L.E. Child, J.H. Brock, G. Brundu, K. Prach, P. Pyšek, P.M. Wade y M. Williamson (Eds): *Plant Invasion: Ecological Threats and Management Solutions*, 75-85 pp. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Marchante, H. 2001. Invasão dos ecossistemas dunares portugueses por *Acacia*: Uma ameaça para a biodiversidade nativa. Master Thesis. University of Coimbra, Coimbra, Brasil.
- Märtens, B., K. Henle, W. Kuhn, R. Krug, K. Jost, W.R. Grosse y C. Wissel. 1996. Survival of the sand lizard (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) (Sauria, Lacertidae) in relation to habitat quality and heterogeneity. En J. Settle, C.R. Margules, P. Poschlod y K. Henle (Eds): *Species Survival in Fragmented Landscapes*. The GeoJournal Library 35:241-247.
- Martin, L.J. y B.R. Murray. 2011. A predictive framework and review of the ecological impacts of exotic plant invasions on reptiles and amphibians. *Biological Reviews* 86:407-419.

- Martín, J., J.J. Luque-Larena y P. López. 2009. When to run from an ambush predator: balancing crypsis benefits with costs of fleeing in lizards. *Animal Behaviour* 78:1011-1018.
- Martín, J. y P. López. 2003: Changes in the escape responses of the lizard *Acanthodactylus erythrurus* under persistent predatory attacks. *Copeia* 2003:408-413.
- Martín J. y P. López. 2002. The effect of Mediterranean dehesa management on lizard distribution and conservation. *Biological Conservation* 108: 213-219.
- Martín, J y P. López. 2000. Costs of refuge use affect escape decisions of Iberian rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 106:483-92. Martín, J. y P. López. 1999a. Nuptial coloration and mate guarding affect escape decisions of male lizards *Psammodromus algirus*. *Ethology* 105:439-447.
- Martín, J. y P. López. 1999b. When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology* 5: 487-492.
- Martín, J. y P. López. 1996: The escape response of juvenile *Psammodromus* lizards. *Journal of Comparative Psychology* 110:187-192.
- Martín, J. y P. López. 1995. Influence of habitat structure on escape tactics of *Psammodromus algirus* lizards. *Canadian Journal of Zoology* 73:129-132.
- Martín-Vallejo, J., J. García-Fernández, V. Pérez-Mellado y J.L. Vicente-Villardón. 1995. Habitat selection and thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis muralis* and *Podarcis hispanica* in a mountain region of Central Spain. *Herpetological Journal* 5:181-188.
- Martori, R., L. Cardinale y P. Vignolo. 1998a. Growth in a population of *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropiduridae) in Central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 19:1-9.
- Martori, R.M., P. Vignolo y L. Cardinale. 1998b. Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmannii* (Iguania: Tropiduridae). *Revista Española de Herpetología* 12:19-26.
- Martori, R. y L. Aun. 1997. Reproductive and Fat Body Cycle of *Liolaemus wiegmannii* in Central Argentina. *Journal of Herpetology* 31:578-581.
- Matlack R.S., D.W. Kaufman y G.A. Kaufman. 2008. Influence of Woody Vegetation on Small Mammals in Tallgrass Prairie. *The American Midland Naturalist* 160:7-19.
- McAdoo, J.K., W.S. Longland y R.A. Evans. 1989. Nongame bird community responses to sagebrush invasion of crested wheatgrass seedings. *Journal of Wildlife Management* 53:494-502.

