

1058

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



**ECOLOGÍA ESPACIAL Y DINÁMICA POBLACIONAL
DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS
(*LIOLAEMUS MULTIMACULATUS*, IGUANIA,
LIOLAEMIDAE), EN LA PROVINCIA DE BUENOS
AIRES.**

AUTOR:

FEDERICO PABLO KACOLIRIS

DIRECTOR:

JORGE DANIEL WILLIAMS

CODIRECTOR:

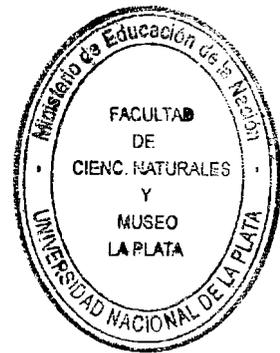
ARTURO IGNACIO KEHR

LUGAR DE TRABAJO:

**SECCIÓN HERPETOLOGÍA, DEPARTAMENTO ZOOLOGÍA DE VERTEBRADOS
MUSEO DE LA PLATA**

2009

*A mi familia, a mis amigos y
mi fuente de inspiración...
los animales*



BIBLIOTECA

Facultad de Ciencias Naturales y Museo

*"Para seguir el camino del conocimiento, uno tiene que ser muy imaginativo. En el camino del conocimiento nada es tan claro como nos gustaría que fuera."
(Carlos Castaneda, La Rueda del Tiempo)*

ECOLOGÍA ESPACIAL Y DINÁMICA POBLACIONAL DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS (*LIOLAEMUS MULTIMACULATUS*, IGUANIA, LIOLAEMIDAE), EN LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES.

RESUMEN - Los aspectos básicos de la ecología poblacional de la Lagartija de las dunas (*Liolaemus multimaculatus*) fueron estudiados desde el 2004 hasta el 2009. El área núcleo de estudio fue la reserva provincial Mar Chiquita, aunque algunos aspectos considerados abarcaron el rango completo de distribución para la especie en la provincia de Buenos Aires. Los objetivos generales fueron: (1) analizar los principales patrones espaciales y de dinámica poblacional, y; (2) evaluar el estado de conservación y la viabilidad poblacional de la especie. En el marco de estos objetivos, se estudiaron los patrones de uso de microhábitat, la disponibilidad de hábitat, el área vital, la distribución espacial y temporal de la densidad, los principales aspectos demográficos y la viabilidad poblacional de la especie. Para evaluar los patrones de uso de microhábitat se aplicaron modelos de uso-disponibilidad, utilizando la cobertura de la vegetación como variable. Se evaluaron las preferencias por tipos fisonómicos y por matas de pastos que la especie utiliza como refugio. La disponibilidad y el grado de reducción del hábitat fueron estimados a través del análisis de imágenes satelitales. El área vital y solapamiento entre individuos fueron estimados a través del uso del método del mínimo polígono convexo. La densidad fue estimada a través del uso de métodos de distancia y captura-recaptura. Sobre la base de los resultados, y la suma de información previa sobre la especie, se generaron modelos predictivos de viabilidad poblacional. Los resultados mostraron que la especie prefiere utilizar microhábitats de baja a media cobertura de la vegetación (5 hasta 30 %), compuestos principalmente por especies herbáceas. También se observó una preferencia por matas de pasto de tamaños intermedios. El área total de hábitat apto para la especie fue en total de 50.523 ha (33 % del total de categorías de hábitat representadas en las dunas). Mientras que la reducción total de hábitats costeros por desarrollo urbano y/o introducción de especies arbóreas exóticas fue en total de 30.531 ha (20 % del total de las categorías de hábitat). Las áreas de actividad fueron en general pequeñas (45 m² en promedio). Los patrones espaciales observados podrían ser explicados en parte por el comportamiento anti-predatorio y la escasa cantidad de hábitats aptos para la especie. La densidad de individuos es baja (menor a 10 individuos / ha) y ningún gradiente espacial local ni regional fue observado. Los modelos de viabilidad poblacional siguiendo escenarios conservadores, muestran una población estable. Sin embargo, en modelos con mortalidad máxima o tasas de reducción de hábitat máximas, pueden ocurrir extinciones locales. Consecuentemente, estudios futuros deberán enfocarse en evaluar las principales causas de mortalidad, la genética poblacional y la reducción del hábitat. Los principales problemas de conservación para la especie serían la pérdida y fragmentación del hábitat. Por esta razón, las políticas de manejo actuales deben enfocarse principalmente en la protección del ecosistema dunícola.

Palabras claves: *Liolaemus multimaculatus*, ecología espacial, dinámica poblacional, viabilidad poblacional.

SPATIAL ECOLOGY AND POPULATION DYNAMICS OF THE SAND DUNE LIZARD (*LIOLAEMUS MULTIMACULATUS*, IGUANIA, LIOLAEMIDAE), IN BUENOS AIRES PROVINCE.

ABSTRACT - The basic aspects of the population ecology of the Sand dune lizard (*Liolaemus multimaculatus*) were studied from 2004 to 2009. The core area of the study was the Mar Chiquita provincial reserve, but some aspects considered encompassed the complete distributional range of the species in the coast of Buenos Aires province. The main objectives were: (1) to analyze the main spatial patterns and population dynamics, and; (2) to evaluate the conservation status and the population viability of the species. Based on these objectives, the microhabitat use patterns, habitat availability, home range, spatial and temporal distribution of density, main demographic aspects and population viability of the species were studied. To evaluate microhabitat use patterns, use-availability models were applied, using vegetation cover as variable. Preference for physiognomic types and for bunch-grasses that the species uses to shelter were evaluated. The habitat availability and the degree of reduction in such habitat were estimated through the analysis of satellite images. Home range and overlap between individuals were estimated through the use of the minimum convex polygon method. Density was estimated through the use of distance, and capture-recapture methods. On the basis of the results, and the addition of previous information on the species, predictive models of population viability were generated. The results showed that the species prefers to use microhabitats with low to medium vegetation cover (5 to 30 %), composed mainly by herbaceous species. Preference for bunch-grasses of intermediate size was also observed. The total area of suitable habitats for the species add up a total of 50.523 ha (33 % of the total of habitat categories represented on dunes). Whereas the total reduction of the coastal habitats by urban development and/or by the introduction of exotics tree species was in total of 30.531 ha (20 % of the total of the habitat categories). The home ranges were generally small (average 45 m²). The spatial patterns observed could be explained in part by the anti-predator behavior and the scarce amount of suitable habitats for the species. The density of individual is small (less than 10 individuals / ha) and neither local nor regional spatial gradients were observed. The population viability models following conservative scenarios, show a stable population. However, in models with maximum mortality or maximum habitat reduction rates, local extinctions can occur. Consequently, future studies must focus on the evaluation of the main causes of mortality, the population genetics and the reduction of the habitat. The main conservation problems for the species would be habitat loss and fragmentation. For these reasons, the present management policies must focus mostly on the protection of the dunes ecosystems.

Keywords: *Liolaemus multimaculatus*, spatial ecology, population dynamics, population viability.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	8
PREFACIO.....	11
INTRODUCCIÓN GENERAL	
MARCO CONCEPTUAL.....	13
RELEVANCIA DE LA ESPECIE ESTUDIADA.....	18
IMPORTANCIA Y ALCANCE DE LA TESIS.....	20
OBJETIVOS GENERALES.....	21
OBJETIVOS PARTICULARES.....	22
ORDENAMIENTO DE LA TESIS.....	22
SOBRE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS: <i>L. MULTIMACULATUS</i>	
LAS LAGARTIJAS ARENÍCOLAS.....	24
LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS: <i>L. MULTIMACULATUS</i>	25
PROBLEMÁTICA Y SITUACIÓN ACTUAL.....	30
ÁREA NÚCLEO DE ESTUDIO	
LAS DUNAS COSTERAS BONAERENSES.....	33
MAR CHIQUITA.....	34
MÓDULO I: ECOLOGÍA ESPACIAL DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS	
CAPÍTULO I: PATRONES DE USO DE MICROHÁBITAT	
RESUMEN.....	47
MARCO TEÓRICO.....	48
MÉTODOS.....	50
RESULTADOS.....	56
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	61
CAPÍTULO II: SELECCIÓN DE RASGOS CLAVES DE LA VEGETACIÓN	
RESUMEN.....	67
MARCO TEÓRICO.....	68
MÉTODOS.....	70
RESULTADOS.....	73
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	77
CAPÍTULO III: DISPONIBILIDAD DE HÁBITAT	
RESUMEN.....	82
MARCO TEÓRICO.....	83
MÉTODOS.....	85
RESULTADOS.....	86
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	88

CAPÍTULO IV: ÁREA VITAL: TAMAÑO Y SOLAPAMIENTO	
RESUMEN.....	90
MARCO TEÓRICO.....	91
MÉTODOS.....	93
RESULTADOS.....	95
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	97
MÓDULO II: DINÁMICA POBLACIONAL DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS	
CAPÍTULO V: DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LA DENSIDAD Y TAMAÑO	
RESUMEN.....	103
MARCO TEÓRICO.....	104
MÉTODOS.....	107
RESULTADOS.....	119
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	125
CAPÍTULO VI: DINÁMICA Y VIABILIDAD POBLACIONAL	
RESUMEN.....	133
MARCO TEÓRICO.....	134
MÉTODOS.....	138
RESULTADOS.....	149
CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN.....	152
ANEXO I.....	156
RESUMEN Y SÍNTESIS DE CONCLUSIONES	
MÓDULO I: ECOLOGÍA ESPACIAL.....	158
MÓDULO II: DINÁMICA POBLACIONAL.....	164
SÍNTESIS FINAL.....	167
EPÍLOGO	
CONSIDERACIONES PARA LA CONSERVACIÓN.....	170
LITERATURA CITADA.....	173

AGRADECIMIENTOS

Es importante tener presente a todas las personas que me acompañaron de alguna manera u otra, en este viaje, del cual esta tesis representa apenas un pequeño fragmento. Debido a que las personas involucradas tanto directa como indirectamente son tantas y de tan variados espacios y tiempos, y, a fin de no dejar a nadie afuera, quisiera de entrada expresar un fuerte e inclusivo: GRACIAS A TODOS, DE CORAZÓN!!!. A continuación voy a dar inicio a los agradecimientos particulares y me gustaría resaltar la no existencia de una importancia asociada al orden. El orden que sigo se encuentra relacionado, mas bien, al orden de aparición de las distintas personas en mi memoria, y por ende el listado no resalta relevancias especiales. Sin embargo existen categorías no exclusivas cuyo carácter es de orden. Es decir nombro a cada persona una vez, dentro de alguna categoría, lo cual no significa que le esté agradeciendo solo por eso, ya que de alguna manera, todos me ayudaron en todo.

Para empezar voy a agradecer a mi familia más directa, o sea a mis viejos, Dionisio y Adriana, a mis hermanos Laura y Alexis, a mi cuñada Romina, a los nuevos integrantes Martina y Valentino, y a mis abuelos, Antonia y Dionisio, María y Oscar. También a mis tías y tíos, Graciela y Eduardo, Kuky y Hugo, Dorita y Tate, Poly, Nelly y Edith. Mis primas y primos, Darío, Wally, Dami, Titi, Chanso, Marina, Luky, Gastón y Giuser. Por supuesto y dentro de mi familia directa también, mis hermanos y compañeros, Bustafazer, Newton y el Negro.

Sigo con mis directores, Jorge Williams, Arturo Kehr y Hugo López. Ellos me acompañaron, aconsejaron y ayudaron de diversas maneras durante el desarrollo de esta tesis contemplando, aceptando y entendiendo en muchas ocasiones mi particular forma de trabajar.

Muchos voluntarios y ayudantes, la mayoría de ellos grandes amigos míos hoy día, me dieron una mano tremenda en el campo y en los trabajos que le siguieron. Entre ellos nombro primero a los Sand Warriors, Alejandro Molinari, Alberto Rafael y Emiliano Guerrero, con quienes compartimos trabajo, películas y peleas. También a Javier Caimi, Paula Lourenco, Gala Sánchez Véliz, Elida Turco, Gianluca Guaitoli, Camillo Berénos, Juliana Lambruschini, Mariela Fernández, Carla Cassino, Celeste Ruíz de Arcaute, Belén Moyano, Magali Gabrielli, Ana Laura Monserrat, Cintia Celsi, Cristiano Luzzi y Erika Kubisch, Candelaria y Rocío. Todos ellos se aguantaron mis locuras y estados cambiantes de ánimo durante largas caminatas por las dunas.

Mis amigos de siempre y los nuevos por.....bueno, creo que no hace falta describir mucho acá, ya que todos sabemos la cantidad de cosas que encierra la palabra "amigos". Gracias a Igor, Hernán, Nacho, Pablo, el Conde, Dai, Yisel, el Gonza, Maru, Malu, Mecky, Andy y Pili. También a muchos a quienes, a pesar de que llevamos menos tiempo compartiendo aventuras, incluyo en esta categoría, Josecho, Guille Natale, Cami, Leandro Alcalde, Sergio Rosset, Paula Bona, El Bocha, Lucho Segura, Luis Pagano, Vero Guerrero Borges, Roxana Aramburu, Nathalie Horlent, Luciana Lugones, Joaquin Carrera, el Colo, Igna, el Pana, Lucho y la Colo.

A los guardaparques de Mar Chiquita, que siempre estuvieron al pie del cañon cuando realmente los necesité, Ricardo Cañete, Florencia Tuñon, Julio Mangiarotti, Miguel Buzato y Alejandro Leiss.

Muchas personas me ayudaron mediante críticas, consejos y revisiones profesionales, de artículos, informes y/o presentaciones a subsidios, John Blake, Monique Halloy, Jorge Ravinovich, Mariano Merino, el Tano Spinelli, Mónica Caviglia. También los revisores de la Tesis por su trabajo desinteresado.

Con el Club de Ciencias de la Costa, y el Grupo de Trabajo para la Conservación de las Costas, compartimos ideales, charlas, mates y caminatas por la arena. Gracias Adri, Anis, Cindy y muchos otros.

A la tribu de capoeira, que me apoyaron durante este proceso de una forma más lúdica, Habibi, Castor, Camará, Gigante, Preguiza, Robert, Celin, Eche, Mati, Dani, José, Jura, entre otros.

A las instituciones que aportaron fondos o permisos para la realización de este trabajo, Comisión de Investigaciones Científicas (CIC), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible (OPDS), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad nacional de La Plata (FCNyM, UNLP), Neotropical Grassland Conservancy (NGC), International Reptile Conservation Foundation (IRCF), Rufford Foundation mediante su programa Rufford Small Grants (RSG).

Por último a los individuos que soportaron tantos maltratos de mi parte. Con esto no quiero mostrar arrepentimiento ya que estoy convencido que en alguna medida el trabajo realizado es y será de utilidad para la protección de las lagartijas. Sin embargo me parece importante destacar este ítem a fin de mantener presente y fortalecer la idea de individuo *per se*, como la unidad fundamental con la cual los biólogos desarrollamos nuestras investigaciones. Como individuos que somos, nuestras relaciones directas son en última instancia con individuos también (sean de la misma o de otras especies), y es por lo tanto a los individuos a quienes debemos respetar y tratar con consideración. Aunque en la práctica, muchas veces, la sensibilidad hacia el individuo se ve obstaculizada por ideas o conceptos más amplios (como por ejemplo, el de población), es imprescindible hacer el esfuerzo de ponernos en la piel del otro, y evitar de esta manera que el bosque nos impida ver el árbol.

PREFACIO

Las poblaciones biológicas son conjuntos de individuos de una misma especie que coexisten espacial y temporalmente, y que interactúan potencialmente entre ellos a la vez que con individuos de otras especies. La ecología de poblaciones, como disciplina científica, está interesada en la identificación de los patrones y parámetros que caracterizan a estas poblaciones y en la comprensión de los procesos que las mantienen. Una de las perspectivas desde la cual pueden estudiarse estos patrones y procesos, y que más ha contribuido al entendimiento sobre la persistencia y viabilidad de las poblaciones, consiste en el análisis teórico y empírico de la distribución y demografía de los individuos que las componen. Sin embargo, y a pesar de que la ecología de poblaciones representa una disciplina científica *per se*, también puede ser considerada como una herramienta metodológica clave en estudios tanto básicos como aplicados, enmarcados en la biología de la conservación.

En los diferentes capítulos que conforman esta tesis, se estudian patrones vinculados a la ecología espacial y la dinámica poblacional de algunas poblaciones de la Lagartija de las dunas (*Liolaemus multimaculatus*), distribuidas en la costa bonaerense, región pampeana . La intención es describir los principales patrones espaciales y de dinámica de la especie y, en segunda instancia, evaluar críticamente algunas de las causas relacionadas con tales patrones para finalmente desarrollar un modelo predictivo sobre la viabilidad poblacional, en escenarios con y sin impacto antrópico. Para ello se intenta identificar y describir patrones observados a partir de observaciones detalladas de campo y modelar los mismos a fin de obtener una interpretación a futuro acerca del destino de la especie. Esta tesis es, en gran medida, un intento por realizar un aporte concreto al conocimiento de base sobre uno de los grupos que menos atención ha

recibido en nuestro país, los reptiles. Del mismo modo, se propone obtener herramientas concretas de manejo para ser utilizadas en la conservación, tanto de la especie blanco, como de otras especies, principalmente aquellas relacionadas taxonómicamente y/o aquellas que comparten el mismo hábitat. Este estudio se ha visto beneficiado por algunos hallazgos de investigaciones previas y, del mismo modo, se espera que los resultados sirvan como base y estímulo para estudios posteriores.

INTRODUCCIÓN GENERAL

MARCO CONCEPTUAL

La ecología de las poblaciones animales

La ecología de poblaciones estudia los procesos que afectan la distribución y abundancia de las poblaciones silvestres. La importancia del campo de estudio de esta rama de la ecología es claro, siendo que las poblaciones representan la menor unidad en la cual se reflejan los resultados de los procesos de selección natural y supervivencia de los individuos. Consecuentemente, las poblaciones constituyen el nivel de agregación de la materia en el cual se expresan los cambios evolutivos de los organismos (Rabinovich, 1980).

Características emergentes básicas como la densidad, la mortalidad y las frecuencias de sexos, entre otras, representan aspectos integrales de la demografía de las poblaciones. Estos factores junto con el movimiento, la interacción con otros individuos de la misma y otras especies y los límites ambientales, son los principales elementos de la dinámica y en consecuencia, de la viabilidad de una población. Sin embargo, las poblaciones están conformadas por individuos y, debido a esto, existe una estrecha relación entre los principales parámetros poblacionales y las variables autoecológicas de los organismos (es decir, las relaciones entre los individuos y su ambiente), como por ejemplo el área vital y el uso del hábitat, entre otras.

En resumen, si bien existen propiedades emergentes características del nivel de agregación de la materia conocido como población, muchas otras variables relacionadas a la autoecología de los individuos, definen en suma los principales patrones poblacionales. Por esta razón, un estudio completo a nivel poblacional deberá tener en cuenta ambos, las propiedades emergentes básicas y las variables autoecológicas, sus relaciones y los factores que las controlan, a fin de propiciar un aporte teórico básico y un elemento clave de gestión para el caso de especies amenazadas.

La ecología espacial y la dinámica de las poblaciones animales: el caso de los reptiles

Durante las últimas dos décadas, los ecólogos han ido incrementando el reconocimiento acerca de la importancia del contexto espacial en sus estudios sobre individuos, poblaciones y comunidades (Kareiva & Wennergren, 1995; Tilman & Kareiva, 1997; Hanski & Gilpin, 1997; Hanski, 1988). Una expansión rápida en la literatura demostró como la distribución espacial de los hábitats puede afectar todos los aspectos de la ecología, desde poblaciones genéticas (Whitlock, 1992; Giles & Goudet, 1997; Hedrick & Gilpin, 1997) y dinámica de especies simples (Hastings & Higgins, 1994; Hanski, 1999) hasta la composición de las comunidades (Danielson, 1991; Holt, 1997), y cambios a nivel evolutivo (Brown & Pavlovic, 1992; Holt & Gaines, 1992; Travis & Dytham, 1998). Algunos autores, como Hanski (1999), reconocen el reciente énfasis del espacio como el mayor paradigma en ecología y a la ecología espacial como uno de los desarrollos más visibles en ecología y biología poblacional de los últimos años. Independientemente de que estén en lo correcto o no, la comprensión del efecto espacial sobre la ecología de los individuos y las poblaciones y consecuentemente, su efecto en la dinámica de las mismas resulta clave para entender los patrones que definen a estas unidades y los procesos que las generan.

Los patrones de movimiento de los individuos son componentes fundamentales de la ecología y biología de las especies, ya que se encuentran asociados con la supervivencia y la reproducción (Stamps, 1983). En el caso particular de los reptiles, las razones más importantes relacionadas con el desplazamiento entre sitios se encuentran directamente relacionadas con la adquisición de recursos, incluidos alimentos, agua, parejas, sitios soleados para termorregular (o con sombra, en caso de que las temperaturas sean demasiado elevadas), sitios para anidar, refugios y cualquier otro factor que sea requerido para su supervivencia y/o reproducción (Pough *et al.*, 2004). Sin embargo cada movimiento se encuentra asociado a un costo, entre los cuales se encuentran principalmente la pérdida de energía y la exposición a condiciones desfavorables y/o predadores. En algunos casos, la mortalidad puede ser particularmente alta cuando los individuos se mueven desde un sitio hacia otro. Por lo tanto, la elección de un sitio apropiado para posarse o la decisión de moverse entre sitios, tendrá que contemplar un equilibrio entre estos costos y beneficios.

Muchos reptiles se mueven únicamente cuando sienten la necesidad inmediata de acceder a un recurso, mientras que en otras especies, el movimiento es algo más constante en el tiempo. Esto último ha dado lugar al reconocimiento de dos tipos ecológicos básicos, principalmente en lagartos, conocidos como: a) sentarse-y-esperar, y; b) forrajeadores-activos. Como se resume en Stamps & Krishnan (1994a; b; 1995), varios estudios han demostrado que estos eco-tipos afectan y se ven reflejados no solo en el modo de alimentación, sino también en varios aspectos del comportamiento, del uso del espacio y por lo tanto de la dinámica de la población. En resumen, los patrones de movimiento en reptiles, afectan y son afectados por todos los otros aspectos de la biología de las especies, incluyendo sus relaciones con el agua y la temperatura, ecología alimentaria y energética, sistema de apareamiento, respuesta a los predadores y las interacciones con individuos de la misma y de otras especies (Pough *et al.*, 2004).

La dinámica de las poblaciones se encuentra estrechamente ligada a los patrones de movimiento y consecuentemente, a la ecología espacial. Esta relación puede verse claramente reflejada en la dinámica de las metapoblaciones, en donde algunos parches de hábitat son poblados por individuos que migran desde otros parches de hábitat y no por individuos que nacieron allí (Marsh & Trenham, 2001). Como se destacara anteriormente, parámetros poblacionales básicos como la densidad o la supervivencia de una especie se ven afectados fuertemente por variables espaciales, sobre todo aquellas relacionadas con la estructura del hábitat (McNair & Lombard, 2004; Pough *et al.*, 2004). Los movimientos pueden tener también un efecto directo sobre la estructura genética de la población. Una fuerte filopatría natal (la tendencia a retornar al sitio de nacimiento) en juveniles y adultos, puede producir una diferenciación genética a nivel local (Berven & Grudzien, 1990; Smith & Scribner, 1990). Por esta razón, para comprender la dinámica y tendencias de una población, resulta necesario conocer los principales patrones espaciales de la misma, sobre todo para el caso de especies especialistas y/o con una distribución geográfica restringida (Lacy & Pollak, 2005).

Del mismo modo en que el conocimiento sobre ecología espacial resulta de gran importancia para comprender aspectos de la dinámica poblacional, ambas fuentes de información resultan claves como marco de referencia para aquellos estudios enmarcados en la biología de la conservación. En el caso particular de los reptiles, las carreteras, el desarrollo urbano, el uso de la tierra para fines agrícolas y otras barreras de origen antrópico pueden limitar e impedir el movimiento entre poblaciones (Vos & Chardon, 1998), incrementando la mortalidad en animales migrantes (Carr & Fharig, 2001; Hels & Buchwald, 2001), disminuyendo la diversidad genética de la población (Hitchings & Beebe, 1998), y promoviendo la extinción de pequeñas poblaciones aisladas (Laan & Verboom, 1990). Consecuentemente, la protección del hábitat en general, el mantenimiento de corredores de hábitat propicio y el hecho de proporcionar

medios para la dispersión para atravesar barreras, han sido reconocidas entre las acciones más importantes en conservación de la herpetofauna (Ruby *et al.*, 1994; Burbrink *et al.*, 1998). En resumen, tanto la ecología espacial como la dinámica poblacional, a la vez que representan ramas básicas dentro del campo de estudio de la ecología, constituyen elementos integrales de estudios tanto básicos como aplicados, enmarcados en la biología de la conservación, debido a que permiten modelar la viabilidad poblacional a corto y mediano plazo, en especies amenazadas (Lacy & Pollak, 2005).

La importancia de la ecología para la conservación de especies amenazadas

Uno de los grandes desafíos ambientales del siglo XXI es detener el proceso cada vez más acelerado de pérdida de biodiversidad a escala global, nacional y local (Carroll & Fox, 2008). El hombre, directa o indirectamente, es la causa principal de la mayoría de las disminuciones de especies (Baillie *et al.*, 2004). La destrucción y degradación del hábitat son las amenazas más importantes, pero otras presiones significativas incluyen la sobre caza (para alimentación, por deporte, para mascotas y medicinas), la introducción de especies exóticas, la contaminación y, consecuentemente, la generación de enfermedades (Reynolds *et al.*, 2001; Baillie *et al.*, 2004). Sumado a estas variables, el cambio climático se reconoce cada vez más como una nueva amenaza adicional (Baillie *et al.* 2004).

Las pampas forman parte de la región biogeográfica más transformada de Argentina (Bertonatti & Corcuera, 2000; Bilenca & Miñarro, 2004). Estos ecosistemas ocupan una superficie total de 44.255.538 ha (15,7 % del territorio nacional) de la cual el 62,9 % ha sido modificado (27.851.855 ha) por actividades antrópicas y sólo un 0,05 % de su territorio está protegido bajo algún tipo de normativa nacional o provincial (Brown & Pacheco, 2006).

Estrategias importantes para la conservación de la diversidad biológica en áreas que mantienen cierto nivel de conservación de su flora y fauna son: 1) la creación y gestión de áreas protegidas; 2) el uso sostenido de especies con interés comercial, y; 3) el control de los procesos de degradación del hábitat. La contribución que realiza la ecología como disciplina, a este proceso, es la de aportar los conocimientos básicos necesarios sobre los procesos naturales subyacentes a la biodiversidad que se pretende conservar. Estos conocimientos pasan a ser entonces herramientas de gestión para los organismos encargados de tomar y ejecutar decisiones, las cuales pueden (y deben) ser utilizadas en beneficio de la conservación de una especie y su hábitat. Este proceso va evolucionando a medida que surgen nuevos conocimientos (tanto en lo teórico como en lo metodológico), adaptándose a los cambios que pudieran surgir o simplemente mejorando el accionar previo.

En los últimos años se han desarrollado herramientas teóricas y empíricas que facilitan la investigación ecológica aplicada a la conservación de la biodiversidad. El objetivo principal de tales herramientas es determinar los factores responsables de las variaciones en abundancia de las poblaciones. En otras palabras, si la investigación ecológica detecta las causas de la declinación en el número de individuos, entonces puede hacer un aporte determinante para evitar la extinción de especies y promover la conservación de la biodiversidad. Es por esta razón que la ecología juega un papel clave en la gestión y el manejo de especies amenazadas.

RELEVANCIA DE LA ESPECIE ESTUDIADA

Los lagartos en general resultan excelentes modelos para el estudio de patrones de ecología espacial y dinámica poblacional. Esto se debe a que en general se encuentran altamente adaptados al sitio en donde viven, poseen un gran fidelidad por

sitios específicos del terreno y tienen baja capacidad de desplazamiento en relación a otros grupos de vertebrados (Pianka, 1986; Pough *et al.*, 2004).

Dentro del grupo de los reptiles que habitan en el territorio nacional, la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*, Fig. 1) representa un organismo óptimo para estudios ecológicos. Algunos aspectos claves a resaltar de la especie estudiada son:

- ✓ Pertenece a uno de los grupos de reptiles más diversos de Sudamérica, con más de 220 especies descritas a la actualidad (Avila *et al.*, 2009). Estas especies se encuentran ampliamente distribuidas por todo el territorio nacional (Ceí, 1986; Ceí, 1993; Ceí *et al.*, 2003;). Por lo tanto, el estudio de esta especie resulta de gran importancia en un marco comparativo, aportando al entendimiento de la filogenia del grupo y del valor adaptativo de los cambios evolutivos observados en la diferentes especies.
- ✓ Dentro del grupo de los reptiles que habitan nuestro país, se encuentra entre las especies que muestran mayor especificidad de hábitat.
- ✓ Es una especie altamente adaptada para la vida en la arena, lo que da cuenta de la relación evolutiva de esta especie con su ambiente (Halloy *et al.*, 1998).
- ✓ Es una de las especies de reptiles más amenazadas de nuestro país (Lavilla *et al.*, 2000) y en consecuencia, resulta clave profundizar los estudios sobre su ecología, a fin de generar herramientas claras de manejo para su protección.
- ✓ Es una especie indicadora del estado de alteración de las dunas (Vega *et al.*, 2000) y consecuentemente representa una especie paraguas cuya protección promovería una conservación eficiente de toda la biota que habita en este ecosistema.
- ✓ Es una especie de fácil captura y manejo y a causa de esto, representa un sujeto óptimo para estudios de ecología a campo.
- ✓ Existen vacíos importantes de información con respecto a los patrones básicos de su ecología.



Figura 1. Lagartija de las dunas, *L. multimaculatus* (Fotos: Povedano, H.)

Los principales aspectos de la biología y ecología de esta especie y el conocimiento existente acerca del estado de sus poblaciones relictuales se resume adelante (ver: sobre la Lagartija de las dunas, *L. multimaculatus*).

IMPORTANCIA Y ALCANCE DE LA TESIS

La información generada en la presente tesis representa un aporte al conocimiento sobre la ecología de vertebrados autóctonos en nuestro país, al mismo tiempo que contribuye con información que puede ser utilizada como herramienta para la protección de la especie estudiada.

Desde un punto de vista básico, se estudiaron los principales aspectos de la ecología espacial y la dinámica poblacional de esta lagartija. Como se mencionara anteriormente, los estudios de ecología espacial representan una base en la cual se

articulan investigaciones sobre otros aspectos de la biología y la ecología de las especies. A su vez, permiten conocer los factores limitantes que condicionan el uso del espacio, lo cual resulta de vital importancia en estos tiempos, si consideramos los cambios que se dan actualmente sobre los ecosistemas nativos. El otro aspecto estudiado es el de la dinámica poblacional, para el cual tampoco existe suficiente información en especies autóctonas de nuestro país. Estos dos aspectos aportan una visión integral al conocimiento de la biología y la ecología de la Lagartija de las dunas, pero también son relevantes en un marco comparativo.

Desde un punto de vista aplicado, se identificaron los principales requerimientos espaciales de la especie y los efectos de factores antrópicos, a la vez que se analizó la viabilidad poblacional de la especie. Esto aporta un elemento fundamental para la elaboración de propuestas de manejo orientadas a la conservación de esta lagartija y su hábitat. En este caso también, los resultados obtenidos representan un aporte y una base, tanto en lo teórico como en lo metodológico, para el estudio de la viabilidad poblacional de especies relacionadas.

OBJETIVOS GENERALES

El propósito de esta tesis es estudiar los principales patrones de ecología espacial y de dinámica poblacional de *L. multimaculatus* y utilizar esta información para evaluar el estado de conservación de la especie. La principal población estudiada habita en la Reserva Provincial Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires. Sin embargo, algunos aspectos estudiados trascienden este marco espacial y se extienden a otros sectores de dunas, o incluso a todo el rango geográfico de distribución de la especie en la provincia de Buenos Aires (ver Fig. 8).

Podemos desdoblar este objetivo básico general de la forma siguiente:

1. Analizar los principales patrones espaciales y de dinámica poblacional de la Lagartija de las dunas.
2. Evaluar el estado de conservación de la especie, sobre la base de la viabilidad de sus poblaciones.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Analizar los principales patrones de uso del microhábitat y su asociación con variables individuales y factores ecológicos.
2. Estimar la disponibilidad de hábitats para la especie en la provincia de Buenos Aires.
3. Evaluar los principales patrones de área vital y sus variaciones entre individuos.
4. Estudiar la distribución espacio-temporal de la densidad y estimar los tamaños poblacionales.
5. Modelar la viabilidad poblacional de la especie a fin de conocer su estado de conservación.

ORDENAMIENTO DE LA TESIS

Esta tesis representa un documento orientado a comprender y resolver lo planteado en los dos objetivos generales. Sin embargo, la información necesaria para la resolución de los mismos se encuentra especificada en cada uno de los objetivos particulares. Siguiendo esta línea de orden y a fin de aportar un esquema coherente y planificado de entendimiento, se ha diagramado la tesis en función de los objetivos particulares, para finalizar con un resumen de conclusiones de carácter general, que representaría el aporte fundamental a los objetivos generales propuestos. Por esta razón, se propone un esquema de tesis organizada en dos módulos principales y cinco capítulos. El primer módulo trata sobre los principales aspectos de la ecología espacial

de la especie, en el cual quedarían resueltos los objetivos particulares uno (capítulos I y II), dos (capítulo III) y tres (capítulo IV). Mientras que el segundo módulo trata sobre aspectos de la dinámica y la viabilidad poblacional, realizando de esta manera un aporte concreto a los objetivos particulares cuatro (capítulo V) y cinco (capítulo VI). Es importante destacar que esta separación es principalmente de carácter organizativa y que la información condensada en ambos módulos se encuentra estrechamente relacionada entre sí, aportando ambos módulos, en diferente medida, al entendimiento tanto de la ecología espacial, como de la dinámica poblacional y el estado de conservación de la especie.

SOBRE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS:

L. MULTIMACULATUS

LAS LAGARTIJAS ARENÍCOLAS

De las cuatro especies de lagartijas que habitan en las dunas costeras bonaerenses, tres conforman el ensamble que habita en la Reserva de Mar Chiquita (Vega, 2001). Se las considera arenícolas debido a que todas ellas poseen gran afinidad por hábitats arenosos. Además, dos de ellas, *L. multimaculatus* y *Liolaemus wiegmanii*, comparten caracteres anatómicos y comportamentales (Halloy *et al.*, 1998) especializados para la vida en la arena, que permiten agruparlas en el grupo *wiegmanii* (Etheridge, 2000). *Stenocercus pectinatus*, la tercera especie, a pesar de hallarse más alejada filogenéticamente, también es frecuente en hábitats psamófilos (Kacoliris *et al.*, 2006).

Existe una segregación a nivel del microhábitat, entre estas tres especies, la cual contribuiría a mantener la estructura de los ensambles, mientras que la dieta no sería un factor limitante en relación al uso del espacio exhibido por estas lagartijas (Vega, 2001).

LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS: *L. MULTIMACULATUS*

La Lagartija de las dunas es una lagartija pequeña, de cuerpo algo deprimido, pudiendo alcanzar los 70 mm de longitud entre el hocico y la cloaca. La coloración dorsal tiene un fondo parduzco, con series transversas, algo irregulares de pequeñas manchas oscuras posteriormente ribeteadas con escamas blancas (Cei, 1993). Es común encontrar también individuos con manchas humerales oscuras (simples o divididas), algunas escamas celestes a lo largo del dorso y manchas amarillas en los flancos (Fig. 2). En su conjunto, y debido a esta coloración particular, esta lagartija logra confundirse eficientemente con la arena en la que vive (Vega, 2001). Existen diferencias sexuales entre individuos evidenciadas en un mayor tamaño de los machos, el cual se expresa en varias partes del cuerpo (Vega, 1997). También existen diferencias en cuanto a la coloración ventral, la cual se presenta con un fondo blanquecino en hembras, mientras que en los machos se suman una serie de lunares amorrónados dispuestos en forma irregular (Cei, 1993).

Es una especie estrictamente psamófila, que se distribuye exclusivamente por las dunas costeras de las provincias de Buenos Aires y norte de Río Negro, y por lo tanto, es considerada una especie endémica de los ecosistemas dunícolas costeros (Cei, 1993).

Ciclo reproductivo, tamaño a la madurez sexual y tamaño de la puesta

En *L. multimaculatus* el ciclo reproductivo comienza a principios de la primavera y culmina a mediados del verano. El tamaño promedio \pm DS en el que las hembras alcanzan la madurez sexual es de $54,6 \pm 3,97$ mm (rango entre 48,2 hasta 63,3 mm). El tamaño de la puesta, basado en el número de huevos en el oviducto varía entre tres y siete ($4,2 \pm 1,22$) y se encuentra correlacionado en forma positiva con la longitud hocico cloaca de la hembra. Una ocurrencia simultánea de huevos en los oviductos y

folículos yemados en las hembras, sugiere la producción de más de una puesta por ciclo reproductivo (Vega, 1997).



Figura 2. Lagartijas de las dunas. En la imagen se puede apreciar la coloración dorsal críptica, mancha humeral y flanco amarillento (Foto: Kacoliris, F. P.).

En los individuos de sexo masculino, la regresión testicular sería máxima a mediados del verano, mientras que la recrudescencia ocurriría a principios del otoño. El tamaño promedio \pm DS de la longitud hocico cloaca de machos con un evidente aumento del diámetro testicular, es de $59,1 \pm 4,42$ mm (rango entre 47,5 hasta 69,6 mm) (Vega, 1997).

Adaptaciones para la vida en la arena

Con respecto a las características anatómicas más sobresalientes, relacionadas a la vida en la arena, podemos nombrar la existencia de escamas cefálicas aplanadas formando una especie de quilla que va desde el borde anterior del ojo hasta la porción

posterior de la narina, las cuales dan a la cabeza una forma de pala que le facilita zambullirse y enterrarse en la arena (Cei, 1993). Narinas oclusibles ubicadas en la porción más dorsal de la cabeza, y un esternón prominente, le facilitan la respiración mientras permanece enterrada, mientras que escamas dactilares de forma expandida le permiten desplazarse activamente sobre el sustrato arenoso (Etheridge, 2000).

Como caracteres comportamentales relacionados a su forma de vida, podemos nombrar su capacidad de zambullirse y enterrarse debajo de la arena en forma casi instantánea (Halloy *et al.*, 1998). Este comportamiento resulta clave para escapar de la vista de los predadores en hábitats abiertos, los cuales son preferidos por esta especie (Kacoliris *et al.*, 2006). Para desarrollar este comportamiento, esta lagartija hace uso de su cabeza en forma de pala y de la musculatura lateral de su cuerpo que le permiten serpear, con los miembros ubicados hacia atrás en los laterales. En determinadas ocasiones (que generalmente tienen que ver con la profundidad y granulometría del sustrato) estos rasgos le permiten desplazarse por debajo de la arena hasta una distancia de 80 cm y a una profundidad de aproximadamente 10 cm (Kacoliris, en prensa.).

Patrón fenológico y crecimiento de los juveniles

Los individuos emergen de su actividad invernal en agosto y cesan su actividad a fines de marzo. Entre abril y julio no se suele observar actividad. Los individuos neonatos se pueden observar durante los meses de febrero y marzo, por lo tanto, el período de nacimientos transcurriría a mediados del verano. Se presume que gran parte de los individuos juveniles no alcanzarían la madurez sexual durante el primer año de vida (Vega, 2001).

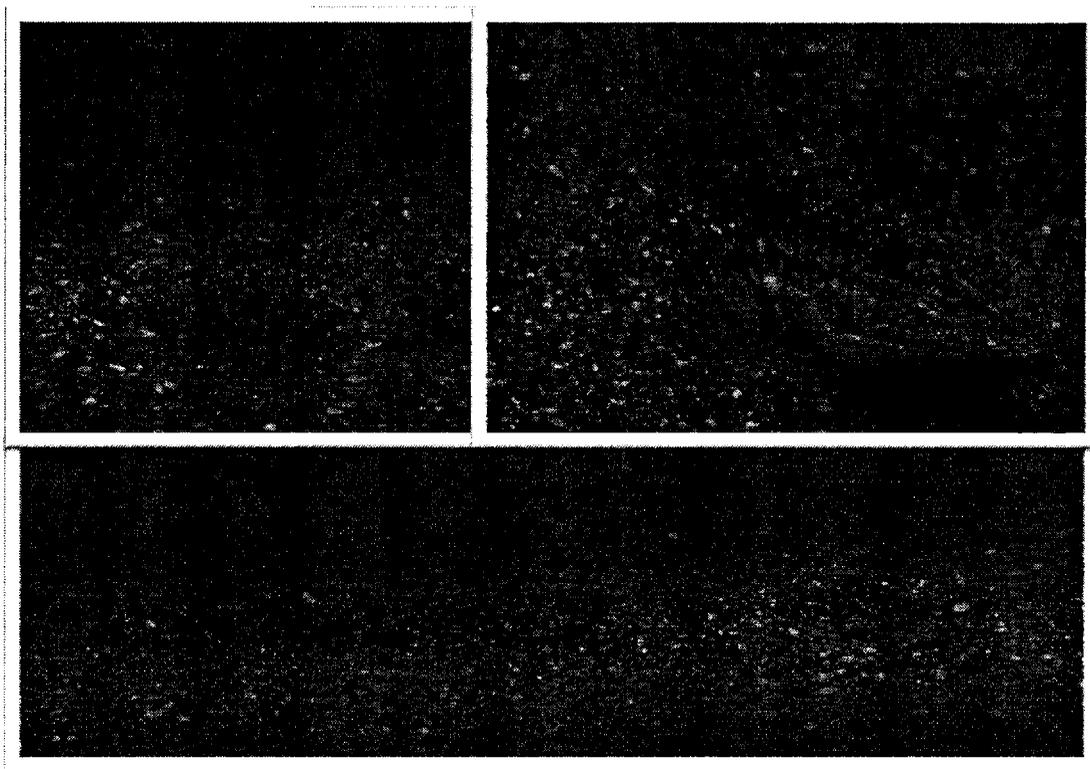


Figura 3. Lagartija de las dunas parcialmente enterrada (Fotos: Kacoliris, F. P. y Povedano, H.)