- Medina, M., A. Sclaro, F. Mendez-De laCruz, B. Sinervo, D.B. Miles y N. Ibarguengoytia. 2012. Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37:579-586.
- Medina, S.M., J. Gutierrez, A. Sclaro y N. Ibarguengoytia. 2009. Thermal responses to environmental constrains in two population of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia Argentina. *Journal of Thermal Biology* 34:32-40.
- Meik, J.M., R.M. Jeo, J. R. Mendelson y K.E. Jenks. 2002. Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation* 106: 29-36.
- Melville, J. y R. Swain. 2003. Evolutionary correlations between escape behavior and performance ability in eight species of snow lizards (*Niveoscincus*, Lygosominae) from Tasmania. *Journal of Zoology* 261:79-89.
- Melville, J.; y J.A. Schulte II. 2001. Correlates of active body temperatures and microhabitat occupation in nine species of central Australian agamid lizards. *Austral Ecology* 26:660-669.
- Mertens, R. 1938. Bemerkungen über die brasilianischen Arten der Gattung *Liolaemus*. *Zoologischer Anzeiger* 123:220-222.
- Monserrat, Al. 2010. Evaluación del estado de conservación de dunas costeras: dos escalas de análisis de la costa pampeana. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad de Buenos Aires, 235p
- Morando, M., L.J. Ávila, J. Baker y J.W. Sites Jr. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): Evidence for introgression and incomplete lineage sorting. *Evolution* 58:842-861.
- Moreno Azócar, D.L., B. Vanhooydonck, M. Bonino, M.G. Perotti, C. Abdala, J.A. Schulte II y F.B. Cruz. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecología* 171:773-788.
- Nemes, S., M. Vogrin, T. Hartel y K. Olleler. 2006: Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): Ontogenetic Shifts. *North-Western Journal of Zoology* 2:17-26.
- Neu, C.W., C.R. Byers y J.M. Peek. 1974. A technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management* 38:541-545.
- Nielsen, D. 2011. Effects of saltcedar on population structure and habitat utilization of the common side-blotched lizard. Master Thesis. Arizona State University, United States.
- Núñez, H. 1996. Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile central. *Museo Nacional de Historia Natural de Chile, publicaciones ocasionales (Chile)* 50:1-59.

- Nussbaum, R.A. y L.V. Diller. 1976: The life history of the Side-blotched lizard *Uta stansburiana* Baird and Girard in North Central Oregon. Northwest Science 4: 243-260.
- Parker G. y R.A. Violante. 1989. Geología y Geomorfología. Regiones I y II. Punta Rasa-Faro Querandí. Provincia de Buenos Aires. Convenio Consejo Federal de Inversiones y Servicio de Hidrografía Naval, Informe final 110 pp.
- Párraga, M.G. 2011. Nueva localidad para *Liolaemus wiegmanni* (Duméril y Bribon, 1837) en la Provincia de Salta (Argentina). Cuadernos de herpetología 25:27-27.
- Pearson, D.E., Y.K. Ortega, K.S. McKelvey y L.F. Ruggiero. 2001. Small mammal communities and habitat selection in Northern Rocky Mountain bunchgrass: implications for exotic plant invasions. Northwest Science 75:107-117.
- Pianka, E.R. y L.J. Vitt. 2003. Lizards: Windows to the Evolution of Diversity. University of California Press, California, USA.
- Pianka, E.R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton University Press, New Jersey.
- Pianka, E.R. 1967. On lizard species diversity: North American flatland deserts. Ecology 48:333-351.
- Pietrek, A.G., R.S. Walker y A.J. Novaro. 2009. Susceptibility of lizards to predation under two levels of vegetative cover. Journal of Arid Environments 73:574-577.
- Porter, W.P., J.W. Mitchell, W.A. Beckman y C.B. DeWitt. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. Thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. Oecologia 13:1-54.
- Pough, F., R. Andrews, J. Cradle, M. Crump y A. Savitzky. 1998 Herpetology. New Jersey Prentice-Hall, Inc.
- Pough, F.H. y C. Gans. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. En: C. Gans, y F.H. Pough (Eds): Biology of the Reptilia, 17-23 pp. Academic Press, London.
- Pough, F.H. 1970. The burrowing ecology of the sand lizard, *Uma notata*. Copeia 1970:145-157.
- Primack, R.B. 1993. Essentials of Conservation Biology. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Quinteros, A.S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: liolaemidae), with descriptions of two new species. Herpetologica 68:100-120.
- Ramírez-Pinilla, M. P. 1991. Reproductive and fat body cycle of the lizard *Liolaemus wiegmanni*. Amphibia-Reptilia 12:195-202.