En conclusión, esta especie presenta un patrón de actividad cíclica, rasgo común en lagartos de climas templados (Fitch, 1970), desarrollando su actividad anual en un clima poco riguroso. Los individuos emergen de su inactividad invernal a principios de la primavera y la finalizan hacia fines del verano, siendo la mayor actividad hacia fines de primavera y principios de verano (para individuos adultos), mientras que los juveniles y neonatos suelen estar más activos durante el verano (Vega, 2001).

Hábitats y microhábitats

Las lagartijas arenícolas de Mar Chiquita y de otras localidades de las dunas costeras bonaerenses se caracterizan por segregarse espacialmente a nivel de microhábitat e incluso de hábitat, utilizando sitios significativamente diferentes en cuanto a su microtopografía, tipo, altura y cobertura de la vegetación (Vega, 2001).

Los individuos de *L. multimaculatus* suelen ser más frecuentes en el hábitat de dunas frontales o primer línea de dunas con respecto al mar, cuya vegetación conforma parches dentro de una matriz de amplios espacios de arena. Esta especie ocupa frecuentemente aquellos sitios de dunas bajas adyacentes a la playa generalmente con matas altas de *Spartina ciliata* (espartillo) o escasa cobertura de *Panicum racemosum* (tupe) y *Tamarix gallica* (tamarisco). Dentro de los microhábitats disponibles en dunas anteriores, esta especie prefiere aquellos sitios cercanos a espacios abiertos, con vegetación más alta y con un sustrato escasamente cubierto por hojarasca (Vega, 1999a).

Actividad diaria y termorregulación

La Lagartija de las dunas presenta una actividad diurna y sincrónica. En general, los factores físicos del microhábitat (temperatura del sustrato y del aire) se correlacionan positivamente con la temperatura corporal de los individuos, quienes presentan valores de temperatura corporal intermedios entre la temperatura del aire y el sustrato en donde se encuentran (Vega, 1999a).

Liolaemus multimaculatus presenta un comportamiento bimodal, el cual resulta en un descenso brusco de la actividad al mediodía. Este patrón obedece probablemente a la elevada temperatura del sustrato de las dunas anteriores en ese horario (Vega, 1999a). Sin embargo, este comportamiento bimodal se hace evidente en días extremadamente cálidos y sin viento, mientras que en días normales, no suele expresarse en forma marcada, pudiendo observarse a individuos activos durante todo el día.

Recursos alimentarios

Esta especie posee una dieta estrictamente zoófaga, basada exclusivamente en insectos y arañas. El alto valor de diversidad trófica observado refleja una alimentación

generalista tanto en tipos como en tamaños de presa. Los componentes básicos de la dieta de esta lagartija son los coleópteros y los dípteros (Vega, 1999b).

Depredación, microhábitat y morfología

Es difícil evaluar la influencia de la depredación sobre las lagartijas de estos ensambles, ya que no se ha estudiado en detalle. No obstante, su comportamiento anti-depredatorio podría estar selectivamente ligado al microhábitat que ocupan (Vega, 2001). Por esta razón, las interacciones depredador-presa podrían estar jugando un rol importante en el origen y el mantenimiento de los patrones espaciales observados en esta especie, existiendo una relación entre ciertos caracteres morfológicos y el microhábitat que ocupan. La coloración, forma del cuerpo, proporciones corporales, entre otras adaptaciones para la vida en la arena, afectarían la performance de estas lagartijas en cada microhábitat, y por lo tanto su morfología sería el factor clave para la colonización de un tipo determinado de microhábitat. Mientras que, para el caso particular de la depredación, el camuflaje, la velocidad de carrera y su comportamiento de huida podrían ser atributos fundamentales para su supervivencia (Vega, 2001).

PROBLEMÁTICA Y SITUACIÓN ACTUAL

Con respecto a su situación actual, esta lagartija se encuentra amenazada por cuestiones que tienen que ver tanto con su biología como con las actividades y el uso que el hombre realiza sobre su hábitat. En lo referente a su biología, aspectos negativos a destacar serían su distribución restringida, su alto grado de especialización para la vida en la arena y sus bajas abundancias naturales (Cei, 1993; Avila *et al.*, 2000). Mientras que, en relación con el efecto del impacto antrópico sobre esta especie, las principales causas de disturbio se deben al desarrollo urbano sin planificación y al turismo

desregulado, principalmente al tránsito de vehículos doble tracción por las dunas (Iribarne *et al.*, 2001).

Estudios previos han demostrado que cambios menores, como la construcción de un camino en una zona de dunas, puede disminuir la abundancia natural de esta lagartija, pudiendo ocasionar extinciones locales (Vega *et al.*, 2000). Se suma a esta problemática el hecho de que las poblaciones que habitan los sectores de dunas ubicados al norte y al sur de la ciudad de Mar del Plata, estarían aisladas entre sí, por la barrera natural que representa el sistema de sierras de Tandilia. Esta barrera impediría el entrecruzamiento de los individuos, con una consiguiente pérdida de la variabilidad genética.

Los dos grandes sectores de dunas ubicados a los dos lados de esta gran barrera se conocen como: a) Barrera medanosas oriental, aquella ubicada al norte del sistema de Tandilia, y; b) Barrera medanosa austral, aquella ubicada al sur del sistema de Tandilia . Otras barreras menores podrían también estar aislando a poblaciones más pequeñas dentro de cada barrera medanosa. Algunas de estas barreras son de origen antrópico, entre las que resaltan las principales ciudades turísticas costeras (Partido de la Costa, Villa Gesell, Monte Hermoso, entre otras), y otras son de origen natural como los ríos Quequén Grande y Quequén Salado y el Arroyo Sauce Grande, entre otros (Fig. 4). Actualmente, sólo en el sector que corresponde a la reserva Mar Chiquita, debido al desarrollo de actividades de control sobre el turismo, se estaría protegiendo efectivamente a una población de esta especie (Chevez & Kacoliris, 2008; Kacoliris & Williams, 2007).

Por estas razones, se categorizó a esta lagartija como especie vulnerable a nivel nacional (Avila *et al.*, 2000) y posteriormente esta categoría fue legalizada por la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable (resolución 1030/04).

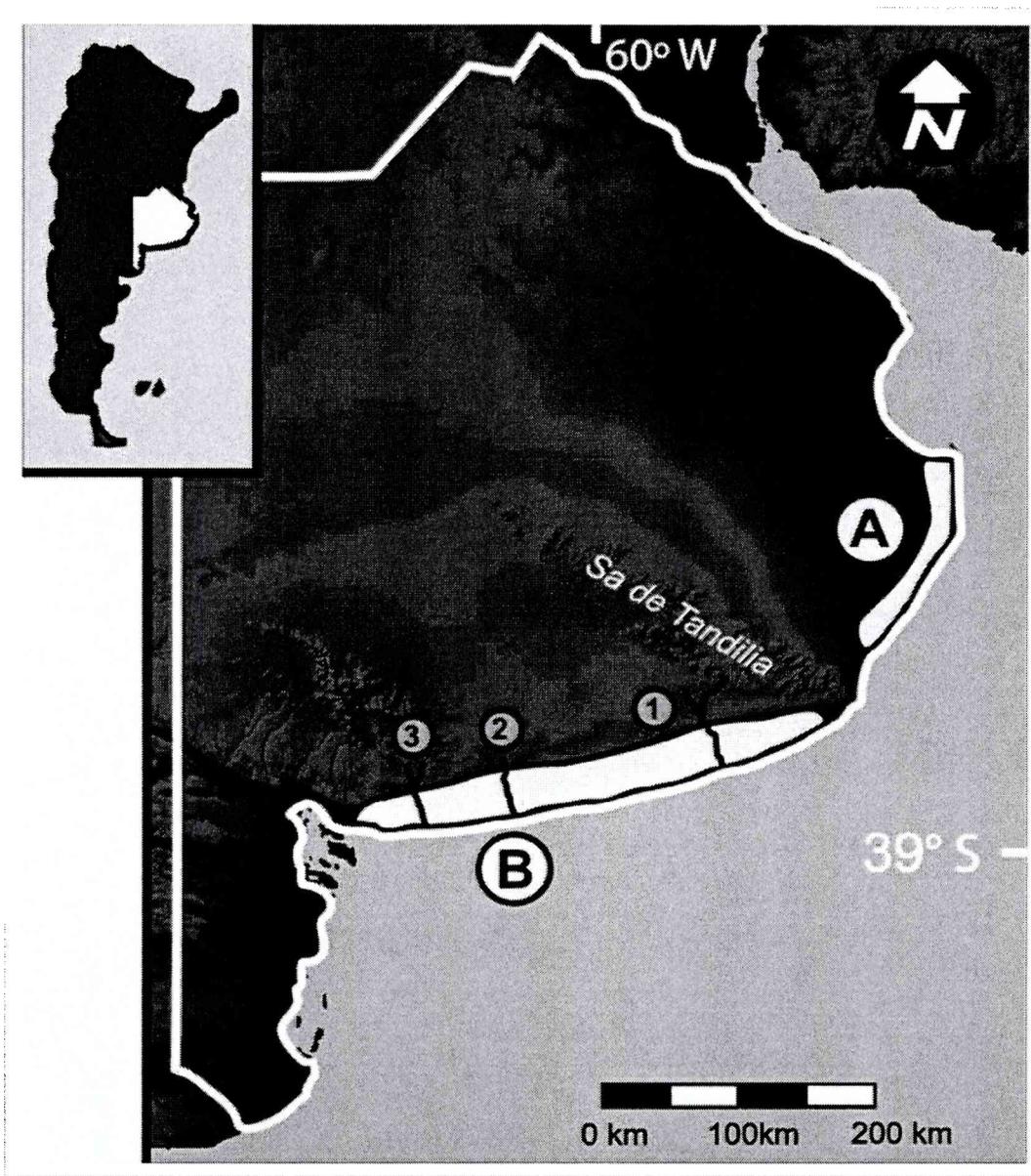


Figura 4. Mapa de Buenos Aires que muestra la ubicación de las grandes Barreras medanosas (polígonos amarillos): A) Barrera medanosa oriental y B) Barrera medanosa austral. También se resaltan otras barreras menores: 1) Río Quequén Grande; 2) Río Quequén Salado, y; 3) Arroyo Sauce Grande.

ÁREA NÚCLEO DE ESTUDIO

LAS DUNAS COSTERAS BONAERENSES

Generalidades

Como se comentara anteriormente, las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires se encuentran representadas en dos grandes áreas de dunas llamadas Barreras medanosas (Dadón, 2002). De este modo, podemos observar una Barrera medanosa oriental ($36^{\circ} 23' a 37^{\circ} 43' S - 56^{\circ} 43' a 57^{\circ} 24' O$), que comprendería al sector de dunas ubicadas entre el norte de la localidad costera de San Clemente del Tuyú y el sector ubicado sobre la desembocadura de la laguna de Mar Chiquita; mientras que se conoce como Barrera medanosa austral ($38^{\circ} 34' a 38^{\circ} 58' S - 58^{\circ} 43' a 61^{\circ} 53' O$) al sector de dunas comprendido entre la localidad costera de Necochea y el sector suroeste de la localidad costera de Pehuen-Có (Fig. 4).

Actualmente, dentro de estas dos grandes barreras medanosas, sólo quedan seis áreas de dunas en relativamente buen estado de conservación, las cuales han sido catalogados como Áreas Valiosas de Pastizal (AVP's) para Sudamérica (Bilenca & Miñarro, 2004; Fig. 5). A pesar de que estas áreas suman en total aproximadamente 20.000 ha de hábitat que estaría disponible para esta lagartija, algunos sectores se encuentran sometidos a un alto grado de disturbio principalmente debido a actividades turísticas mal reguladas y al crecimiento urbano.

Áreas estudiadas

A pesar de que el estudio se desarrolló principalmente en la reserva mar Chiquita (ver detalle más adelante), algunos aspectos generales, como los que se tratan en los capítulos V y VI, trascendieron este límite geográfico alcanzando sectores representativos de todo el sistema dunícola bonaerense. La intención fue la de obtener muestras representativas de las dos grandes barreras medanosas así como de las principales AVP's. Para este fin, se seleccionó trabajar sobre los sectores de Punta Médanos, reserva Mar Chiquita, reserva Arroyo Zabala y Balneario Marisol (Fig. 5). Estos sectores poseen algunas diferencias no sólo en cuanto al tamaño, sino también, en referencia al grado de disturbio antrópico (como se especifica en los capítulos en los cuales se trataron tales áreas). Por lo tanto, se realizará una descripción detallada del área núcleo estudiada, es decir, la reserva Mar Chiquita, incluyendo descripciones generales (al menos en lo referente a vegetación, fauna y estado de conservación) que describen de alguna manera, a todo el sistema de dunas bonaerenses.

MAR CHIQUITA

Ubicación

La Reserva Provincial y de la Biósfera Parque Atlántico Mar Chiquita se encuentra ubicada en el sector litoral del partido de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires, entre los 37° 42' - 37° 44' 9'' S y los 57° 22' 17'' - 57° 24' 50'' W (Fig. 6). El área abarca la franja dunícola que se extiende desde la desembocadura de la albufera de Mar Chiquita, hasta aproximadamente 5 km al noreste de la misma (Fig. 5). A pesar de que la reserva cuenta con una gran variedad de hábitats, el estudio fue realizado sobre el sector de dunas costeras, que representa el único sector en donde habita la Lagartijas de las dunas.

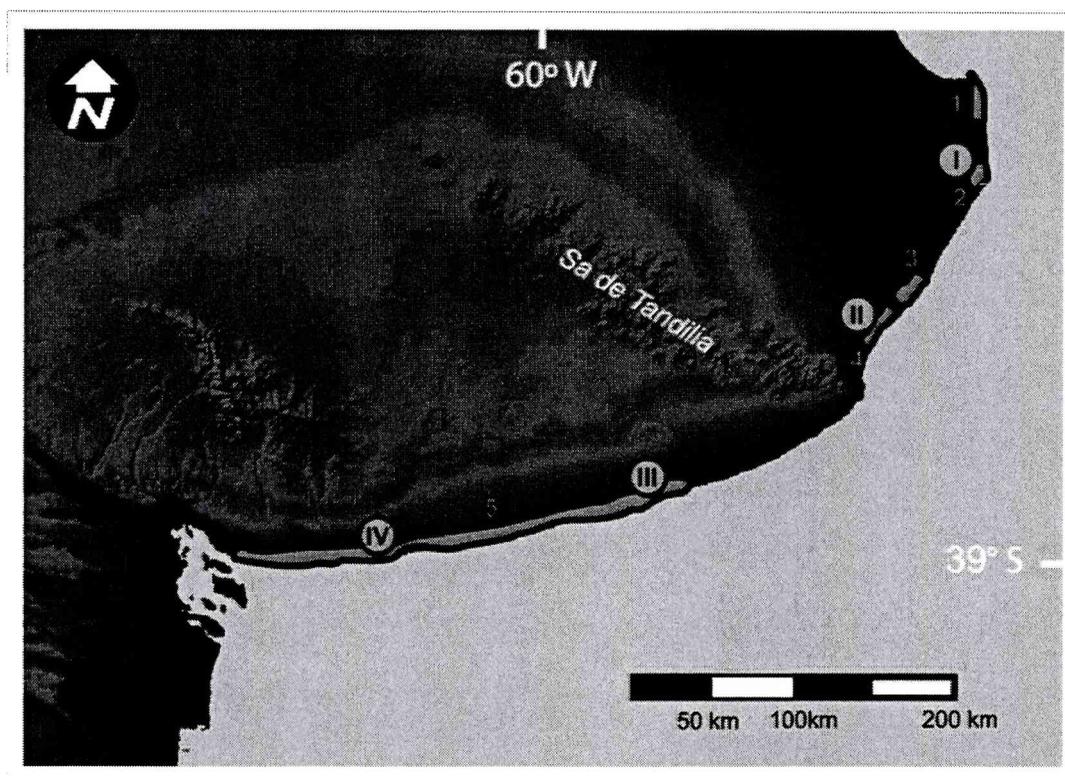


Figura 5. Mapa de la provincia de Buenos Aires en el que se resaltan en círculos verdes, las localidades estudiadas, I = Punta Médanos; II = reserva Mar Chiquita; III = reserva Arroyo Zabála, y; IV = balneario Marisol. Las áreas en naranja representan Áreas Valiosas de Pastizal costeras (según Bilenca & Miñarro, 2004), 1 = Partido de la Costa; 2 = Punta Médanos; 3 = Reserva Municipal Faro Querandí; 4 = Reserva Provincial Mar Chiquita, y; 5 = dunas que van desde Necochea hasta Pehuen Có.

Clima

El clima se corresponde con un tipo subhúmedo con poca o nula deficiencia de agua, mesotermal con concentración de la eficiencia térmica en verano, según la clasificación de Thornthwaite (Burgos & Vidal, 1951). La precipitación anual es de 809 mm y la temperatura media anual es de 17° C, con una temperatura mínima promedio de 8,1° C durante el mes de junio, y una máxima promedio de 19,8° C durante el mes de enero, en base a los establecido por servicio meteorológico nacional (1920 - 1980). Los vientos más frecuentes son los del cuadrante norte, siguiendo luego los del sur y los del este (Holz, 1995).



Figura 6. Imagen satelital que abarca la Reserva Provincial Mar Chiquita desde su extremo suroeste (desembocadura de la laguna), hasta su límite noreste (límite con la reserva municipal Faro Querandí). En recuadro amarillo se indica el sector aproximado de dunas donde se realizó el estudio.

Geomorfología

Dentro de las grandes unidades determinadas para la región, el área corresponde al cordón dunícola (Holz, 1995), el cual se extiende sin interrupción, desde la desembocadura de la albufera de Mar Chiquita hasta Punta Rasa. Su ancho es variable, con una clara tendencia a aumentar de sur a norte; la mínima anchura se verifica en la boca de la albufera con unos 750 m y el máximo llega casi a 3500 m.

Para la zona de estudio se han identificado dos tipos principales de dunas: dunas paraboloideas y dunas transversales sinuosas (Holz, 1995). Las dunas paraboloideas se encuentran desarrolladas principalmente en el sector suroccidental de la faja eólica, ocupando una extensión del orden de los 4,7 km². Están orientadas en dirección SO - NE, son de baja altura (4 a 6 m) con forma de U o coma, con brazos cortos (entre 150 y

300 m); el brazo norte suele estar ausente por unión coalescente con médanos adyacentes. A partir de estas uniones adquieren aspecto transversal o transversaloide (Holz, 1995).

Las dunas transversales sinuosas se desprenden transicionalmente de las paraboloides del sector suroccidental. Presentan crestas sinuosas, producto de la unión lateral de la porción central de varias dunas paraboloides, y pendientes de sotavento orientadas hacia el NE (Holz, 1995).

Geología

Para la zona de Mar Chiquita Fasano *et al.* (1982) distinguieron depósitos pleistocenos continentales, y holocenos transicionales y marinos. Dentro de los depósitos pleistocenos se encuentra la Formación Santa Clara, compuesta por sedimentos limosos de coloraciones castaño amarillento a rojizas, con abundante contenido de vidrio volcánico y carbonato de calcio (tosca). Estos sedimentos corresponden a ambientes eólicos, con participación de pequeños cauces y procesos de remoción en masa. Estos depósitos, que constituyen los terrenos sobre los cuales se desarrolló la llanura pampeana, se asocian a un clima árido a semiárido (Isla & Gaido, 2001).

Según Isla & Gaido (2001), para los depósitos holocenos, se han distinguido la Formación Mar Chiquita y la Formación Faro Querandí. Estas unidades sobreyacen en discordancia erosiva a los sedimentos de la Formación Santa Clara. Dentro de la Formación Mar Chiquita, aparecen depósitos marinos (facies marina) y estuáricas (facies estuárica), que representan estadios evolutivos característicos. La facies marina está representada fundamentalmente por cordones litorales con abundantes valvas de moluscos bien estratificadas, con alternancia de capas arenosas. Estos depósitos acordonados se destacan del ambiente llano de la llanura marginal. Las facies estuárica

se halla constituida por arenas arcillosas de coloración gris-verdosas predominantes, sin estructuras sedimentarias visibles. Estos antiguos depósitos estuáricos constituyen el sustrato de la llanura marginal, caracterizada por su baja pendiente. Sobre ella se han desarrollado suelos sódicos que soportan una vegetación halófila. En algunos sectores este suelo contiene abundante materia orgánica y presenta características “turbosas” indicadoras de condiciones pantanosas durante la fase regresiva. La misma suele aflorar en la playa, con posterioridad a la producción de tormentas que lo descubren como banco de erosión y se encuentra sobreyaciendo a sedimentos arcillo-arenosos verdes portadores de moluscos estuáricos (Holz, 1995).