- Reisch, A. 2011. Antipredatory mechanisms in two anoline lizards. Master thesis. Oklahoma State University, Stillwater, United States.
- Relva, M.A., M. A. Nuñez y D. Simberloff. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12:303-311.
- Rocha, C.F.D., C.daC. Siqueira y C.V. Ariani. 2009. The endemic and threatened lizard *Liolaemus lutzae* (Squamata: Liolaemidae): current geographic distribution and areas of occurrence with estimated population densities. *Zoologia* 26:454-460.
- Rocha, C.F.D. y D. Vrcibradic. 1998. Reptiles as predators of vertebrates and as preys in a restinga habitat of southeastern Brazil. *Ciência y Cultura* 50:364-368.
- Rocha, C.F.D. 1995. Thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) in a Restinga area in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 55:481-489.
- Rocha, C.F. y H. Bergallo. 1992. Population decrease: the case of *Liolaemus lutzae*, an endemic lizard of Southeastern Brazil. *Ciencia e Cultura, Sao Pablo, Brazil. Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 48:264-269.
- Rodríguez-Serrano, E., C.A. Navas y F. Bozinovic. 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: Testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34:306-309.
- Román, J., G. Ruiz, M. Delibes y E. Revilla. 2006. Factores ambientales condicionantes de la presencia de la lagartija de Carbonell *Podarcis carbonelli* (Pérez–Mellado, 1981) en la comarca de Doñana. *Animal Biodiversity and Conservation* 29:73-82.
- Samways, M.J., P.M. Caldwell y R. Osborn. 1996. Ground-living invertebrate assemblages in native, planted and invasive vegetation in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 59:19-32.
- Sartorius, S.S., J.P.S. do Amaral, R.D. Durtsche, C.M. Deen y W.I. Lutterschmidt. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80:1966-1976.
- Sartorius, S.S., L.J. Vitt, y G.R. Colli. 1999. Use of naturally and anthropogenically disturbed habitats in Amazonian rain forest by the teiid lizard *Ameiva ameiva*. *Biological Conservation* 90:91-101.
- Schneider, K. R., J.S. Parmerlee Jr y R. Powell. 2000. Escape behavior of *Anolis* lizards from the Sierra de Baoruco, Hispaniola. *Caribbean Journal of Science* 36:321-323.

- Schoener, T.W. 1983. Population and community ecology, 233-239 p. En: Lizard ecology, studies of a model organism. R.B. Huey, E.R. Pianka, T.W. Schoener (Eds). Harvard University Press, Cambridge.
- Schoener, T.W. y A. Schoener. 1982. Intraspecific variation in home-Range size in some Anolis Lizards. *Ecology*, 63: 809-823.
- Schulte, J.A., J.B. Losos, F.B. Cruz y H. Núñez. 2004. The relationship between morphology, escape behavior and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae, Tropicurinae, Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology* 17:408-420.
- Schulte, J.A., J.R. Macey, R.E. Espinoza y A. Larson. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariances and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:75-102.
- Seebacher, F. y R. Shine. 2004. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of the inappropriately applied method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:688-695.
- Shine, R., P.S. Harlow, M.J. Elphick, M.M. Olsson y R.T. Mason. 2000. Conflicts between courtship and thermoregulation: the thermal ecology of amorous male garter snakes (*Thamnophis sirtalis parietalis*, Colubridae). *Physiological and Biochemical Zoology* 73:508-516.
- Sievert, L.M. y V.H. Hutchison. 1989. Influences of season, time of day, light and sex on the thermoregulatory behaviour of *Crotaphytus collaris*. *Journal of Thermal Biology* 14:159-165.
- Sinervo, B., F. Méndez-de-la-Cruz, D.B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, et al. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.
- Sinervo, B. y Adolph, S.C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling *Sceloporus* lizards: environmental, behavioral and genetic aspects. *Oecologia* 78: 411-419.
- Smith, G.R. y R.E. Ballinger. 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: a review. *Contemporary Herpetology*, vol. 3. Consultado el 27 de mayo de 2013 desde <http://www.aseanbiodiversity.info/Abstract/51008076.pdf>
- Soave, G.E., C.A. Darrieu, M.E. Aribalzaga, A.R. Camperi, M. Lucía, J. Williams y M. Juárez. 2008. Dieta del Pirincho (*Guira guira*) en el nordeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Cuculiformes: Cuculidae). *Revista de Biología Tropical* 56:1883-1892.
- Somaweera, R., N. Wijayathilaka y G. Bowatte. 2012. Does the invasive shrub *Ulex europaeus* benefit an endemic sri lankan lizard?. *Herpetological Conservation and Biology* 7: 219-226.