La Formación Faro Querandí corresponde a los sedimentos eólicos que cubrieron a las unidades anteriores en forma de arenas en manto (principalmente al oeste) y como dunas costeras. El ciclo eólico al que están asociados tuvo lugar durante los eventos transgresivos-regresivos del Holoceno y su evolución continúa hasta la actualidad. El área núcleo de estudio pertenece a esta formación (Holz, 1995).

Esquema evolutivo

La depositación de los sedimentos de la Formación Santa Clara ocurre durante el Pleistoceno en condiciones climáticas frías y secas (Fidalgo & Tonni, 1979). Estas condiciones prevalecieron en numerosas partes del mundo durante los hemisiclos glaciales (Fairbridge, 1970). En el área de estudio esta situación climática parece haber continuado durante la parte inicial del hemisiclo deglacial (Isla & Gaido, 2001).

Según Fasano *et al.* (1982), las evidencias presentes en la región sugieren que durante el último hemisiclo deglacial el nivel del mar ascendió considerablemente, llegando a alcanzar aproximadamente de 2 a 2,5 m sobre el actual, unos 5000 años A. P. Como consecuencia de esto, ocurrió la depositación de los cordones litorales más occidentales. Un pequeño descenso del nivel del mar, la fase regresiva, coincide con el

establecimiento y avance de una barrera litoral de carácter regional, la cual origina los ambientes estuáricos que darían lugar a la formación de la albufera. El nivel del mar continuó descendiendo hasta alcanzar una posición ligeramente inferior a la actual, hace aproximadamente 1000 años A.P.

De la etapa transgresiva, caracterizada por el predominio de la erosión, se conservan, fundamentalmente, las plataformas de abrasión y paleoacantilados. A la fase regresiva, corresponden casi exclusivamente los depósitos de la formación Mar Chiquita (Isla & Gaido, 2001).

Suelos

De acuerdo a la carta de suelos de la República Argentina, E : 1 / 50000 (INTA, 1989), los suelos desarrollados en el área de estudio son Entisoles, Hapludoles y Haplacuoles. Los Entisoles son suelos que se distinguen por presentar poca o ninguna evidencia de desarrollo de horizontes medios.

Vegetación

Desde el punto de vista eco-regional, el área de estudio pertenece fitogeográficamente al sector de los médanos de la Provincia Pampeana, caracterizada por la comunidad del flechillar (Cabrera 1976). Según los estudios realizados por el mismo autor (Cabrera, 1941), desde el punto de vista biológico, las dunas se caracterizan por una abundancia de geófitas rizomatosas y hemicriptófitas, pocas caméfitas y terófitas, y ausencia casi completa de fanerófitas.

Como caracteres adaptativos, los vegetales suelen presentar epidermis protegida por pelos y cutina, tejidos con abundante parénquima acuífero y sistema radicular muy prolongado, lo cual permite la absorción de nutrientes a largas distancias, dado que las

capas superiores de arena no fijan sales, por no contener cantidades suficientes de humus. Muchas presentan un sistema rizomatoso que favorece la fijación de las dunas.

Desde el punto de vista florístico, predominan las gramíneas, ciperáceas y compuestas. De acuerdo al mismo autor, para esta zona se podrían distinguir las siguientes comunidades: consocios de *Spartina ciliata*, las cuales se encuentran en las dunas frontales próximas al mar, constituyendo un obstáculo que favorece el entrapamiento de sedimentos y, por lo tanto, el crecimiento de las dunas; consocios de *Panicum racemosum*, sus elementos son los pioneros de la arena movediza; asocies de *Androtrichum trigynum* y *Tessaria absinthioides*, esta comunidad se encuentra en las dunas bajas y las depresiones interdunas no muy húmedas; asocies de *Typha* spp. Y *Scirpus* spp., es la comunidad característica de las depresiones interdunas y de las charcas; y consocios de *Cortadeira selloana* en las depresiones interdunas húmedas.

Detrás de las dunas se han formado lagunas y cañadas, donde se establecen juncales, totorales, espadañales, praderas húmedas y saladas, debido a que los médanos actúan como dique para las aguas que buscan la salida al mar (Vervoorst, 1967).

Hábitats y microhábitats

Los hábitats en general no se presentan como unidades discretas y, teniendo en cuenta la dinámica de la arena, estos pueden ir cambiando, evolucionando y transformándose unos en otros. Sin embargo, a los fines metodológicos y considerando los aspectos más relevantes de la biología de la especie en estudio, se optó por seguir dos tipos diferentes de clasificación para las grandes unidades de hábitat. La primera clasificación se basó en la fisonomía de la vegetación e incluyó: 1) pastizales de baja cobertura de la vegetación, con una predominancia de gramíneas y graminiiformes y cobertura promedio de entre 0,5 hasta 50 %; 2) bajos interdunas, con una mayor diversidad de tipos vegetales (gramíneas, graminiiformes y palustres, como elementos

característicos), y una cobertura de la vegetación mayor al 50 %; 3) pastizales de alta cobertura de la vegetación, compuestos principalmente por especies gramíneas y gramínoideas y una cobertura vegetal promedio mayor al 50 %; 4) arena desnuda, que aportaría la matriz de base sobre la cual se dan los primeros tres tipos citados, y 5) bosques exóticos, principalmente compuestos por distintas especies de pinos y acacias, con una cobertura vegetal alta, mayor al 70 % (Fig. 7). La segunda clasificación se encuentra sustentada por la topografía del terreno y está determinada por la dinámica de la arena y el porcentaje de hábitats de cada unidad considerados en la primera clasificación. Esta segunda clasificación estaría compuesta por: 1) dunas frontales, o primera línea de dunas en sentido mar-continente, la cual estaría principalmente formada por pastizales de baja cobertura de la vegetación y arena desnuda en segundo lugar, sin dunas móviles; 2) dunas intermedias, segunda línea de dunas en sentido mar-continente, de mayor extensión (ancho) que las dunas frontales, estaría formada principalmente por arena desnuda, con dunas móviles, secundariamente por bajos interdunas y, por último, pastizales de baja y alta cobertura de la vegetación, y; 3) dunas posteriores, sector ecotonal entre las dunas intermedias y el pastizal pampeano, el cual está representado principalmente por pastizales de alta cobertura de la vegetación y bajos interdunas, sobre un terreno ondulado formado por dunas que se encuentran fijas debido a la elevada cobertura de la vegetación (Fig. 8).

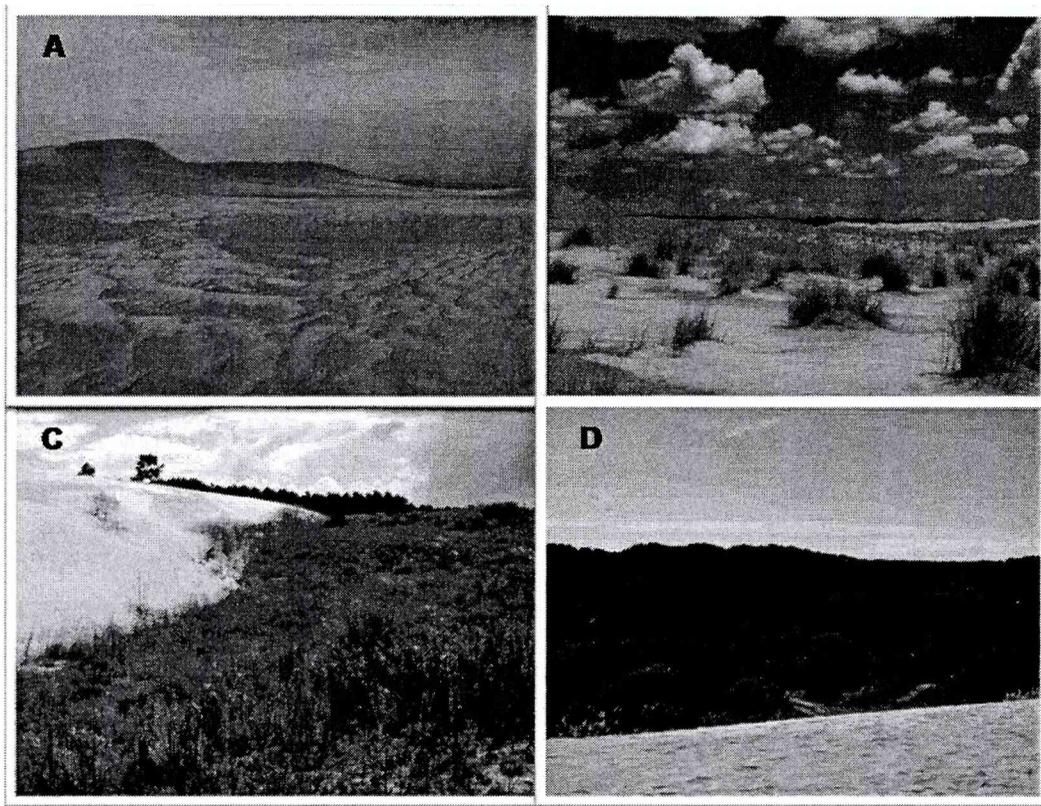


Figura 7. Hábitats representados en la reserva Mar Chiquita. A: dunas; B: pastizales de baja a media cobertura de la vegetación; C: bajo interdunas; D: bosque exótico (Fotos: Kacoliris, F. P.).

Fauna

La fauna se caracteriza por contar con elementos típicamente pampeanos en asociación con unas pocas especies características de las dunas (Ringuelet, 1961). En la zona de dunas costeras las aves más comunes son chimangos (*Milvago chimango*), coloradas (*Rhynchotus rufescens*), caranchos (*Polyborus plancus*), verdores (*Embernagra platensis*), pecho amarillos (*Pseudoleistes virescens*), gavilanes (*Circus cinereus* y *Circus buffoni*), espartilleros (*Spartonoica maluroides*) y golondrinas (*Tachycineta leucorrhoa*) (Isacch *et al.*, 2001).

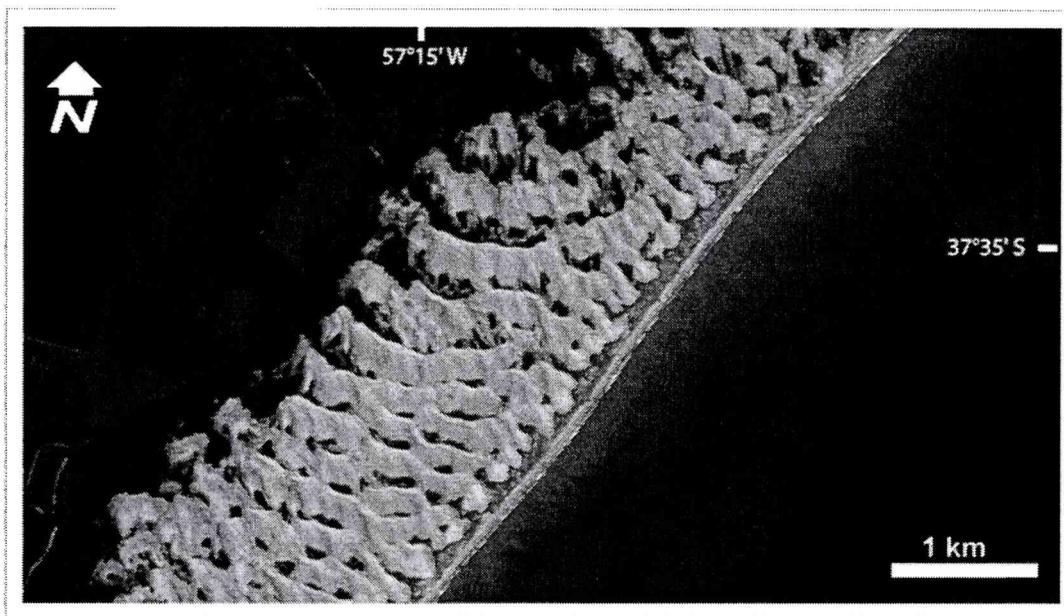


Figura 8. Imagen satelital de las dunas de Mar Chiquita. En la imagen se pueden observar las principales divisiones de hábitats: dunas frontales, primera línea de dunas con respecto al mar, en un tono verde claro continuo (pastizales de baja hasta media cobertura); dunas intermedias en las que se puede observar una matriz de arena con islotes de vegetación en distintas tonalidades de verde (bajos interdunas), y; dunas posteriores en diversos tonos de verde (pastizales de alta cobertura y pinos introducidos).

Entre los mamíferos se encuentran ratones de campo (*Akodon azarae*, *Oxymycterus rutilans*), Liebres (*Lepus capensis*), Tucos (*Ctenomys talarum*, característicos de las dunas), comadreja colorada (*Lutreolina crassicaudata*), comadreja overa (*Didelphis albiventris*), gato montés (*Felis geoffroyi*), peludo (*ChaetophRACTUS villosus*), zorrinos (*Conepatus castaneus*), entre otros (Bó *et al.*, 2001).

Entre la herpetofauna se encuentran ranas terrestres (*Leptodactylus ocellatus*) y trepadoras (*Hypsiboas pulchellus*, *Scinax squalirostris* y *Dendropsophus nanus*) sapos (*Rhinella arenarum* y *Rhinella fernandezae*), escuercitos y escuerzos (*Odontophrynus americanus* y *Ceratophrys ornata*, respectivamente). Se ven con relativa frecuencia lagartijas arenícolas (*L. multimaculatus*, característica de las dunas, y *L. wiegmanii*). Otros reptiles que pueden observarse con relativa facilidad son las culebras arenícolas

(*Xenodon dorbignyi*), terrestres (*Lygophis anomalus* y *Clelia rustica*) y acuáticas (*Thamnodynastes hypoconia*) (Kacoliris *et al.*, 2006).

Historia

La Reserva Mar Chiquita (Provincia de Buenos Aires) fue declarada Reserva Mundial de Biósfera en 1996 y Reserva Provincial en 1999. En términos ecológicos, es un sitio muy interesante por su heterogeneidad ambiental que incluye pastizales pampeanos, marismas, lagunas, arroyos, bañados, talares, dunas, costa marina y una laguna costera (o albufera) de 5889 ha. Como todos los ambientes, esta área presenta diferentes problemáticas de manejo y conservación, debido a la disparidad de intereses que confluyen en el sitio. Este es uno de los componentes más comunes de todas las Reservas de la Biosfera, y el desafío es lograr compatibilizar esas actividades con un desarrollo sustentable (Iribarne *et al.*, 2001).

ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LAS DUNAS Y PLAYA COSTERA

Los ambientes de dunas de la Reserva Mar Chiquita mantienen todavía, una buena integridad, aunque experiencias en ambientes similares demuestran que muy fácilmente podrían deteriorarse (Iribarne *et al.*, 2001). El desarrollo urbano, el inadecuado manejo de las playas, la extracción de arena para la construcción, la utilización de plantas exóticas para la fijación de las dunas y, últimamente el tránsito indiscriminado y organizado de vehículos todo terreno, han llevado a lo que se conoce como erosión antrópica, un conjunto de fenómenos que produce el desgaste progresivo de las dunas, la alteración de la dinámica de intercambio de arena y en consecuencia, un proceso continuo de fragmentación y pérdida de sus hábitats (Iribarne *et al.*, 2001; Dadón, 2002).

Este escenario se repite en el resto de los sectores de dunas de la provincia de Buenos Aires. A pesar de que los disturbios antrópicos sobre las diferentes áreas de dunas son similares en cuanto a categoría, presentan diferencias en cuanto a su intensidad. La Barrera medanosa oriental ha sido la más afectada, principalmente por el desarrollo urbano, debido a que es en este sector en donde comenzaron a desarrollarse más tempranamente las primeras ciudades turísticas costeras. Por esta razón, sumada al hecho de que tanto la población estable como la cantidad de turistas es mucho mayor en el sector oriental, es allí en donde el impacto humano es más evidente, observándose alteraciones importantes del ecosistema original, y una fragmentación mucho más marcada entre los sectores de dunas (Dadón, 2002).

MÓDULO I

ECOLOGÍA ESPACIAL DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS

CAPITULO I

PATRONES DE USO DE MICROHABITAT

RESUMEN - La Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*) es una especie altamente adaptada para la vida en la arena. Este capítulo tiene tres objetivos primarios: (1) evaluar las preferencias en la selección de microhábitats en relación a su disponibilidad; (2) evaluar las diferencias en cuanto a los patrones de selección entre diferentes categorías de individuos; y (3) describir los microhábitats que las lagartijas utilizan. Se aplicaron modelos de análisis de uso-disponibilidad para evaluar preferencias y se compararon los patrones observados entre machos, hembras e individuos juveniles. Se evaluó la existencia de diferencias en cuanto a cobertura de la vegetación entre las posiciones originales de las lagartijas y los puntos a los cuales se dirigieron ante la presencia de un predador. Se calculó también la amplitud y solapamiento del nicho espacial. El modelo aplicado mostró diferencias significativas entre uso y disponibilidad ($P < 0,001$). Los microhábitats con ausencia de CV (0 hasta 1 %) y microhábitats con una elevada CV (51 hasta 100 %) fueron rechazados, mientras que los microhábitats con baja o mediana CV (1 hasta 40 %) fueron preferidos. No se observaron diferencias significativas en cuanto a las preferencias, entre categorías de individuos ($P > 0,05$). El test de Chi-cuadrado entre puntos de partida y de llegada mostró diferencias significativas ($P < 0,001$). No se observaron diferencias importantes en la amplitud de nicho entre machos, hembras y juveniles. Los valores de solapamiento fueron altos, mostrando valores de 99 % entre machos y hembras, 93 % entre hembras y juveniles, y 97 % entre machos y juveniles. Este estudio permitirá identificar la disponibilidad de microhábitats aptos para la especie, contribuyendo de esta manera a elaborar estrategias de manejo para su conservación.

MARCO TEÓRICO

El conocimiento sobre los requerimientos espaciales en animales, resulta esencial para comprender su ecología (Huey, 1991; Garshelis, 2000). El uso que realizan las distintas especies, tanto del hábitat como del microhábitat, influyen diversos aspectos, como la fisiología de los individuos (Huey, 1991), la dinámica poblacional (Holt, 1987; Pulliam & Danielson, 1991; Holt, 1987), y procesos a nivel de las comunidades (Rosenzweig 1991; Morris 1988). A pesar de que existen diversos modos de entender al uso, dentro del marco de la ecología espacial, la definición más ampliamente aceptada es la que se expone en Garshelis (2000), en la cual se entiende al uso/no uso, como la presencia/ausencia respectivamente de una especie en un determinado hábitat. En este marco se entiende a la selección como un sinónimo de uso, mientras que preferencia se refiere a una mayor elección por parte de una especie (en términos de frecuencia) ante la opción de diferentes recursos (Garshelis, 2000).

La necesidad de determinar las preferencias y el rechazo de microhábitats particulares en relación a su disponibilidad ha sido reconocida como una primera etapa para entender y explicar las interacciones ecológicas entre los organismos y su ambiente (Neu *et al.*, 1974). Sin embargo, tal conocimiento provee también información acerca de la biología y las presiones selectivas (Stark *et al.*, 2005) y resulta de gran importancia para llevar a cabo acciones orientadas a la conservación de especies amenazadas (Manly *et al.*, 1993; Johnson, 2000).

Como se planteó previamente, los reptiles en general, constituyen modelos apropiados para estudios de ecología espacial, debido a que poseen alta fidelidad por sitios específicos del terreno y baja capacidad de desplazamiento en comparación con otros grupos de vertebrados (Pianka, 1986; Pough *et al.*, 2004). Uno de los factores más importantes que determinan el uso del espacio en reptiles terrestres es la estructura de la

vegetación (Huey *et al.*, 1983; Días & Rocha, 2004). Esto se debe a que existe una relación entre variables externas, como por ejemplo las condiciones microclimáticas, la existencia de refugios y la presencia de alimento y parejas asociadas a la vegetación (Rocha, 1991; Converse & Savidge, 2003; Attum & Eason, 2006). Sin embargo, el uso de microhábitats puede también estar relacionado con variables individuales como la edad y el sexo (Butler *et al.*, 2007).

La vegetación representa un elemento esencial del microhábitat de varias especies de lagartos arenícolas (Vega, 2001; Attum & Eason, 2006). Con respecto a la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*), estudios previos han propuesto que el uso de hábitat estaría relacionado con el gradiente estructural de la vegetación (Vega, 2001). También se sabe que esta especie es más abundante en hábitats de baja cobertura de la vegetación (Vega *et al.*, 2000; Kacoliris *et al.*, 2006). Por último, se ha observado que las preferencias por determinados microhábitats se encuentran estrechamente relacionadas con la posibilidad de evitar predadores y por lo tanto, con el comportamiento de escape (Chevez & Kacoliris, 2008). Sin embargo, no existen al momento, estudios detallados sobre preferencias de microhábitats en esta especie, ni tampoco se ha evaluado la existencia de diferencias debido al sexo o la edad. Tal información resulta necesaria para comprender los rasgos fundamentales acerca de la ecología espacial de esta lagartija y podría ser de utilidad para generar medidas de conservación basadas en un conocimiento detallado acerca del uso del espacio.

OBJETIVOS

1. Estudiar y describir los patrones de uso de microhábitat de la Lagartija de las dunas.
2. Evaluar las diferencias entre individuos machos, hembras y juveniles en cuanto al uso del microhábitat.

3. Describir la estructura de los microhábitats utilizados y preferidos por esta especie.

HIPÓTESIS

1. Las lagartijas prefieren microhábitats que ofrezcan buenas posibilidades de evitar predadores, tanto en forma de refugios como de sitios aptos para desarrollar estrategias de escape. Esta hipótesis predice que aquellos microhábitats de baja a mediana cobertura de la vegetación serán los preferidos.

2. Ante la presencia de un predador potencial, las lagartijas prefieren desplazarse hacia sectores que ofrezcan mayor refugio con respecto al sitio original. Esta hipótesis predice que existirán diferencias en cuanto a la cobertura de la vegetación entre el punto de salida y el de llegada de una lagartija durante un evento de escape, siendo mayor la cobertura en el punto de llegada.

3. Los individuos machos, al ser territoriales, prefieren microhábitats con mayor visibilidad con respecto a hembras y juveniles. Esta hipótesis predice que existirán diferencias entre categorías de individuos, con una mayor frecuencia de machos, en relación a hembras y juveniles, en sectores de menor cobertura de la vegetación.

MÉTODOS

Área de Estudio y período de muestreo

El área de estudio comprendió un sector de 140 ha de dunas costeras localizadas dentro de la Reserva Provincial Mar Chiquita. Con el fin de abarcar todos los microhábitats posibles, el sector seleccionado incluyó todos los hábitats presentes en el área (ver la sección Área Núcleo de Estudio para una descripción más detallada sobre tales hábitats). El trabajo de campo se desarrolló durante los meses de Enero y Febrero

de los años 2006 y 2007, considerando que las lagartijas de esta especie permanecen inactivas durante otoño e invierno y los juveniles solo suelen verse activos durante el verano (Vega, 2001). Los muestreos se iniciaron a las 11:00 AM, coincidiendo con el horario de máxima actividad para esta especie (Vega *et al.*, 2000) y continuaron aproximadamente hasta las 16:00 PM.

Disponibilidad de microhábitats

Para cuantificar la disponibilidad de diferentes tipos de microhábitats, se muestrearon 156 cuadrantes de 1 m² cada uno, ubicados en forma sistemática sobre ocho transectas paralelas, de 1 km de longitud cada una. Las transectas fueron dispuestas en forma sistemática cubriendo toda el área de estudio. La separación entre transectas paralelas fue de 160 m, mientras que los cuadrantes sobre las mismas se encontraban 50 m equidistantes entre sí (en total se muestrearon siete transectas con 20 cuadrantes y una transecta con 16 cuadrantes). Sobre cada cuadrante se tomó una fotografía con una cámara digital de alta resolución, y sobre la base de estas se caracterizaron los atributos vegetales considerando: a) tipo y número de especies vegetales, y; b) cobertura de la vegetación (total y específica). La cobertura de la vegetación (CV) fue medida utilizando una modificación de la escala de Domin-Krajina, la cual se describe en Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). La escala utilizada permitió una mayor discriminación entre los valores bajos a medios de CV, los cuales son los más utilizados por la Lagartija de las dunas (Kacoliris *et al.*, 2006). Se reconocieron las siguientes categorías de microhábitats sobre la base del rango de CV observado: 1) 0 %; 2) 0,5 %; 3) 1 - 5 %; 4) 6 - 10 %; 5) 11 - 20 %; 6) 21 - 30 %; 7) 31 - 40 %; 8) 41 - 50 %; 9) 51 - 70 %; 10) 71 - 100 %. El número de categorías de microhábitats establecidas fue determinado siguiendo las recomendaciones de Garshelis (2000). Es decir que fue suficiente como para asegurar que las categorías

verdaderamente importantes quedaran separadas de aquellas de menor importancia, y al mismo tiempo evitar reducir el poder de discernimiento estadístico debido a un número demasiado alto de categorías.

Muestreo

La búsqueda de individuos a campo se realizó aplicando un muestreo por reconocimiento visual, utilizando un diseño de transectas dispuestas en forma sistemática, lo cual permite muestrear todos los microhábitats en forma exhaustiva (Crump & Scott, 1994). Las transectas fueron de 1000 m de largo y 80 m de ancho ($n = 13$) y fueron recorridas por cinco observadores, separados entre sí por 20 m en lo ancho de la transecta (cubriendo de esta manera, todo el ancho de la misma). Todos los muestreos fueron desarrollados bajo condiciones climáticas similares: días soleados, vientos bajos a moderados y substrato seco (con un retraso de al menos 24 horas entre muestreos, luego de una lluvia), totalizando un total de 340 días/hombre de esfuerzo. Se registró el microhábitat dentro de un cuadrante de 1 m^2 en el punto exacto donde cada lagartija fue detectada, así como también el punto al que la lagartija se dirigió ante la presencia de los observadores, siguiendo la misma metodología utilizada para caracterizar la disponibilidad de microhábitats, descripta anteriormente.

Los microhábitats utilizados fueron descriptos sobre la base de la riqueza de especies, tipos vegetales (hierbas, arbustos, o árboles) y los porcentajes de CV de las especies dominantes. Se registró también el sexo y la edad de cada lagartija capturada. Las capturas fueron manuales. La determinación sexual se realizó a partir del patrón de coloración ventral, el cual difiere entre sexos para esta especie (Cei, 1993), mientras que la edad estuvo basada en las medidas reproductivas (adultos) y no reproductivas (juveniles) determinadas en Vega (1997). Estas medidas fueron tomadas con calibre, para una precisión de 0,05 mm. Se reconocieron tres categorías de individuos: machos y

hembras (adultos) y juveniles. No fue posible determinar el sexo en individuos juveniles debido a su pequeño tamaño y a la ausencia de caracteres sexuales secundarios.

Modelo de uso-disponibilidad

El uso se estimó a partir del número de individuos hallados en cada tipo de microhábitat (f_r), mientras que la disponibilidad fue medida como la proporción de cada tipo de microhábitat (g_r). Luego se calculó el valor alfa de Manly (α_r) para n_r microhábitats. Este índice representa la preferencia del taxón de interés por el recurso r , y está definido como: $\alpha_r = \frac{f_r}{g_r} / \sum_{j=1}^{n_r} \frac{f_j}{g_j}$. Para testear la existencia de preferencias se utilizaron modelos nulos basados en permutaciones al azar con reposición. Se prefirieron estos análisis por sobre modelos lineales generalizados, debido a que suelen ser más robustos y apropiados para este tipo de análisis, ya que no presuponen ninguna distribución *a priori* de los datos (Gotelli & Graves, 1996; Manly, 1997; Pledger *et al.*, 2007). Se siguieron las etapas descritas en Manly (1997) a fin de construir un modelo nulo en forma robusta, como se describe a continuación. Se construyó un Test General bajo la hipótesis nula (H_0) de que todos los recursos (en este caso, microhábitats) son seleccionados al azar, en relación a la disponibilidad, sin ningún tipo de preferencias ($\alpha = 1 / n_R$). El test fue construido considerando los valores esperados de uso, $E(f_r)$ bajo el supuesto de elección al azar (Pledger *et al.*, 2007). Si H_0 es aceptada, los individuos se encuentran distribuidos en los microhábitats en frecuencias similares, dependiendo de la disponibilidad de los mismos. La disponibilidad de cada tipo de microhábitat (g_r) es la proporción de área del hábitat r . Para cada microhábitat, se contaron los individuos detectados, y el modelo proporcionó los valores esperados de detecciones $E(f_r)$, a través del uso de la siguiente ecuación: $E(f_r) = Fg_{(t)}$; donde F es la frecuencia total de individuos contabilizados en el total de los microhábitats y $g_{(t)}$ es la proporción de la disponibilidad del microhábitat t . Debido al tamaño de la muestra, el índice de

disimilitud de Bray-Curtis ($BCD = \sum_{nr=1}^{nr} | fr - E(fr) | / 2F$) fue seleccionado para comparar los valores observados y esperados (Pledger *et al.*, 2007).

Para el test general, se utilizó un algoritmo incorporando una distribución al azar con localizaciones multinomiales, como se describe a continuación: 1) Se calcularon los valores esperados y los valores de BCD bajo el supuesto de ausencia de preferencias; 2) se efectuaron 10.000 randomizaciones/permutaciones al azar. Dentro de cada permutación, F individuos fueron localizados independientemente a los microhábitats n_1 hasta n_{10} con probabilidades g_1 hasta g_{10} (una localización multinomial), y; 3) utilizando estos *pseudo* valores de usos se calcularon los *pseudo* valores de BCD. Un valor alto de BCD indica una distancia larga entre valores observados y esperados. La proporción de *pseudo* valores de BCD que excede el valor observado de BCD representa el nivel exacto de significancia (o valor de P) para el test.

Debido a que se encontraron diferencias por medio del índice de Bray-Curtis, se realizó un test *a posteriori* a fin de determinar cuáles de los microhábitats tuvieron un valor de selección mayor o menor de lo esperado por azar. La desviación del α_r estimado desde $1 / n_R$, $D_r = \alpha_r - 1 / n_R$, fue utilizada como test a dos colas para evaluar preferencias o rechazo de cada microhábitat. El valor D_r fue calculado de los datos originales y luego, en cada randomización, el *pseudo* valor de D_r fue guardado. Al final, el valor de D_r fue comparado con la distribución nula de los *pseudo* valores guardados. El nivel de significancia (valor de P) para el recurso r fue calculado como la proporción de *pseudo* valores D_r más alejados del valor cero, con respecto a los valores de D_r . La dirección de la preferencia fue: valores de $D_r > 0$ indican preferencia, mientras que valores de $D_r < 0$ indican rechazo. Debido a que se realizaron 10 tests, se aplicó un ajuste secuencial de Bonferroni para evaluar de manera múltiple los valores de P , de acuerdo a las recomendaciones de Holm (1979).

El algoritmo de Pledger *et al.* (2007) fue utilizado a fin de comparar los tests específicos por microhábitat utilizados por cada categoría de individuos (n_T), siguiendo la secuencia de pasos que se describe a continuación: 1) el valor de α_{tr} estimado para cada categoría t y cada microhábitat r fueron calculados; 2) los valores de BCD entre el valor α para cada par de categorías de individuos, t, t' fue calculado y guardado. El valor de BCD fue calculado como: $BCD = 1/2 \sum_{r=1}^{n_R} |\alpha_{tr} - \alpha_{t'r}|$; 3) la suma general de todos los valores de BCD entre todos los pares posibles de categorías de individuos (valor D) fue guardado; 4) la probabilidad general que sostiene si H_0 es cierta: $p_r = U_r / F$, para todos los microhábitats (U_r es el uso total del microhábitat r y F es la suma general de los usos) fue calculada; 5) se llevaron a cabo 10.000 permutaciones. Dentro de cada permutación, para cada categoría de individuo t , F_t individuos fueron localizados independientemente a cada microhábitat, con probabilidades p_1 hasta p_{10} . Esto proporciona una matriz $n_T * n_R$ de *pseudo* valores de uso. Luego, la matriz asociada $n_T * n_R$ de *pseudo* valores de alfas fue calculada. Los *pseudo* valores de BCD y los *pseudo* valores generales de D fueron calculados y guardados, por último; 6) luego de las permutaciones, los valores de P fueron calculados como: $P = N^\circ \text{ de } pseudo \text{ valores de } D > \text{ datos } D / N^\circ \text{ de permutaciones}$.

A fin de evaluar la magnitud de la selección de cada categoría de lagartijas, se calculó el índice de Jacobs: $IJ = (p_r - g_r) / (p_r + g_r - (2 * p_r * g_r))$. Este índice trabaja con la proporción de uso (p_r) y la proporción de disponibilidad (g_r) (Manly *et al.*, 1993; Manly, 1997), resultando en valores que van desde -1, lo cual indicaría que un microhábitat particular es completamente rechazado, hasta 1, lo cual indicaría preferencia máxima.

Selección de microhábitats durante un evento de escape

A fin de estudiar la selección de sitios durante un evento de escape, se evaluaron las diferencias entre los microhábitats (en términos de CV) en los que las lagartijas se encontraban localizadas originalmente, y los microhábitats a los que las lagartijas se dirigieron ante la presencia de los observadores (considerando a estos como potenciales predadores). Para comparar los puntos de salida con los puntos de llegada de cada individuo, se aplicó un test de Chi-cuadrado corregido a partir de un modelo nulo con 10.000 permutaciones, utilizando el Programa EcoSim versión 3.1, el cual aplica los principios metodológicos de Monte Carlo. Se seleccionó un test nulo sobre estadísticos paramétricos debido a las razones anteriormente citadas (Manly, 1997).

Amplitud y solapamiento del nicho espacial

Se calculó el índice de amplitud de nicho estandarizado de Hurlbert como $B = 1 / \sum_{nr=1}^{nr} (p_r^2 / g_r)$ (Krebs, 1999) a fin de evaluar el nicho espacial y las diferencias entre las categorías de lagartijas. Este índice permite estimar la amplitud de nicho en función de las relaciones entre el uso de los recursos y su disponibilidad. Los valores se ubican entre el cero (especies especialistas) y el uno (especies generalistas). El solapamiento de nicho entre machos, hembras y juveniles fue calculado usando el índice de solapamiento de Pianka: $O_{jj} = \sum_{n=1}^{nr} p_{nj} p_{nj} / \sqrt{\sum_{n=1}^{nr} p_{nj}^2 \sum_{n=1}^{nr} p_{nj}^2}$ (Krebs, 1999), el cual da valores que van del cero (ausencia de solapamiento), al uno (solapamiento total).

RESULTADOS

Modelo de uso-disponibilidad

Se registraron datos de uso de microhábitats para un total de 328 individuos, de entre los cuales, 250 fueron capturados. Entre los individuos capturados, 111 fueron

hembras adultas, 83 fueron machos adultos y 56 fueron juveniles. El modelo aplicado para todos los individuos detectados mostró diferencias significativas entre uso y disponibilidad ($BCD = 0,499$; $P < 0,001$ para 10.000 permutaciones; Fig. 1).

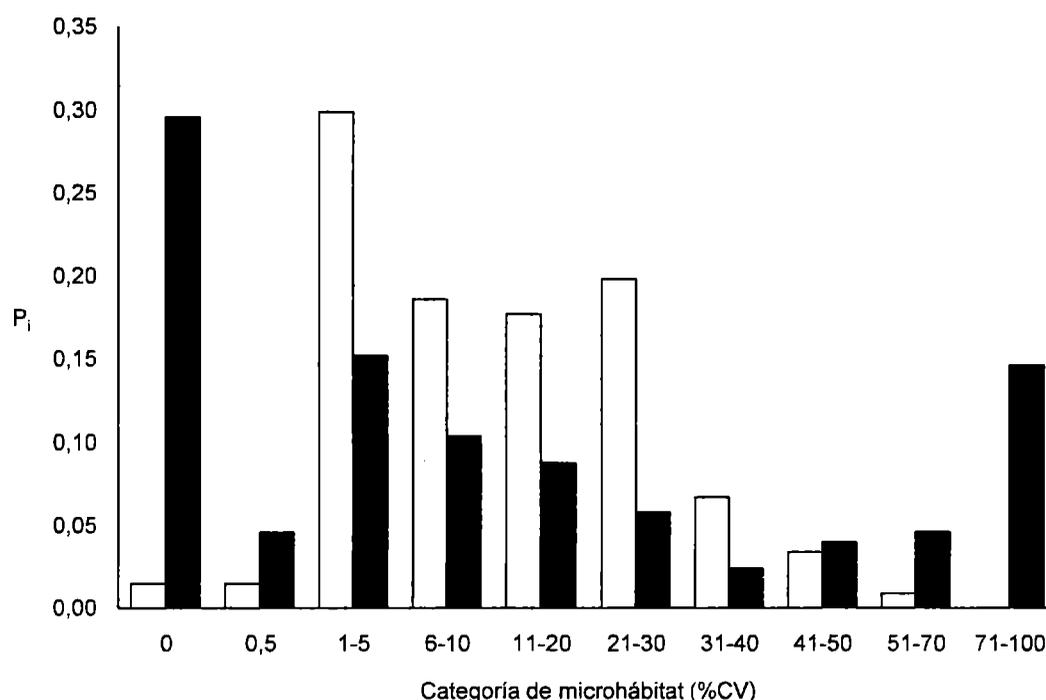


Figura 1. Disponibilidad de microhábitats (columnas negras) y microhábitats usados por la Lagartija de las dunas (columnas blancas) basado en datos de todos los individuos. P_i = proporción; % CV = porcentaje de cobertura de la vegetación.

El test Dr para selección o rechazo de cada microhábitat mostró diferencias significativas ($P < 0,001$) para los microhábitats 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9 y 10, mientras que el microhábitat 8 fue utilizado en relación a su disponibilidad ($P > 0,05$). Los microhábitats con ausencia de CV (0 hasta 1 %) y microhábitats con una elevada CV (51 hasta 100 %) fueron rechazados, mientras que los microhábitats con baja o mediana CV (1 hasta 40 %) fueron preferidos (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de uso-disponibilidad para *L. multimaculatus*. CV = categorías de porcentaje de cobertura de la vegetación; Disp. = proporción de disponibilidad de microhábitats; n = número de individuos detectados; α_r = índice alfa de Manly; Dr = desviación entre α_r y $1 / n_R$; IJ = índice de selectividad de Jacob.

CV	Disp.	Todos los individuos			Hembras		Machos		Juveniles	
		n	α_r	Dr	n	IJ	n	IJ	n	IJ
0	0,29	5	0,004	-0,096	1	-0,96	2	-0,89	1	-0,92
0,5	0,04	5	0,026	-0,074	1	-0,68	2	-0,31	2	-1,00
1-5	0,15	98	0,146	0,046	37	0,47	24	0,38	18	0,51
6-10	0,10	61	0,137	0,037	17	0,34	16	0,35	13	0,45
11-20	0,09	58	0,149	0,049	18	0,33	15	0,38	8	0,26
21-30	0,06	65	0,259	0,159	26	0,62	20	0,68	6	0,32
31-40	0,03	22	0,197	0,097	6	0,37	3	0,18	5	0,58
41-50	0,04	11	0,066	-0,034	4	-0,18	1	-0,53	3	0,17
51-70	0,04	3	0,015	-0,085	1	-0,68	0	-1,00	0	-1,00
71-100	0,15	0	0,002	-0,098	0	-1,00	0	-1,00	0	-1,00

El test específico para evaluar diferencias entre categorías de lagartijas, no mostró diferencias significativas para ningún par de categorías ($P > 0,05$; valor D = 0,593; para 10.000 permutaciones).

El índice de selectividad de Jacobs (IJ) mostró que aquellos microhábitats con 21 - 30 % de CV (IJ = 0,62 hasta 0,68) fueron los más preferidos por machos y hembras. Los juveniles prefirieron microhábitats con mayor CV (31 - 40 %; IJ = 0,58) con respecto a machos y hembras. Los microhábitats más rechazados fueron en todos los casos, aquellos con 0 % de CV (IJ = -0,89 hasta -0,96) y microhábitats con 51 hasta 100 % de CV (IJ = -0,68 hasta -1). Sin embargo, los patrones generales de selectividad fueron similares para las tres categorías de individuos (Fig. 2).

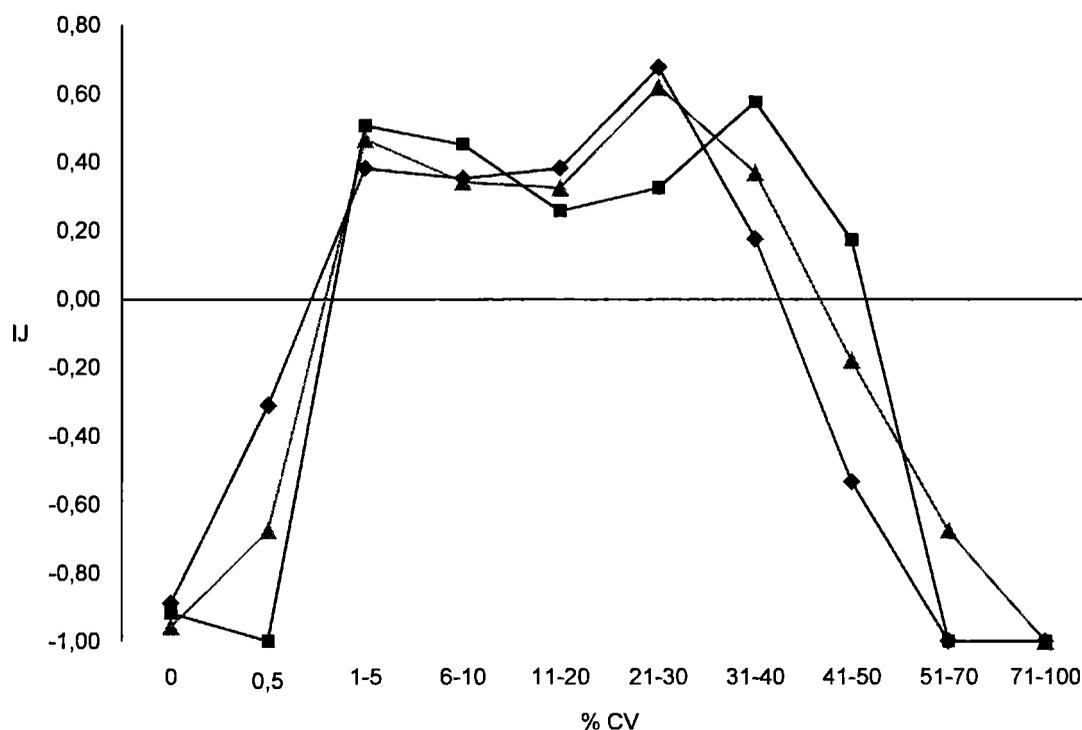


Figura 2. Magnitud de selección en *L. multimaculatus*. Eje vertical representa valores del índice de Jacobs IJ. Eje horizontal representa categorías de microhábitats expresados en % CV. Triángulos = IJ para hembras; Rombos = IJ para machos, y; Cuadrados = IJ para juveniles.