- Soulé, M.E., D.T Bolger, A.C. Alberts, J. Wright, M. Sorice y S. Hill. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2:75-92.
- Spalletti, L. y M. Mazzoni. 1979. Características granulométricas de arena de playa frontal, playa distal y médano del litoral bonaerense. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34:12-30.
- Stellatelli, O.A., L.E. Vega, C. Block y F.B. Cruz. 2013. Effects on the thermoregulatory efficiency of two native lizards as a consequence of the habitat modification by the introduction of the exotic tree *Acacia longifolia*. *Journal of Thermal Biology* 38:135-142.
- Stevenson, R. D. 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *American Naturalist* 126:362-386.
- Stuart-fox, D., A. Moussalli., N.J. Marshall y I.P.F. Owens. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modeling and experimental evidence from lizards. *Animal Behavior* 66: 541-550.
- Tadevosyan, T. 2007. The role of vegetation in microhabitat selection of syntopic lizards, *Phrynocephalus persicus*, *Eremias pleskei*, and *Eremias strauchi* from Armenia. *Amphibia-Reptilia* 28:444-448.
- Theobald, D.M., J.R. Miller y N. Thompson Hobbs. 1997. Estimating the cumulative effects of development on wildlife habitat. *Landscape and Urban Planning* 39:25-36.
- Toft, C.A. 1985: Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985:1-21.
- Tomley, A.J. 1998. *Cryptostegia grandiflora* Roxb. ex R. Br. En F.D. Panetta, R.H. Groves y R.C.H. Shepard (Eds): *The Biology of Australian Weeds*, 63-76 pp. R.G. y F.J. Richardson, Melbourne, Australia.
- Towns, D.R. y G.P. Elliott. 1996. Effects of habitat structure on distribution and abundance of lizards at Pukerua Bay, Wellington, New Zealand. 1996. *New Zealand Journal of Ecology* 20:191-206.
- Turner, F.B. 1977. The dynamics of populations of squamates, crocodylians and rhynchocephalians, 157-264 p. En: *Biology of the Reptilia*. C. Gans, D.W. Tinkle (Eds). Academic Press, New York.
- Valdecantos, S.,V. Martínez, F. Lobo y F.B. Cruz. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38:126-134.
- Valentine, L. E., B. Roberts y L. Schwarzkopf. 2007. Mechanisms driving avoidance of non-native plants by lizards. *Journal of Applied Ecology* 44: 228-237.

- Valentine, L.E. 2006. Habitat avoidance of an introduced weed by native lizards. *Austral Ecology* 31:732-735.
- Van Berkum, F.H. 1986. Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards. *Evolution* 40:594-604.
- Van damme, R y A.M. Castilla. 1996. Chemosensory predator recognition in the lizard *Podarcis hispanica*: effects of predation pressure relaxation. *Journal of Chemical Ecology* 22:13-22.
- Van Sluys, M. 2000. Population Dynamics of the Saxicolous Lizard *Tropidurus itambere* (Tropiduridae) in a Seasonal Habitat of Southeastern Brazil. *Herpetologica* 56: 55-62.
- Vargas, R.J., M.S. Bó, M. Favero. 2007. Diet of the Southern Caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita Reserve, Southern Argentina. *Journal of Raptor Research* 41:113-121.
- Vega, L. 2001. Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En O. Iribarne (Ed.): Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas, 213-226 pp. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina.
- Vega, L., P. Bellagamba y L. Fitzgerald. 2000. Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes of Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 78:1-8.
- Vega, L. 1999a. Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerenses. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina. 102 pp.
- Vega, L.E. 1999b. Ecología trópica de *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Bolletino dil Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino (Italia)* 16:27-38.
- Vega, L.E. 1997. Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal* 7:49-53.
- Vega, L. 1994a. Actividad estacional y segregación espacial en una comunidad de saurios de Mar del Sur (Provincia de Buenos Aires). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 10:4-5.
- Vega, L. y P. Bellagamba. 1994b. Reptiles de la Reserva de Usos Múltiples Caleta de los Loros, Río Negro, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 8:141-146.
- Vega, L. y P. Bellagamba. 1992. Nuevas localidades para *Liolaemus multimaculatus* (Duméril and Bibron 1837), *Liolaemus gracilis* (Bell 1843) y *Liolaemus wiegmanni* (Duméril and Bibron 1837) (Sauria: Tropiduridae) en la Provincia de Buenos Aires. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 8:4.