Selección de microhábitats durante un evento de escape

El promedio \pm DS de % CV de los puntos de partida fue de $24,77 \pm 25,79$; $n = 253$, mientras que el de los puntos de llegada fue de $37,72 \pm 29,09$; $n = 253$. El test de Chi-cuadrado entre puntos de partida y de llegada mostró diferencias significativas (Chi-cuadrado = 4469; $P < 0,001$), al igual que el modelo nulo de Monte Carlo (número de veces en las que el índice observado $>$ índice simulado = 10.000).

Amplitud y solapamiento del nicho espacial

Los valores del índice de amplitud de nicho de Hurlbert fueron similares en todos los casos. Los intervalos de confianza al 95 % en la amplitud de nicho variaron

entre 0,33 y 0,43 en machos, entre 0,36 y 0,53 en hembras, y entre 0,34 y 0,58 en juveniles (Fig. 3). Los valores de solapamiento fueron altos, mostrando valores de $O = 0,99$ entre machos y hembras, $O = 0,93$ entre hembras y juveniles, y $O = 0,97$ entre machos y juveniles.

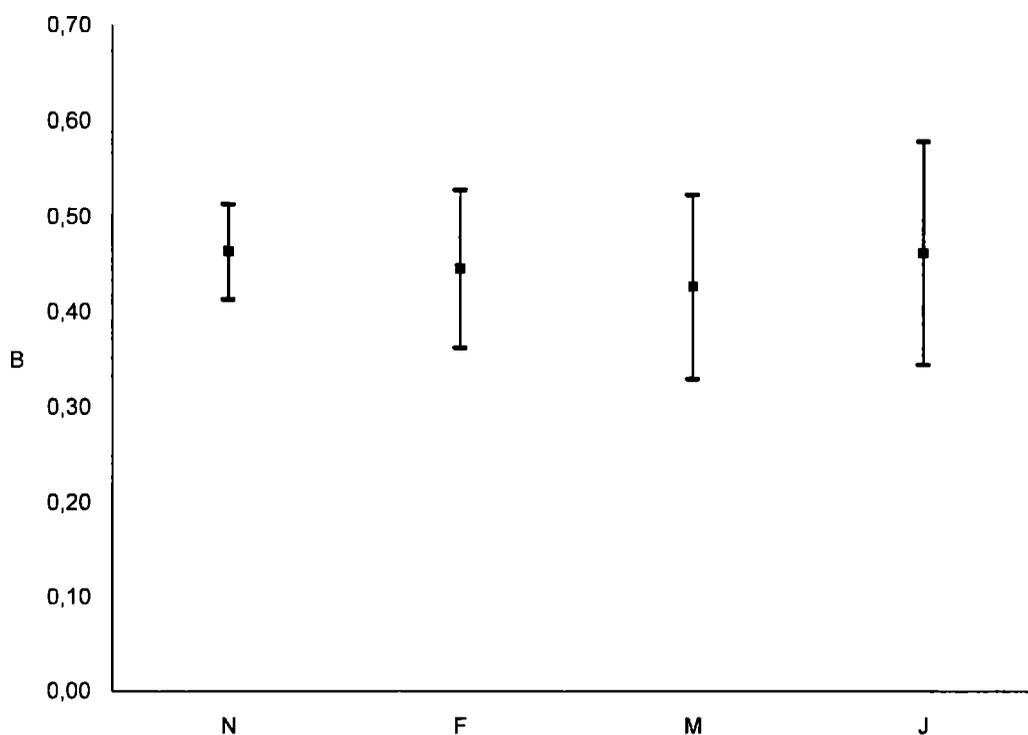


Figura 3. Amplitud de nicho medida a partir del índice de Hurlbert (B) para todos los individuos (N), las hembras (F), los machos (M) y los juveniles (J). Los cuadrados representan valores medios de B, mientras que las líneas representan los límites mayor y menor del intervalo de confianza al 95 %.

Descripción de microhábitats

El análisis de disponibilidad de microhábitats en los cuadrantes ($n = 156$) mostró una gran cantidad de suelo desnudo ($CV = 0\%$), seguido por categorías con 1 - 5 % y 71 - 100 % de CV. Estas tres categorías representan el 60 % del total de las muestras (Fig. 1). Sitios con alta CV (51 - 70 % y 71 - 100 %) están mayormente compuestos por una asociación de *Imperata brasiliensis* (Poaceae) y *Androtrichum trigynum* (Cyperaceae), ambas hierbas comunes en interdunas. En estos sectores ocurren también

una gran riqueza de especies asociadas: *Cortaderia selloana*, *Hydrocotyle bonariensis*, *Achyrocline satureioides* y *Tessaria absinthioides*. Las categorías restantes (CV de 1 - 50 %) estuvieron mayormente representadas por una gran dominancia de *Panicum racemosum*, una gramínea psamofítica característica de dunas frontales activas y semi activas y playas distales.

Los microhábitats preferidos por las lagartijas estuvieron compuestos por 19 (70 %) especies de plantas, sobre un total de 27 registradas en el sitio de estudio. La mayor riqueza en cuadrantes fue de seis especies. Sin embargo, un 85 % de los cuadrantes estuvieron conformados por solo una o dos especies asociadas.

Considerando todas las detecciones, el 90 % de las mismas ocurrieron en sitios con cobertura de hierbas. Sin embargo, considerando solamente los cuadrantes preferidos por las lagartijas, el 96 % estuvo caracterizado por especies herbáceas. No se observaron lagartijas utilizando cuadrantes conformados únicamente por arbustos, semi arbustos o árboles.

Dos grandes grupos de especies vegetales (con diferentes especies dominantes) fueron reconocidas en los microhábitats preferidos por las lagartijas: 1) microhábitats dominados por *Panicum racemosum* en asociación con *Calycera crassifolia*; y 2) microhábitats dominados por *Spartina ciliata*. *Panicum racemosum* fue la más frecuente (83 %) en los microhábitats utilizados. *Spartina ciliata* es típica de sitios localizados cerca del mar, como dunas frontales y playa distal.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los resultados apoyan la primera y la segunda hipótesis, mientras que la tercera hipótesis debería ser rechazada. Es decir que los microhábitats de baja a mediana cobertura de la vegetación son los preferidos por la lagartija, y; ante la presencia de un

potencial predador, las lagartijas prefieren desplazarse hacia sectores de coberturas más altas, con respecto al punto en donde se hallaban originalmente. Sin embargo, a pesar de observarse una sutil diferencia entre individuos adultos con respecto a juveniles, no se observaron diferencias significativas entre individuos machos con respecto a las hembras y los juveniles.

La Lagartija de las dunas no utiliza los microhábitats en relación a su disponibilidad. Esta especie selecciona y prefiere microhábitats con baja a mediana CV, mientras que rechaza microhábitats con CV alta o ausente. La Lagartija de las dunas prefirió microhábitats caracterizados mayormente por dos especies vegetales dominantes: *Panicum racemosum* y *Spartina ciliata*. Los resultados mostraron algunas similitudes con observaciones previas para una población de la misma especie distribuida en la localidad costera de Rocas Negras, en la provincia de Buenos Aires (aproximadamente 100 km al sudoeste de la Reserva de Mar Chiquita) (Vega *et al.*, 2000), y con otras especies que mostraron preferencias por microhábitats de baja a mediana CV con gran porcentaje de suelo desnudo (Baltrosser & Best, 1990; Green *et al.*, 2001; Marcellini & Mackey, 1970).

Sin embargo, algunas diferencias fueron halladas con respecto a los resultados de Vega *et al.* (2000), quien observó que los microhábitats conformados por la especie vegetal *P. racemosum* fueron utilizados menos de los esperado. Esto podría estar relacionado con diferencias, en cuanto a la composición vegetal, entre los sitios de estudio. Probablemente, la disponibilidad de microhábitats conformados por *P. racemosum* sea menor en Rocas Negras con respecto a Mar Chiquita. Una síntesis de ambos estudios sugiere que la Lagartija de las dunas selecciona microhábitats en relación a la fisonomía general de la vegetación y no a la asociación de especies vegetales particulares, pudiendo utilizar tanto microhábitats conformados por *S. ciliata* como por *P. racemosum*, dependiendo de la disponibilidad de las mismas.

Los resultados obtenidos coinciden con las conclusiones de Vega (2001), en que los patrones de uso de microhábitat en la Lagartija de las dunas estarían relacionados con su comportamiento de escape y especialmente con su capacidad de enterrarse en la arena. La capacidad de enterrarse en la arena es crítica para la supervivencia de esta lagartija en cuanto resulta vital para escapar de sus predadores (Halloy *et al.*, 1998; Etheridge, 2000). Sin embargo, la habilidad para enterrarse bajo la arena depende del grado de compactación del sustrato, lo cual a su vez se encuentra relacionado con el grado de CV (Kacoliris *et al.*, 2008; Chevez & Kacoliris, 2008). Microhábitats con elevada CV, y consecuentemente alta densidad de raíces, poseen mayor compactación de la arena, lo cual impediría a esta especie enterrarse rápidamente en presencia de predadores.

Otros reconocidos factores que limitarían el uso de hábitat y microhábitat en lagartos son el comportamiento termorregulatorio, la estrategia de forrajeo, la performance locomotora y la disponibilidad de presas, competidores y/o predadores (Huey *et al.*, 1983; Huey, 1974; Gillis, 1991; Sanchez & Parmenter, 2002). En relación a la estrategia de forrajeo, estudios en la cogenérica *Liolaemus lutzae* (la cual, a diferencia de *L. multimaculatus*, posee una dieta omnívora) en un área de dunas en Brasil, mostró que la distribución de especies vegetales sería un factor importante que afectaría el uso de hábitat por parte de estas lagartijas. *Liolaemus lutzae* consume cinco de las 19 especies vegetales presentes en el hábitat (las cuales son ricas en proteínas y agua) y claramente, éstas afectan el uso de determinadas porciones del hábitat por esta especie (Rocha, 1991). Sin embargo, en el caso de *L. multimaculatus*, la dieta probablemente no afectaría la selección de microhábitats (Vega, 2001) y esto podría estar relacionado con: a) el hecho de que esta es una especie insectívora y generalista (Vega, 1999b); y b) la alta disponibilidad de insectos presentes en todos los microhábitats dunícolas (Kacoliris, obs. pers).

Con respecto a la disponibilidad de microhábitats sin CV, es importante resaltar tres aspectos: 1) un pequeño número de individuos ($n = 5$) fue detectado utilizando estos microhábitats, pero en todos los casos, los individuos se hallaron a una distancia de menos de 2 m con respecto a una mata de vegetación; 2) otras lagartijas ($n = 12$) fueron halladas utilizando sectores abiertos, por fuera del área de estudio, pero siempre debajo o en la periferia de rocas o troncos/maderos; y 3) varios individuos que fueron detectados en microhábitats cercanos a sectores sin CV, corrieron sobre suelo desnudo para escapar de nosotros. En conclusión, a pesar de que las lagartijas suelen evitar los sectores sin CV, podrían usar tales microhábitats siempre y cuando se encuentren cerca de refugios y/o también, para movilizarse entre refugios o escapar de predadores. A pesar de que los sectores abiertos facilitan los movimientos rápidos (principalmente la carrera) para escapar de predadores (Green *et al.*, 2001), las lagartijas quedarían seriamente expuestas en tales microhábitats.

La elección apropiada de un microhábitat para ubicarse tiene profundas implicancias en la ecología de los lagartos, debido a que existen costos y beneficios asociados a cada microhábitat en términos de abundancia de predadores y competidores y al mismo tiempo disponibilidad de alimento, parejas y refugios (Howard *et al.*, 2003). Microhábitats con baja a mediana CV serían más apropiados para *L. multimaculatus* debido a que ellos permitirían el enterramiento bajo la arena, realizar movimientos rápidos y al mismo tiempo ofrecerían algunos refugios (como matas de pasto) para evitar predadores. Por otro lado, tales microhábitats ofrecen una mejor visibilidad, con respecto a microhábitats mas cerrados. Microhábitats con baja a media CV también proveen sombra y lugares abiertos que permitirían una termorregulación eficiente.

Las diferencias en CV, observadas entre los sitios de salida y de llegada ante la presencia de potenciales predadores, aportarían evidencia al hecho de que la elección primaria de un sitio por parte de la lagartija no está condicionada únicamente por el

grado de refugio que ofrece el mismo. En el supuesto caso de que esto fuera cierto, la elección de un sitio de llegada, luego de una huida ante un predador potencial, no sería significativamente diferente al punto de salida. La elección primaria de un sitio para posarse podría estar relacionada con varios factores como el grado de visibilidad, las posibilidades de termorregular, la cercanía a refugios y la disponibilidad de arena suelta para efectuar enterramientos rápidos. Sin embargo el punto de llegada está mayormente caracterizado por un aumento en la CV que impediría la visibilidad en ambos sentidos, dificultando la captura a los predadores. Una posible explicación a los patrones observados podría estar relacionada con diferencias en el comportamiento ante la exposición a predadores terrestres o aéreos. Hábitats abiertos y el comportamiento de enterrarse podrían ser más efectivos ante predadores aéreos (los cuales son los más abundantes en la costa), mientras que, ante el contacto con predadores terrestres, la mejor opción sería desplazarse hacia sitios con mayor CV. Sin embargo, esta hipótesis deberá ser sometida a prueba mediante un diseño experimental apropiado.

Los resultados obtenidos no mostraron diferencias en la amplitud del nicho espacial con respecto al sexo ni a la edad. Los solapamientos de nicho entre categorías de lagartijas fueron cercanos al 100 % en todos los casos, mostrando la inexistencia de una partición del microhábitat entre categorías. Sin embargo, los individuos juveniles mostraron una sutil tendencia a utilizar microhábitats con una mayor CV con respecto a machos y hembras. Esto podría estar asociado con el hecho de que el comportamiento de enterrarse bajo la arena es menos común en juveniles (probablemente debido a una menor fuerza muscular) con respecto a adultos. Microhábitats con mayor CV probablemente ofrezcan mayor protección cuando los individuos no son capaces de enterrarse rápidamente. Sumado a esto, los individuos en edades no reproductivas, no necesitan una visibilidad elevada para hallar parejas o detectar competidores. A pesar de

estas sutiles tendencias, los patrones generales de uso del espacio fueron similares en las tres categorías de lagartijas.

El estado de conservación de los microhábitats utilizados y preferidos por la Lagartija de las dunas se encuentra en estado crítico. En el área muestreada, sobre un total de 140 ha muestreadas, solo 66 ha (47 %) representan hábitats propicios para esta especie. Estos hábitats están en reducción a todo lo largo de los diferentes remanentes de dunas costeras en Argentina. Los principales factores de disturbio registrados en los hábitats dunícolas serían la circulación de vehículos doble tracción y el desarrollo urbano con el consiguiente aumento del turismo asociado, los cuales reducen la disponibilidad de parches de vegetación nativa (Iribarne *et al.*, 2001). El incremento en la circulación de vehículos doble tracción promueve la presencia de suelo desnudo, por remoción de la vegetación nativa mientras que el desarrollo urbano promueve la existencia de sectores vegetados con especies exóticas (*Pinus* sp. y *Acacia* sp). Estos factores de disturbio generan un aumento de microhábitats no aptos para la Lagartija de las dunas. Futuros estudios deberán enfocarse más específicamente en el efecto concreto que producen tales cambios sobre las poblaciones de lagartijas que habitan los diferentes remanentes de dunas de las provincias de Buenos Aires y Río Negro.

CAPITULO II

SELECCIÓN DE RASGOS CLAVES DE LA VEGETACIÓN

RESUMEN - La estructura de la vegetación es una de las principales variables que determina las preferencias de microhábitats en lagartos. El objetivo de este capítulo es evaluar las preferencias por rasgos claves de la vegetación por parte de la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*). Las hipótesis principales a testear fueron: a) esta especie prefiere posarse en microhábitats que ofrezcan un buen balance entre refugio y visibilidad, y; b) las lagartijas de esta especie prefieren microhábitats en los cuales el tipo de vegetación les permita enterrarse bajo la arena. Se registraron datos de microhábitats (tamaños de plantas y tipos vegetales) utilizados por lagartijas (machos, hembras y juveniles) en una población localizada en la Reserva Provincial Mar Chiquita. Se evaluaron las preferencias aplicando un modelo de uso-disponibilidad. Se analizó la existencia de diferencias entre sexos y de relaciones entre tamaños de los individuos y las preferencias observadas. El análisis de uso-disponibilidad de tamaños de matas mostró diferencias significativas, evidenciando la existencia de preferencias ($P < 0,001$). Los tamaños de matas que mostraron una mayor preferencia fueron aquellos de tamaño intermedio (índice de Jacobs, $IJ = 0,40$). El tamaño medio de las matas utilizadas por individuos machos y hembras fue similar ($P = 0,27$). No se observó una relación significativa entre la LHC de las lagartijas y el tamaño de las matas ($r = 0,15$; $P = 0,16$). Considerando los tipos fisonómicos, se observaron diferencias significativas entre uso y disponibilidad ($P < 0,001$). Las lagartijas prefirieron microhábitats formados únicamente por hierbas. Las preferencias observadas podrían estar relacionadas principalmente con el comportamiento anti-predatorio en esta especie.

MARCO TEÓRICO

Debido a que los animales de pequeña talla, como las lagartijas, son presa de una amplia variedad de predadores, la disponibilidad de refugios en un microhábitat particular, tiene profundas implicancias tanto para el *fitness* como para la supervivencia de los individuos (Howard *et al.*, 2003). Como se viera en el capítulo anterior, la estructura de la vegetación actúa como factor clave en la ecología espacial de pequeños reptiles (Scott, 1976; Pianka, 1986; Huey, 1991; Lagos *et al.*, 1995; Attum & Eason, 2006; Nemes *et al.*, 2006). Esto se debe a que existe una estrecha relación entre la estructura de la vegetación y algunas variables como la oferta de refugios y la disponibilidad de recursos vitales. Por lo tanto, hábitats favorables serán aquellos que ofrezcan la posibilidad de evitar predadores y competidores y, al mismo tiempo, provean oferta de alimento y condiciones microclimáticas propicias (Mc Ivor & Odum, 1988; Rocha, 1995; Converse & Savidge, 2003; Attum & Eason, 2006).

Algunos tipos de plantas como los arbustos o las matas ofrecen refugio a pequeños lagartos, y por esta razón es común hallar individuos posados en la base de las mismas (Kacoliris *et al.*, 2008). Estas plantas proveen protección de predadores y temperaturas extremas, y permiten acceder a áreas de alimentación y a potenciales parejas. A pesar de que aquellos refugios de gran talla proveen una protección más efectiva (en relación a otros de menor talla), pueden reducir la visibilidad necesaria para detectar potenciales presas, parejas y predadores. En consecuencia, el sitio en donde los individuos se posan debe ofrecer un equilibrio entre maximizar la visibilidad y las oportunidades de termorregulación y, al mismo tiempo, minimizar las chances de contacto con predadores (Scott, 1976).

Los lagartos iguánidos, sobre todo los de pequeño tamaño, y debido a que son presa de una amplia gama de predadores, poseen una gran variedad de estrategias de

escape, siendo el uso de refugios uno de las más importantes (Huey *et al.*, 1983; Galdino *et al.*, 2006). En el caso de la Lagartija de las dunas, algunos aspectos relevantes a considerar a fin de comprender su comportamiento de escape, incluyen su preferencia por microhábitats de baja cobertura de la vegetación con presencia de matas (las cuales son utilizadas como refugios) (Kacoliris *et al.*, 2006; Kacoliris *et al.*, 2008), su dieta de tipo generalizada (Vega, 1997) y su estrategia de alimentación del tipo sentarse-y-esperar (Vega, 2001). Los machos del tipo sentarse-y-esperar suelen ser territoriales y por esta razón, suelen observarse diferencias con respecto al uso del espacio entre sexos (Cooper, 1994). Con respecto al comportamiento de escape propiamente dicho, dos de los principales rasgos de esta especie son la capacidad de enterrarse bajo la arena (Halloy *et al.*, 1998) y la de correr hacia refugios (Chevez & Kacoliris, 2008), ante la presencia de potenciales predadores. Los predadores predominantes para esta lagartija en las dunas bonaerenses están representados por aves rapaces (*Caracara plancus* y *Milvago chimango*) y gaviotas (*Larus dominicanus* y *Chroicocephalus maculipennis*) y secundariamente, animales terrestres como zorros (*Pseudalopex gymnocercus*), gatos silvestres (*Oncifelis geoffroyi*), y menos importantes aún, algunas especies de culebras (*Philodryas patagoniensis* y *Clelia rustica*), lagartos (*Tupinambis marianae*) y escuerzos (*Ceratophrys ornata*), todos ellos poco abundantes por tratarse de hábitats ampliamente abiertos.