- Verrastro, L., L. Veronese, C. Bujes y M. Martins Dias Filho. 2003. A new Species of *Liolaemus* from Southern Brazil (Iguania: Tropicuridae). *Herpetologica* 59:105-118.
- Verrastro, L. y C.S. Bujes. 1998. Ritmo de atividade de *Liolaemus occipitalis* Boulenger (Sauria, Tropicuridae) na Praia de Quintao, Rio Grande Do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 15:913-920.
- Verrastro L. y L. Krause. 1994. Analysis of growth in a population of *Liolaemus occipitalis* Boul. 1885, from the Coastal Sand-dunes of Tramandai, RS, Brazil (Reptilia, Tropicuridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 29:99-111.
- Vieira, L. y J.N.C. Louzada. 2008. Effects of degradation and replacement of Southern Brazilian Coastal Sandy Vegetation on the Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biotropica* 40:719-727.
- Vitousek, P.M., C.M. D'Antonio; L.L. Loope, M. Rejmanek y R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21:1-16.
- Vitt, L.J. y S.S. Sartorius. 1999. HOBOS, Tidbits and lizard models: the utility of electronic devices in field studies of ectotherm thermoregulation. *Functional Ecology* 13:670-674.
- Vitt, L.J., T.C.S. Avila-Pires, J.P. Caldwell y V. Oliveira. 1998. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conservation Biology* 12:654-664.
- Watari, Y., S. Takatsuki, y T. Miyashita. 2008. Effects of exotic mongoose (*Herpestes javanicus*) on the native fauna of Amami-Oshima Island, southern Japan, estimated by distribution patterns along the historical gradient of mongoose invasion. *Biological Invasions* 10:7-17.
- Whiting, M.J, S.P. Lailvaux, L.T. Reaney y M. Wymann. 2003. To run or hide? age-dependent escape behaviour in the common flat lizard (*Platysaurus intermedius wilhelmi*). *Journal of Zoology* 260:123-128.
- Whitney, G.G. y S.D. Adams. 1980. Man as maker of new plant communities. *Journal of Applied Ecology* 17:441-448.
- Williams, E. E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of *Anolis*. En R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (Eds): *Lizard ecology: Studies of a Model Organism*, 326-370 pp. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Williams, E.E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in a complex island fauna: a trial analysis. *Evolutionary biology* 6:47-89.

- Wilson, E.O. 1986. The current state of biological diversity. En: E.O. Wilson (Ed.), Biodiversity, 3-18 pp. National Academy Press, Washington, D.C.
- Ydenberg, R.C. y L.M. Dill. 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16:229-249.
- Yelenik S.; W. Stock y D. Richardson. 2004. Ecosystem level impacts of invasive *Acacia saligna* in the South African fynbos. *Restoration Ecology* 12:44-51.
- Zalba, S.M. y C.B. Villamil. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4:55-72.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, USA.

## APÉNDICE

| <i>Liolaemus wiegmannii</i>   | Disponible | Percha | Intervalo de Bonferroni | Refugio | Intervalo de Bonferroni |
|-------------------------------|------------|--------|-------------------------|---------|-------------------------|
| <b>MODIFICADOS (n = 245)</b>  |            |        |                         |         |                         |
| <u>Microhábitats cerrados</u> |            |        |                         |         |                         |
| <i>A. longifolia</i>          | 0,210      | 0,073* | 0,028-0,117             | 0,298*  | 0,218-0,375             |
| Arbustos                      | 0,113      | 0,526* | 0,440-0,611             | 0,342*  | 0,260-0,423             |
| Sub-arbustos                  | 0,024      | 0,053  | 0,014-0,091             | 0,045   | 0,008-0,079             |
| Hierbas en mata               | 0,040      | 0,065  | 0,022-0,107             | 0,289*  | 0,211-0,366             |
| <u>Microhábitats abiertos</u> |            |        |                         |         |                         |
| Hierbas de tallo erecto       | 0,080      | 0,265* | 0,189-0,340             | 0,024*  | -0,002-0,050            |
| Hojarasca                     | 0,179      | 0,000* | 0,000-0,000             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| Arena desnuda                 | 0,351      | 0,016* | -0,005-                 | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| <b>NATURALES (n = 408)</b>    |            |        |                         |         |                         |
| <u>Microhábitats cerrados</u> |            |        |                         |         |                         |
| Arbustos                      | 0,268      | 0,710* | 0,650-0,769             | 0,683*  | 0,619-0,740             |
| Sub-arbustos                  | 0,076      | 0,115  | 0,073-0,156             | 0,073   | 0,039-0,106             |
| Hierbas en mata               | 0,065      | 0,009* | -0,003-                 | 0,242*  | 0,186-0,297             |
| <u>Microhábitats abiertos</u> |            |        |                         |         |                         |
| Hierbas de tallo erecto       | 0,119      | 0,129* | 0,085-0,172             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| Hojarasca                     | 0,075      | 0,000* | 0,000-0,000             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| Arena desnuda                 | 0,396      | 0,034* | 0,010-0,057             | 0,000*  | 0,000-0,000             |

**1.1.** Frecuencia de disponibilidad y de uso como sitio de perchado y de refugio de los distintos microhábitats por parte de *Liolaemus wiegmannii* en los hábitats modificados y naturales. (\*) diferencias estadísticamente significativas entre lo disponible (esperado) y lo utilizado (observado) como percha o refugio según los intervalos de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ).

| <i>Liolaemus multimaculatus</i> | Disponible | Percha | Intervalo de Bonferroni | Refugio | Intervalo de Bonferroni |
|---------------------------------|------------|--------|-------------------------|---------|-------------------------|
| <b>MODIFICADOS (n = 115)</b>    |            |        |                         |         |                         |
| <u>Microhábitats cerrados</u>   |            |        |                         |         |                         |
| <i>A. longifolia</i>            | 0,210      | 0,104* | 0,027-0,180             | 0,310*  | 0,212-0,447             |
| Arbustos                        | 0,113      | 0,086  | 0,015-0,156             | 0,061   | 0,000-0,119             |
| Sub-arbustos                    | 0,024      | 0,017  | -0,015-0,049            | 0,121*  | 0,038-0,201             |
| Hierbas en mata                 | 0,040      | 0,000* | 0,000-0,000             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| <u>Microhábitats abiertos</u>   |            |        |                         |         |                         |
| Hierbas de tallo erecto         | 0,080      | 0,626* | 0,504-0,747             | 0,026*  | -0,011-0,079            |
| Hojarasca                       | 0,179      | 0,000* | 0,000-0,000             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| Arena desnuda                   | 0,351      | 0,165* | 0,068-0,251             | 0,480   | 0,325-0,574             |
| <b>NATURALES (n = 105)</b>      |            |        |                         |         |                         |
| <u>Microhábitats cerrados</u>   |            |        |                         |         |                         |
| Arbustos                        | 0,268      | 0,095* | 0,019-0,170             | 0,161*  | 0,066-0,255             |
| Sub-arbustos                    | 0,076      | 0,133  | 0,045-0,220             | 0,066   | 0,002-0,129             |
| Hierbas en mata                 | 0,065      | 0,009* | -0,015-0,033            | 0,666*  | 0,538-0,781             |
| <u>Microhábitats abiertos</u>   |            |        |                         |         |                         |
| Hierbas de tallo erecto         | 0,119      | 0,523* | 0,394-0,651             | 0,104*  | 0,025-0,182             |
| Hojarasca                       | 0,075      | 0,000* | 0,000-0,000             | 0,000*  | 0,000-0,000             |
| Arena desnuda                   | 0,396      | 0,238* | 0,128-0,347             | 0,000*  | 0,000-0,000             |