OBJETIVOS

1. Analizar los patrones de selección de matas/refugios en relación al tamaño de las mismas.
2. Evaluar las diferencias en el uso de matas entre categorías de individuos.
3. Analizar los patrones de selección en relación a tipos fisonómicos de la vegetación.

HIPÓTESIS

1. Las lagartijas prefieren posarse en microhábitats que ofrezcan un buen balance entre visibilidad y refugio. Esta hipótesis predice que aquellos refugios de tamaños intermedios serán preferidos por las lagartijas.
2. Los machos adultos al ser territoriales, necesitan una mayor visibilidad con respecto a las hembras y a los juveniles, que les permita detectar parejas y competidores. Esta hipótesis predice que los machos adultos utilizarán matas de menor tamaño.
3. Las lagartijas prefieren microhábitats en donde puedan desarrollar el comportamiento de enterrarse bajo la arena. Esta hipótesis predice que los microhábitats formados mayormente por especies herbáceas serán los preferidos.

MÉTODOS

Área de estudio y período de muestreo

El área de estudio incluyó dos cuadrantes independientes de 140 ha cada uno, localizados en la Reserva Provincial Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina. Las actividades de campo fueron desarrolladas durante los meses de Enero y Febrero del año 2008. Cada muestreo comenzó a las 11:00 AM, correspondiendo con el periodo de máxima actividad para esta especie (Vega *et al.*, 2000) y finalizó aproximadamente a las 16:00 PM

Disponibilidad de matas

A fin de evaluar la disponibilidad de matas, se censaron cinco cuadrantes de 1 ha cada uno, dispuestos al azar. En cada cuadrante se registró el número de matas por especie vegetal. Se focalizó gran parte del esfuerzo en este tipo de plantas debido a que

ellas representan la principal fuente de refugio para las lagartijas en este sector de la costa bonaerense (Chevez & Kacoliris, 2008). El largo, ancho y alto de cada mata fue medido con cinta métrica (1 cm de precisión), a fin de calcular tamaño, el cual fue expresado en unidades de volumen (m^3). Para el modelo de uso-disponibilidad se determinaron cinco categorías, considerando el grado de protección que ofrecían las plantas a las lagartijas. Las categorías de matas consideradas fueron: 1) muy pequeñas (0 hasta $1 m^3$), en las cuales las lagartijas permanecen visible a los observadores y, debido al pequeño tamaño de la base de la planta, los individuos solo pueden posarse en el borde de las mismas; 2) pequeñas ($1,1$ hasta $2 m^3$), en las cuales las lagartijas permanecen visibles, pero pueden posarse debajo de la planta; 3) medianas ($2,1$ hasta $4 m^3$), en las cuales las lagartijas permanecen ocultas y pueden posarse debajo de la planta; 4) grandes ($4,1$ hasta $6 m^3$), en las cuales las lagartijas pueden desplazarse por debajo de la planta, y; 5) muy grandes (mayores a $6,1 m^3$), en las cuales las lagartijas quedan completamente ocultas, aun durante búsquedas activas por parte de los investigadores, y solo pueden ser capturadas si salen de la planta.

Muestreo

Cinco observadores buscaron lagartijas utilizando un muestreo por encuentro visual recorriendo transectas dispuestas en forma sistemática, abarcando toda el área de estudio (siguiendo el mismo patrón descrito en el capítulo I). Todos los muestreos fueron realizados en condiciones climáticas similares, resultando en 270 días-hombre de esfuerzo. A pesar de que la visibilidad no es similar en los diferentes tipos de matas, el esfuerzo de búsqueda se incrementó en aquellas matas de mayor tamaño (categorías cuatro y cinco), a fin de evitar sesgos, con respecto a la presencia de individuos en las mismas.

Por cada lagartija detectada se registró: a) sexo (siempre que fuera posible) y longitud hocico-cloaca (LHC, medida con calibre de precisión de 0,05 mm); b) el largo, ancho y alto de las matas en donde las lagartijas se hallaban posadas; c) la distancia de las lagartijas a la mata más cercana en una radio de 50 m (medido con cinta métrica de 1 cm de precisión); y d) la estrategia de escape utilizada en presencia de los observadores: 1) correr a esconderse debajo de una mata, o 2) enterrarse bajo la arena. Se tuvieron en cuenta tres grupos de individuos: machos, hembras y todos los individuos (que incluyó a machos, hembras e individuos juveniles con sexo indeterminado). No se incluyó a los juveniles como categoría independiente, debido al pequeño número de individuos de esta categoría, observados utilizando matas.

Selección de tipos fisonómicos

Para evaluar preferencias en relación al tipo fisonómico, se categorizaron los tipos de plantas presentes en cuadrantes de 1 m² en donde las lagartijas fueron detectadas. A tal fin, se reconocieron ocho categorías de cuadrantes: 1) ausencia de plantas; 2) hierbas; 3) matas; 4) árboles; 5) hierbas y matas; 6) hierbas y árboles; 7) matas y árboles; y 8) hierbas, matas y árboles. La disponibilidad fue estimada mediante el muestreo de 156 cuadrantes (1 m² cada uno) distribuidos en forma sistemática dentro del área de estudio (siguiendo el método descrito en el capítulo I).

Análisis de los datos

Para evaluar preferencias se utilizó el método de Pledger *et al.* (2007), mientras que para estimar la magnitud de la selección se aplicó el Índice de Jacobs (Manly *et al.*, 1993), ambos descritos en el capítulo I. Se comparó el tamaño medio de las matas utilizadas por individuos de distintos sexos. Con respecto a la distancia media de los individuos con respecto a las matas, se consideraron dos situaciones: 1) si las

lagartijas corrieron y se refugiaron debajo de la mata más cercana (matas utilizadas por los individuos), o; 2) si las lagartijas corrieron en otra dirección (matas no utilizadas por las lagartijas). Se compararon diferencias entre sexos con respecto a las distancias medias de las lagartijas a la mata más cercana, y la distancia media a las matas más cercanas utilizadas por las lagartijas. Los valores medios fueron analizados utilizando un test nulo con 10.000 permutaciones a dos colas, utilizando el programa Rndom Express V2S. Se testeó la relación entre ambas variables (tamaño y distancia a la mata más cercana) y la LHC de las lagartijas mediante un test nulo de correlación con 10.000 permutaciones, utilizando el programa Rndom Express VPC. Todos los test estadísticos fueron a dos colas con un nivel de significancia de $P < 0,05$.

La relación entre los patrones de selección de refugios y la temperatura fue evaluada en forma indirecta. Para esto, se compararon los datos de temperatura al principio y al final de los muestreos con un test nulo de Chi-cuadrado con 10.000 permutaciones utilizando el programa EcoSim. Luego, la relación entre las temperaturas promedios y el tamaño de las matas utilizadas fue evaluada con un test nulo de correlación con 10.000 permutaciones utilizando el programa Rndom Express VPC. Se seleccionaron test nulos sobre estadísticos paramétricos sobre la base de las razones expuestas anteriormente. Estos programas basan sus análisis en el algoritmo P de Knuth para mezcla de datos (Manly, 1997); un generador de números al azar KISS (Marsaglia, 1999), y; el computo de un valor de P en los tests muestreados (Noreen, 1989).

RESULTADOS

Se detectaron 395 individuos de *L. multimaculatus*, pero solo el 52 % ($n = 205$) fue observado utilizando matas. El 35 % de los individuos fue hallado posado en una mata, mientras que un 17 % fue observado corriendo hacia una mata en presencia de un

observador. El 99 % del número total de individuos hallados debajo de matas fueron adultos, mientras que solamente cinco individuos fueron juveniles. Todas las matas de pastos registradas correspondieron a la especie *Spartina ciliata*. El tamaño medio \pm desvío estándar de las matas utilizadas por las lagartijas fue de $1,21 \pm 2,05 \text{ m}^3$ ($n = 121$; rango = 0,02 hasta $11,23 \text{ m}^3$) para el grupo total de los individuos; $1,74 \pm 1,46$ ($n = 32$; rango = 0,02 hasta $5,64 \text{ m}^3$) para los individuos machos; y $1,40 \pm 1,30$ ($n = 51$; rango = 0,07 hasta $5,47 \text{ m}^3$) para las hembras.

Las temperaturas diarias al inicio y al final de los muestreos no mostraron diferencias significativas (Chi-cuadrado = 8,4; $P = 0,99$; $n = 35$; para 10.000 permutaciones). Un test nulo de correlación entre el promedio diario de temperaturas (es decir el valor medio entre el inicio y el final de los muestreos) y el tamaño de las matas utilizadas por las lagartijas no mostró una relación significativa ($r = 0,17$; $P = 0,14$; $n = 69$; para 10.000 permutaciones).

La proporción en la cual las lagartijas utilizaron cada categoría de tamaño de matas fue significativamente diferente con respecto a la disponibilidad de las mismas, evidenciando la existencia de preferencias (BCD = 0,623; $P < 0,001$ para 10.000 permutaciones) (Fig. 1). Las lagartijas evitaron matas de tamaños menores a 1 m^3 , prefiriendo matas de mayor tamaño (Tabla 1, Fig. 1).

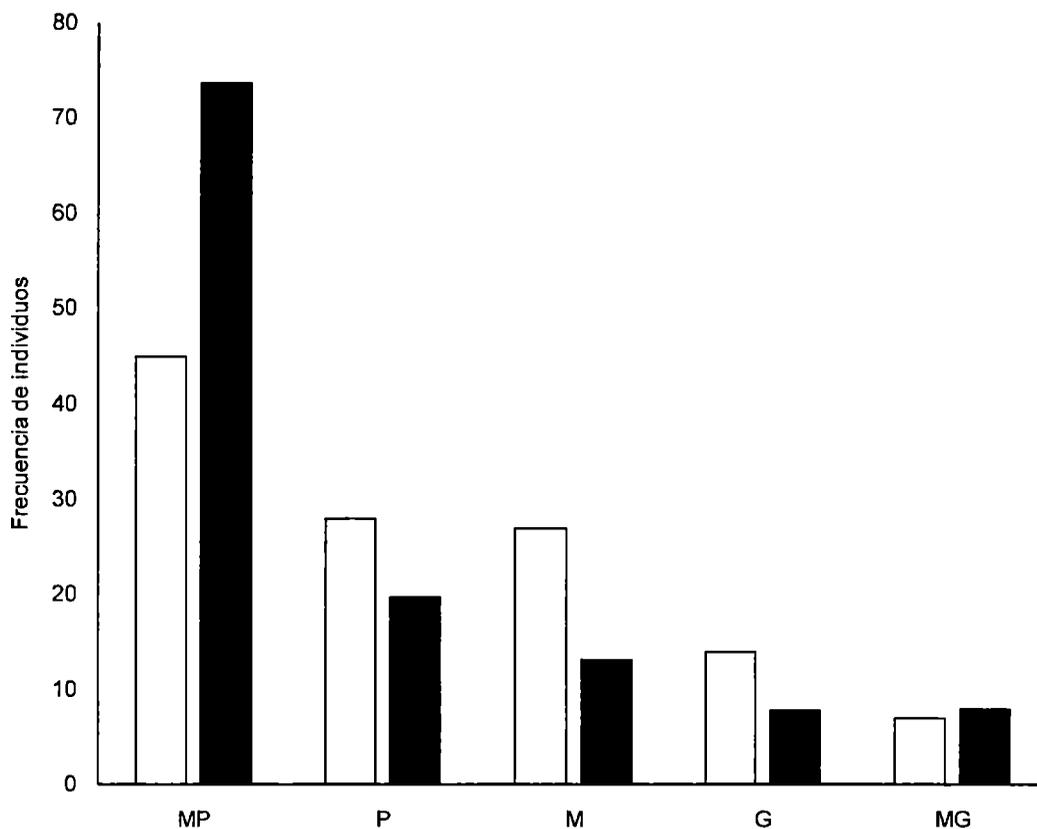


Figura 1. Disponibilidad de matas (columnas negras) y matas usadas por las lagartijas (columnas blancas). MP = muy pequeñas; P = pequeñas; M = medianas; G = grandes y MG = muy grandes.

El test Dr para selección o rechazo de cada categoría de tamaño de matas mostró diferencias significativas ($P < 0,001$) para todos los tamaños de matas con excepción de la categoría muy grandes, las cuales fueron utilizadas en relación a su disponibilidad ($P > 0,05$). Los tamaños de matas que mostraron una mayor preferencia fueron aquellos de mediano tamaño (índice de Jacobs, $IJ = 0,40$). La densidad de matas en el área de estudio fue de 12 individuos por hectárea, mientras que la densidad de las matas preferidas por las lagartijas (aquellas mayores a 1 m^3) fue de siete matas por hectárea (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis de uso disponibilidad. n = frecuencia de lagartijas; Disp. = disponibilidad de matas; α_r = valor del índice de Manly; Dr = valores del test de selección y rechazo; IJ = índice de selectividad de Jacobs.

Categoría de tamaño de matas	n	Disp.	α_r	Dr	IJ
Muy pequeñas	45	0,61	0,35	-0,39	-0,45
Pequeñas	28	0,16	0,21	0,25	0,21
Medianas	27	0,11	0,20	0,24	0,40
Grandes	14	0,07	0,10	0,13	0,30
Muy grandes	7	0,05	0,05	0,07	0,03

El tamaño medio de las matas utilizadas por individuos machos y hembras fue similar (índice observado = 0,34; $P = 0,27$; para 10.000 permutaciones). No se observó una relación significativa entre la LHC de las lagartijas y el tamaño de las matas ($r = 0,15$; $n = 83$; $P = 0,16$; para 10.000 permutaciones).

El 59 % de las lagartijas detectadas ($n = 219$) se encontraron a distancias menores a 50 m con respecto a una mata. La distancia media de las lagartijas con respecto a la mata más cercana fue de $19,7 \pm 21,8$ m ($n = 219$; rango 0,5 hasta 50 m). En nuestra presencia, las lagartijas corrieron a refugiarse debajo de una mata, siendo la distancia media entre las lagartijas y las matas, de $4,5 \pm 3,1$ m ($n = 59$; rango 0,8 hasta 14,0 m). En circunstancias en las cuales las matas se hallaron a mas de 14 m con respecto a la posición original del individuo, estos prefirieron enterrarse bajo la arena por sobre correr hacia una mata. La distancia media de las matas utilizadas como refugio por los machos fue de $5,4 \pm 3,7$ m ($n = 20$; rango 0,9 hasta 14 m; $n = 20$), mientras que para las hembras fue de $4,2 \pm 2,8$ m ($n = 34$; rango 0,75 hasta 13.5 m; $n = 34$). Las distancias medias a las matas fueron similares al comparar machos con hembras (índice observado = 0,50; $P = 0,12$; para 10.000 permutaciones). Las distancias medias a las matas utilizadas por las lagartijas fueron similares al comparar machos con hembras (índice observado = 0,96; $P = 0,06$; para 10.000 permutaciones). No se

observaron relaciones significativas entre la LHC de los individuos y la distancia a la mata más cercana ($r = 0,028$; $n = 131$; $P = 0,59$; para 10.000 permutaciones).

Considerando los microhábitats utilizados por las lagartijas en relación a los tipos fisonómicos, se observaron diferencias significativas entre uso y disponibilidad (Chi-cuadrado = 76,17; $P < 0,001$; para 10.000 permutaciones). Las lagartijas prefirieron microhábitats formados únicamente por hierbas ($IJ \pm S^2 = 1 \pm 0,01$), evitando microhábitats formados por arbustos ($IJ \pm S^2 = -0,93 \pm 0,01$) o árboles ($IJ \pm S^2 = -0,99 \pm 0,01$) y microhábitats formados por hierbas, arbustos y árboles ($IJ \pm S^2 = -0,99 \pm 0,01$).

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio apoyan la primera y tercera hipótesis, mientras que desacreditan la segunda hipótesis. Es decir que, en cuanto al uso de componentes claves de la vegetación, se pudo observar que los individuos prefieren las matas de tamaños intermedios y también prefieren microhábitats con predominancia de especies herbáceas. Sin embargo no se encontraron diferencias significativas en cuanto a estas selecciones entre machos y hembras; y tampoco se observaron diferencias en cuanto a la distancia promedio a la cual se encuentran localizados los individuos, al comparar machos y hembras.

Una importante función de la estructura de la vegetación para las lagartijas es la de proveer sitios seguros en los cuales los individuos puedan posarse y observar su entorno. Cuando tienen buena visibilidad, estos sitios ofrecen una efectiva detección de presas (Blázquez & Rodríguez-Estrella, 1997), facilitan la detección de conoespecíficos para interacciones sociales (Baird & Sloan, 2003) y ofrecen refugio de los predadores y temperatura extremas (Scott, 1976). A pesar de que en el área muestreada, algunos predadores como serpientes o pequeños mamíferos pueden acceder a las lagartijas,

incluso si estas se encuentran debajo de matas, esta clase de predadores son poco abundantes en hábitats tan abiertos.

La Lagartija de las dunas no utilizó matas ni microhábitats al azar. Considerando la intensidad de la selección, como se mencionara anteriormente, las lagartijas rechazaron las categorías de tamaños extremas (muy grandes y muy pequeñas) y prefirieron categorías de tamaño de matas intermedias (pequeñas, medianas y grandes). La Lagartija de las dunas prefirió también, microhábitats formados exclusivamente por especies herbáceas. Considerando las estrategias de escape, las lagartijas prefirieron utilizar como principal estrategia, la de correr a refugiarse debajo de matas de pasto, siempre y cuando la distancia de las mismas estuviera a menos de 14 m. Cuando las plantas se encontraron localizadas a distancias mayores, las lagartijas utilizaron el comportamiento de escape de enterrarse bajo la arena.

A pesar de que las matas de tamaño muy grande son las más eficaces como refugio (en relación al modo en que dificultan la captura de individuos), las lagartijas no prefirieron el uso de las mismas por sobre las categorías intermedias. Este patrón podría estar relacionadas con la escasa visibilidad que ofrecen las matas de tamaño muy grande. Estudios previos en reptiles han demostrado que áreas con buena visibilidad resultan más fáciles de defender con respecto a aquellas de baja visibilidad; los dueños de territorios de varias especies de reptiles, suelen preferir territorios con alta visibilidad debido también a que reducen el riesgo de predación y/o incrementan el éxito de captura de presas para alimentarse (Scott, 1976). Un problema asociado a esta variable es que si el hábitat ofrece mayor visibilidad a las lagartijas, también ofrece mayor visibilidad para los predadores de las mismas. Sin embargo, en el caso de esta especie, debido a que los principales predadores son aves y a que las lagartijas generalmente se encuentran posadas en el borde de las matas y corren debajo de las misma ante la presencia de potenciales riesgos, es probable que matas de tamaño tanto intermedio como grandes

impidan a las aves capturar lagartija en forma similar. En tal caso, los costos/beneficios asociados a diferentes tamaños de matas, favorecerían el uso de los tamaños intermedios.

En algunos casos en los cuales dos observadores detectaron una lagartija posada en la parte frontal de una mata, uno de los observadores permaneció quieto en frente a la lagartija mientras que el segundo observador caminaba por detrás de la mata, ubicándose la mata entre medio de este segundo observador y el individuo. Cuando el primer observador caminaba aproximándose a la lagartija, ésta corría hacia el interior de la mata o hacia alguna otra mata. Pero, cuando el segundo observador se movía aproximándose a la lagartija, ésta permanecía quieta y el observador podía acercarse a ella hasta capturarla. La lagartija probablemente no podía detectar al segundo observador debido a que la mata a sus espaldas le obstruía la visibilidad. Esta evidencia soportaría en parte la hipótesis de que matas de tamaños muy grandes obstruyen la visibilidad y por lo tanto serían rechazadas por las lagartijas. Otros estudios en lagartijas aportan sustento a esta hipótesis, mostrando que los individuos generalmente rechazan microhábitats con barreras visuales (Tester & Marshall, 1961; Stamps, 1976; Green *et al.*, 2001).