**1.2.** Frecuencia de disponibilidad y de uso como sitio de perchado y de refugio de los distintos microhábitats por parte de *Liolaemus multimaculatus* en los hábitats modificados y naturales. (\*) Diferencias estadísticamente significativas entre lo disponible (esperado) y lo utilizado (observado) como percha o refugio según los intervalos de Bonferroni ( $\alpha = 0,05$ ).

|                               | Distancia de aproximación (cm) | Distancia al refugio (cm) |
|-------------------------------|--------------------------------|---------------------------|
| <b>HÁBITAT</b>                |                                |                           |
| Natural                       | 181,88 ± 89,92 (408)           | 66,83 ± 43,45 (408)       |
| Modificado                    | 244,98 ± 105,40 (227)          | 165,32 ± 66,78 (227)      |
| <b>MICROHÁBITAT</b>           |                                |                           |
| Abierto                       | 298,76 ± 101,47 (137)          | 180,76 ± 74,51(137)       |
| Cerrado                       | 178,49 ± 83,05 (498)           | 80,38 ± 52,17 (498)       |
| <b>HÁBITAT X MICROHÁBITAT</b> |                                |                           |
| Natural x abierto             | 266,47 ± 103,40 (68)           | 128,60 ± 57,96 (68)       |
| Natural x cerrado             | 164,97 ± 76,63 (340)           | 54,48 ± 26,13 (340)       |
| Modificado x abierto          | 330,58 ± 89,35 (69)            | 232,17 ± 48,89 (69)       |
| Modificado x cerrado          | 207,60 ± 88,92 (158)           | 136,13 ± 50,61 (158)      |

**1.3.** Promedio ± desvío estándar de las distancias de aproximación (cm) y al refugio (cm) de *Liolaemus wiegmanni* en hábitats naturales y modificados en función de los distintos microhábitats utilizados como percha. Entre paréntesis se indica el número de observaciones.

|                               | Distancia de aproximación<br>(cm) | Distancia al refugio<br>(cm) |
|-------------------------------|-----------------------------------|------------------------------|
| <b>HÁBITAT</b>                |                                   |                              |
| Natural                       | 427,71 ± 115,08 (105)             | 354,47 ± 128,92              |
| Modificado                    | 302,92 ± 117,24 (103)             | 164,96 ± 91,33 (103)         |
| <b>MICROHÁBITAT</b>           |                                   |                              |
| Abierto                       | 384,45 ± 132,05 (171)             | 284,87 ± 149,56              |
| Cerrado                       | 257,13 ± 50,89 (37)               | 148,56 ± 49,93 (37)          |
| <b>HÁBITAT X MICROHÁBITAT</b> |                                   |                              |
| Natural x abierto             | 475,12 ± 85,94 (80)               | 414,00 ± 79,47 (80)          |
| Natural x cerrado             | 276,00 ± 40,10 (25)               | 164,00 ± 40,38 (25)          |
| Modificado x abierto          | 314,14 ± 119,15 (91)              | 171,36 ± 94,11 (91)          |
| Modificado x cerrado          | 217,83 ± 47,94 (12)               | 116,41 ± 44,50 (12)          |

**1.4.** Promedio ± desvío estándar de las distancias de aproximación (cm) y al refugio (cm) de *Liolaemus multimaculatus* en hábitats naturales y modificados en función de los distintos microhábitats utilizados como percha. Entre paréntesis se indica el número de observaciones.

|                                 | <i>T<sub>b</sub></i> (°C) | <i>T<sub>s</sub></i> (°C) | <i>T<sub>a</sub></i> (°C) |
|---------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| <i>Liolaemus wiegmanni</i>      |                           |                           |                           |
| MODIFICADOS                     |                           |                           |                           |
| Mar de las Pampas (n = 32)      | 34,65 ± 3,16              | 35,39 ± 4,82              | 34,08 ± 3,11              |
| Monte Carlo (n = 27)            | 34,70 ± 2,73              | 36,11 ± 3,77              | 33,88 ± 3,55              |
| Comparaciones                   | U = 428,00<br>P = 0,958   | U = 361,50<br>P = 0,287   | U = 444,50<br>P = 0,855   |
| NATURALES                       |                           |                           |                           |
| Pinar del Sol (n = 31)          | 36,69 ± 3,07              | 38,85 ± 4,63              | 34,48 ± 3,87              |
| Punta Médanos (n = 33)          | 36,28 ± 3,22              | 39,63 ± 8,28              | 34,32 ± 4,81              |
| Comparaciones                   | U = 453,00<br>P = 0,568   | U = 484,50<br>P = 0,891   | U = 505,00<br>P = 0,896   |
| <i>Liolaemus multimaculatus</i> |                           |                           |                           |
| MODIFICADOS                     |                           |                           |                           |
| Mar de las Pampas (n = 14)      | 36,47 ± 1,26              | 39,55 ± 1,74              | 32,59 ± 2,39              |
| Monte Carlo (n = 16)            | 36,16 ± 2,15              | 38,80 ± 4,59              | 32,63 ± 3,59              |
| Comparaciones                   | U = 92,00<br>P = 0,416    | U = 86,00<br>P = 0,288    | U = 120,00<br>P = 755,00  |
| NATURALES                       |                           |                           |                           |
| Pinar del Sol (n = 15)          | 36,38 ± 1,86              | 39,88 ± 1,76              | 33,33 ± 4,03              |
| Punta Médanos (n = 19)          | 36,19 ± 0,98              | 39,37 ± 0,91              | 32,80 ± 1,44              |
| Comparaciones                   | U = 155,50<br>P = 0,664   | U = 127,00<br>P = 0,602   | U = 171,00<br>P = 0,331   |

**2.1.** Comparaciones (prueba de Mann Whitney) de la temperatura corporal (*T<sub>b</sub>*), temperaturas del sustrato y del aire (*T<sub>s</sub>* y *T<sub>a</sub>*) entre Mar de las Pampas y Monte Carlo (hábitats modificados) y entre Pinar del Sol y Punta Médanos (hábitats naturales) para ambas especies de lagartijas. Los valores representan la media ± el desvío estándar. Referencias: n = número de muestras, U = estadístico de Mann Whitney ( $\alpha = 0,05$ ), P = valor de probabilidad.

| Fuente de Variación | gl | CM      | F       | P        |
|---------------------|----|---------|---------|----------|
| Modelo              | 4  | 39,684  | 263,696 | < 0,001* |
| Intercepto          | 1  | 51,779  | 357,113 | < 0,001* |
| LHC                 | 1  | 126,228 | 870,576 | <0,001*  |
| Sexo                | 1  | 0,416   | 3,248   | 0,515    |
| Hábitat             | 1  | 0,916   | 6,317   | 0,013*   |
| Sexo x hábitat      | 1  | 0,178   | 1,229   | 0,269    |

**3.1.** Análisis de covarianza de la masa corporal de *Liolaemus wiegmannii* ajustada según el largo hocico-cloaca comparando entre sexos (machos, n = 40; hembras n = 82) y tipos de hábitats (modificados: n = 59 y naturales n = 63). Referencias; LHC: largo hocico-cloaca; gl : grados de libertad; CM: cuadrados medios; F: estadístico de Fischer; P: valor de probabilidad; (\*) diferencias estadísticamente significativas según la prueba de ANCOVA ( $\alpha = 0,05$ ).

| Fuente de Variación | gl | CM     | F       | P       |
|---------------------|----|--------|---------|---------|
| Modelo              | 4  | 14,690 | 150,127 | <0,001* |
| Intercepto          | 1  | 2,694  | 27,534  | <0,001* |
| LHC                 | 1  | 35,928 | 367,160 | <0,001* |
| Sexo                | 1  | 0,071  | 0,725   | 0,395   |
| Hábitat             | 1  | 0,080  | 0,819   | 0,367   |
| Sexo x hábitat      | 1  | 0,108  | 1,106   | 0,294   |

**3.2.** Análisis de covarianza de la masa corporal de *Liolaemus multimaculatus* ajustada según el largo hocico-cloaca comparando entre sexos (machos, n = 64; hembras n = 64) y tipos de hábitats (modificados: n = 60 y naturales n = 68). Referencias; LHC: largo hocico-cloaca; gl: grados de libertad; CM: cuadrados medios; F: estadístico de Fischer; P: valor de probabilidad; (\*) diferencias estadísticamente significativas según la prueba de ANCOVA ( $\alpha = 0,05$ ).