Como ya se mencionara, la visibilidad se encuentra relacionada con la facilidad para detectar y capturar presas, en lagartijas insectívoras (Scott Newbold, 2007), mayormente en hábitats abiertos (Green *et al.*, 2001). Sin embargo, en la Lagartija de las dunas, la distribución de las presas no parece ser un factor importante en las preferencias por microhábitats específicos, al menos al nivel estudiado (acordando con lo propuesto en Vega, 2001). Por lo tanto, el riesgo de predación podría estar entre los principales factores que afectarían la selección de ciertos tipos de plantas y microhábitats, coincidiendo con lo observado en otras especies de lagartos (Blázquez & Rodríguez-Estrella, 1997). La Lagartija de las dunas probablemente prefiere matas de

tamaños intermedios debido a que estas plantas proveen mayor refugio que las matas muy pequeñas a la vez que ofrecen mayor visibilidad que plantas de tamaño más grandes. Con respecto a la termorregulación, una explicación alternativa a los patrones de preferencias observados sería que las matas medianas permiten una termorregulación más eficiente. Las matas muy pequeñas podrían ser muy cálidas y las muy grandes demasiado frescas. Sin embargo, las temperaturas no mostraron una relación significativa con el tipo de mata seleccionada. Una evaluación sobre las temperaturas específicas por categorías de matas es necesaria para esclarecer este punto.

La ausencia de relación entre el tamaño de los individuos y los patrones de uso observados se encuentra en desacuerdo con las predicciones originales planteadas, al igual que con otros trabajos sobre especies cogenéricas (Jaksic *et al.*, 1980; Schulte II *et al.*, 2004). Sin embargo, a pesar de la ausencia de una relación estadísticamente significativa entre la LHC y el tamaño de las matas, si consideramos solamente la edad de los individuos (en términos relativos al estado reproductivo o no reproductivo de los mismos), se observa que únicamente un 1 % de individuos en estado no reproductivo (o sea, juveniles) fue hallado posado bajo matas. Al comparar estos valores con datos previos en la misma área, se observa que la proporción de individuos no reproductivos (tanto posados como no posados bajo matas) en una muestra de 604 individuos, fue mayor (9 %). Considerando que no se hallaron diferencias entre machos y hembras, los resultados podrían estar indicando que los individuos en estado reproductivo, independientemente de su sexo, usan matas más frecuentemente que los individuos no reproductivos. Sin embargo, y debido al pequeño número de individuos no reproductivos, una explicación alternativa podría ser que algunos individuos juveniles no sean detectados por los observadores, debajo de las matas, debido a su pequeño tamaño.

Las lagartijas prefieren microhábitats formados exclusivamente por especies herbáceas. Estas preferencias podrían estar relacionadas con el comportamiento de enterrarse bajo la arena. Microhábitats formados solamente por arbustos o árboles presentan una cobertura de la vegetación demasiado alta, la cual impide la ejecución de este comportamiento de escape, debido a la compactación de la arena (Chevez & Kacoliris, 2008). Los microhábitats formados exclusivamente por especies herbáceas ofrecen una baja cobertura de la vegetación, la cual permite enterrarse bajo la arena, a la vez que ofrece matas que pueden ser utilizadas como refugios. Futuros estudios deberán enfocarse en evaluar la relación entre los patrones espaciales observados y el uso del espacio en la Lagartija de las dunas, comparando con especies que habiten hábitats similares, como ser el caso de *L. wiegmanii* y *L. darwini*, entre otras.

CAPITULO III

DISPONIBILIDAD DE HÁBITAT

RESUMEN - La distribución espacial de los hábitats puede afectar todos los aspectos de la ecología de una especie. En la provincia de Buenos Aires, actualmente sólo quedan seis sectores de dunas en relativamente buen estado de conservación. Los objetivos de este capítulo son los de evaluar la disponibilidad de hábitats aptos para la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*) en cada una de las dos grandes barreras medanosas bonaerenses y cuantificar el grado de reducción de hábitat como producto de acciones antrópicas. La disponibilidad de hábitat para la especie se calculó a partir de la utilización de imágenes satelitales Landsat. Se consideraron seis categorías de cobertura de las cuales la denominada "Dunas" sería la que utiliza esta especie. El área total de hábitats aptos para la especie suma un total de 50.523 ha (33 % del total de categorías). La disminución total de hábitats costeros por desarrollo urbano (16.582 ha) y/o por la implantación de especies arbóreas exóticas (13.949 ha) fue en total de 30.531 ha (20 % del total de categorías de cobertura). Los resultados presentados en este capítulo resultan claves para la elaboración de recomendaciones de manejo para la especie y su hábitat.

MARCO TEÓRICO

Durante las últimas décadas, los ecólogos han ido incrementando el reconocimiento acerca de la importancia del contexto espacial en sus estudios sobre individuos, poblaciones y comunidades (Hanski, 1998). Como se describiera anteriormente, la distribución espacial de los hábitats puede afectar todos los aspectos de la ecología, desde poblaciones genéticas (Giles & Goudet, 1997) y dinámica de especies simples (Hanski, 1998; Hanski & Gilpin, 1997) hasta la composición de las comunidades (Holt, 1997) y cambios a nivel evolutivo (Travis & Dytham, 1998; Thomas & Hedges, 1998). En este contexto, la disponibilidad y estado del hábitat, representan dos de las variables que más efecto tienen sobre el estado de las poblaciones animales (Reca *et al.*, 1994). Por lo tanto, el conocimiento acerca de la cantidad de hábitat disponible para una especie resulta clave para evaluar el estado de conservación de la misma y poder así elaborar estrategias de manejo orientadas a su protección.

La estimación de la disponibilidad se obtiene a partir del conocimiento acerca del uso que la especie hace del hábitat. En base a este conocimiento se puede cuantificar el área total de hábitats disponibles en todo el rango de extensión de la especie blanco. Sin embargo este valor aislado no es demasiado informativo en un marco de conservación y manejo. Resulta necesario conocer también el estado en el que se encuentran tales hábitats, así como el grado de fragmentación y conectividad de los parches que lo contienen. Es interesante también, evaluar el grado de reducción de tales hábitats en un contexto temporal. Toda esta información permite conocer en forma más precisa, los esfuerzos de conservación necesarios para proteger a cada una de las poblaciones de la especie estudiada.

Como se indicó anteriormente (ver capítulo I), la Lagartija de las dunas se encuentra altamente especializada para la vida en la arena. Dentro de los microhábitats dunícolas, esta lagartija prefiere aquellos que presentan una cobertura de la vegetación

baja a media. Utilizando una escala más amplia, tales microhábitats se encuentran formando parte de lo que se conoce como dunas, dentro del ecosistema costero pampeano (Kacoliris *et al.*, 2006). Estos hábitats o dunas, se encuentran representados a lo largo de gran parte de las costas pampeanas de la provincia de Buenos Aires, aunque en diferentes proporciones, debido principalmente a la fragmentación producida por las ciudades turísticas costeras. Actualmente sólo quedan seis fragmentos de dunas en la provincia de Buenos Aires, en relativamente buen estado de conservación, catalogados como Áreas Valiosas de Pastizal para Sudamérica (Bilenca & Miñarro, 2004). Estas áreas se encuentran separadas por barreras de origen natural y antrópico. La principal barrera que divide a las dunas bonaerenses es de origen natural, y está representada por el sistema de sierras de Tandilia a nivel de la ciudad de Mar del Plata. Este accidente geográfico da origen a dos grandes áreas de dunas conocidos como Barrera medanosa oriental (al norte del sistema de Tandilia) y Barrera medanosa austral (hacia el sur del sistema de Tandilia). Esta partición del hábitat estaría impidiendo el entrecruzamiento poblacional de las lagartijas con una consiguiente pérdida de la variabilidad genética. Existen también otras barreras que, aunque menos importantes, podrían estar aislando a poblaciones menores dentro de cada gran sector de dunas (para una descripción más detallada, ver área núcleo de estudio) .

OBJETIVOS

1. Evaluar la disponibilidad de hábitats aptos para la especie en cada una de las dos grandes barreras medanosas de la provincia de Buenos Aires;
2. Cuantificar el grado de reducción del hábitat como producto de acciones antrópicas.

MÉTODOS

Área de estudio

Para el análisis de disponibilidad de hábitats se trabajó sobre las dos grandes barreras medanosas de la provincia de Buenos Aires: a) la Barrera medanosa oriental, ubicada al noreste de la costa pacífica de la provincia de Buenos Aires, y; b) la Barrera medanosa austral, ubicada al suroeste de la costa pacífica de la provincia de Buenos Aires.

Disponibilidad del hábitat

La disponibilidad de hábitat para la especie se calculó a partir de la utilización de imágenes satelitales Landsat ETM+. Para el procesamiento digital de las imágenes se utilizaron los software Erdas Imagine 9.2 y Arc-Gis 9.2. Los mapas de hábitat se obtuvieron a partir de un procedimiento de clasificaciones no supervisada conocido como: "Iterative Self-Organizing Data Analysis Technique". Esta es una técnica iterativa en la cual repetidamente se desarrolla una clasificación completa (resultando en un estrato raster temático) y la misma se recalcula estadísticamente. "Self-Organizing" se refiere al proceso por el cual se localizan los *clusters* que son inherentes dentro de los datos. Éste método de *clustering* utiliza la fórmula de la mínima distancia espectral para crear *clusters*. El proceso comienza con cualquier promedio arbitrario de *clusters* o promedios de un set existente, y, en cada paso, el *clustering* se repite, y los promedios de estos *clusters* son cambiados. Los nuevos promedios de *clusters* son utilizados para la siguiente iteración. Un número máximo de seis iteraciones fue desarrollado.

Se identificaron seis categorías de cobertura, teniendo en cuenta los requerimientos de la especie estudiada (descritos en detalle en el capítulo I): 1) Bosques exóticos (compuestos por especies exóticas principalmente de los géneros *Pinus*,

Eucalyptus y *Acacia*), los cuales son rechazados por las lagartijas; 2) Playa; 3) Dunas, sectores de baja a mediana cobertura de la vegetación, sobre una matriz de arena desnuda, el cual representaría el hábitat que las lagartijas utilizan; 3) Interdunas, sectores húmedos que por su alta cobertura vegetal son rechazados por las lagartijas; 4) Pastizales, sectores de media a alta cobertura de la vegetación sobre sustrato estable, los cuales son rechazados por las lagartijas y; 6) Urbano, incluiría sectores antropizados con un fuerte recambio de hábitat, los cuales son rechazados por las lagartijas.

Análisis regional

Se realizó un análisis comparativo entre disponibilidad de cada una de las categorías entre las dos grandes barreras medanosas, utilizando un test de Chi-cuadrado paramétrico corregido por un test nulo de Monte Carlo (utilizando el programa EcoSim). A fin de evaluar la reducción de hábitat en cada sector, se tuvieron en cuenta las sumas de las disponibilidades de las categorías Bosque implantado y Urbano.

RESULTADOS

Disponibilidad de hábitat

El área total de hábitats aptos para la especie en las dos grandes Barreras medanosas suma un total de 50.523 ha (33 % del total de categorías de cobertura). La disminución total de hábitats costeros por desarrollo urbano/periurbano (16.582 ha) y/o por la implantación de especies arbóreas exóticas (13.949 ha) fue en total de 30.531 ha (20 % del total de categorías de cobertura). Sin embargo se puede apreciar una gran diferencia en lo que respecta a las Barreras oriental y austral. En la Barrera oriental, la reducción total fue del 39 %, mientras que en la Barrera austral fue apenas del 7 % (Tabla 3).

Tabla 3. Valores totales de área (en Ha) y porcentajes (%) de cada una de las categorías de cobertura representadas en las dos grandes barreras medanosas.

Categoría de cobertura	Barrera medanosa oriental		Barrera medanosa austral	
	Ha	%	Ha	%
Bosques exóticos	9508	15	4441	5
Playa	545	1	1159	1
Dunas	23.580	36	26.943	30
Inter dunas	7779	12	19.671	22
Pastizales	7869	12	35.628	40
Urbano	15.521	24	1061	2

Análisis regional

Una comparación entre los valores observados de cobertura de cada categoría, entre barreras medanosas, mostró diferencias significativas (Chi-cuadrado = 287,85; g.l. = 10; $P < 0,001$; Monte Carlo $P < 0,001$; Fig. 4)

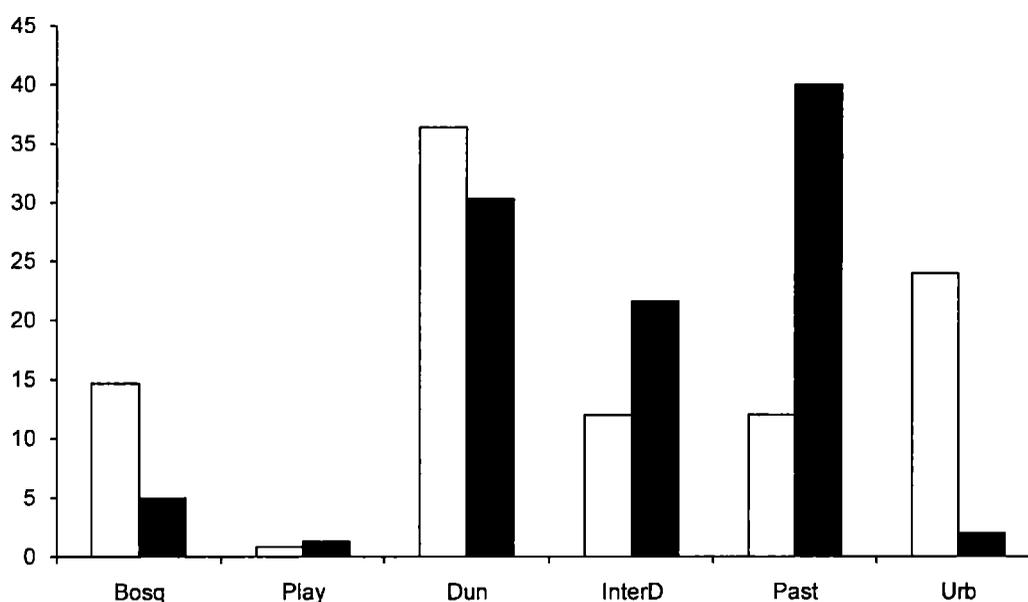


Figura 4. Porcentaje de las diferentes categorías de cobertura, comparadas entre la Barrera medanosa oriental (columnas blancas) y la Barrera medanosa austral (columnas negras). Bosq = bosques exóticos; Play = playas; Dun = dunas; InterD = interdunas; Past = pastizales; Urb = urbano.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

El porcentaje de hábitat disponible para la especie representa solo un 33 % del total de categorías de cobertura. La reducción de hábitats ha sido elevada, provocando una fragmentación y pérdida del ecosistema original en un 20 %. La mayor parte de este porcentaje se corresponde con el desarrollo de centros urbanos. La tasa de reducción del hábitat, si tenemos en cuenta que el proceso de desarrollo (urbano/turístico) de los ambientes costeros comenzó hace 100 años (Dadón, 2002), habría sido en promedio de un 0,2 % anual. Sin embargo, y a fin de considerar las tendencias a futuro, hay que tener en cuenta que este proceso no se desarrolló en forma lineal y por esta razón, el valor del 0,2 % solo representa un valor aproximado de lo que fue el cambio real. También es importante destacar la diferencia en cuanto a la reducción observada entre las dos Barreras medanosas, siendo mucho mayor la misma en la Barrera oriental (con una reducción del 39 %), a diferencia del 7 % de reducción que ha sufrido la Barrera austral. Esto se debe a que el sector oriental ha sido y sigue siendo el mayor explotado en cuanto a turismo se refiere, con un mayor desarrollo urbano, probablemente en relación a su cercanía relativa con respecto a la ciudad de Buenos Aires.

Hay que aclarar que el análisis desarrollado es de índole general, en el sentido de que se trabajó con imágenes con una resolución de pixel de aproximadamente 20 m². Esto significa que dentro de la categoría Dunas, o sea, aquella que utilizan las lagartijas, estarían incluidos los microhábitats utilizados por esta especie, pero también otros que utiliza en menor medida y algunos en los que la especie podría llegar a estar ausente. Por lo tanto, futuros estudios deberán aplicarse a realizar ajustes del modelo, corrigiendo con imágenes de mayor resolución, a fin de determinar cuál es el porcentaje efectivo de microhábitats utilizados por esta especie dentro del hábitat de Dunas.

La información presentada en este capítulo resulta clave para la elaboración de recomendaciones de manejo para la especie y su hábitat, al a vez que provee la línea de base necesaria para implementar un programa de monitoreo de la Lagartija de las dunas. Los resultados ofrecen un panorama esperanzador para la especie, en el cual la disponibilidad de hábitats no ha alcanzado aún cifras críticas. Sin embargo, el principal problema, tanto para esta como para otras especies que habitan las dunas, sigue siendo la reducción en el hábitat, por recambio, fragmentación y pérdida, proceso que sigue operando actualmente. Al desarrollo urbano se suma hoy una nueva fuente importante de disturbio, representada por el tránsito de vehículos doble tracción en las dunas. Esta actividad tiene un fuerte efecto sobre los pastizales nativos que la especie utiliza (Iribarne, 2001). Por lo tanto, las políticas actuales de manejo deberán enfocarse principalmente en la protección del hábitat costero de dunas a fin de promover la viabilidad poblacional de *L. multimaculatus*.

CAPITULO IV

ÁREA VITAL: TAMAÑO Y SOLAPAMIENTO

RESUMEN - El área vital representa el espacio que los individuos utilizan para llevar a cabo sus ciclos vitales. El objetivo principal de este capítulo consistió en evaluar el tamaño del área vital y el solapamiento en la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*). El estudio se desarrolló en la Reserva Provincial de Mar Chiquita. Se registró localización, sexo y tamaño de las lagartijas. El área vital y el solapamiento fueron calculados utilizando el método del mínimo polígono convexo. Se realizaron comparaciones entre los valores promedio del área vital y solapamiento para machos y hembras y se evaluó la relación entre el área vital y el tamaño de los individuos. El promedio \pm DS del área vital fue de $45,90 \pm 74,37 \text{ m}^2$ al considerar a todos los individuos, y no mostró diferencias significativas al comparar entre machos y hembras ($P = 0,49$). Tampoco se hallaron relaciones significativas entre el tamaño de los individuos y el tamaño del área de actividad ($r = 0,13$, $P = 0,41$). Debido a que un pequeño número de individuos mostró valores extremadamente altos de área vital, con respecto al promedio, se optó por realizar un segundo análisis descartando a tales individuos. En este nuevo análisis se obtuvieron valores más precisos y se observaron diferencias significativas entre machos y hembras ($P = 0,04$). Los valores de solapamiento fueron altos en todos los casos (entre 22 hasta 58 %) y no mostraron diferencias significativas entre machos y hembras ($P > 0,05$). Estudios sobre sistemas sociales en esta especie son necesarios a fin de comprender en profundidad los patrones observados.

MARCO TEÓRICO

Un elemento clave de la ecología espacial es el estudio de las áreas que los individuos utilizan en el transcurso de sus vidas (Garshelis, 2000). El espacio que los individuos utilizan para llevar a cabo sus ciclos de vida, se conoce como área vital, área de actividad o dominio vital (Rose, 1982). El tamaño del área vital representa la mínima área en la cual los individuos pueden acceder a todos los recursos necesarios para su supervivencia, incluyendo alimento, agua, parejas, nidos y refugios (Stamps, 1983; Christian & Waldschmidt, 1984; Wone & Beauchamp, 2003). Los patrones de área vital son considerados también, indicadores de las preferencia por determinados recursos (Perry & Garland Jr, 2002) y son de gran importancia para comprender sistemas sociales (Stone & Baird, 2002).

Como los sistemas sociales que desarrollan los grupos, son dinámicos, es común que el área vital cambie dependiendo la densidad poblacional, la abundancia y distribución de alimentos y predadores, el clima y muchos otros factores (Lott, 1991). Adicionalmente, el área vital y el solapamiento de las áreas vitales entre individuos puede variar con la edad, el sexo y las diferentes clases/jerarquías de individuos (Stamps, 1977; Baird *et al.*, 1996; Sinervo & Lively, 1996; Eadie & Fryxell, 1992).

Muchos de los estudios sobre área de actividad y sistemas sociales fueron realizados principalmente en el hemisferio norte y Australia (Christian & Waldschmidt, 1984; Martins, 1994; Perry & Garland Jr, 2002). Mientras que para Sudamérica, este tipo de investigaciones estuvieron focalizadas principalmente en especies del género *Liolaemus*. Dentro de este gran grupo, las especies chilenas han sido las más estudiadas (Jaksic & Nuñez, 1979; Jaksic *et al.*, 1980; Fuentes, 1981; Medel *et al.*, 1988; Jaksic, 2001; Schulte II *et al.*, 2004), mientras que las especies argentinas han sido poco estudiadas en relación a su diversidad específica (Simonetti & Ortiz, 1980; Halloy,

1996; Halloy & Robles, 2002; Frutos *et al.*, 2007). Existen también estudios para la lagartija arenícola brasilera, *Liolaemus lutzae* (Rocha, 1999).

Con respecto a la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*), no existe al momento información sobre los patrones de área de actividad ni sobre la organización social. Sin embargo existen algunos indicios indirectos que sustentarían la existencia de territorialismo, sobre todo en los machos de esta especie. Entre las pruebas que respaldarían esta hipótesis se encuentran las diferencias de tamaño entre los individuos, siendo los machos mayores que las hembras (Vega, 1997), y el modo de alimentación del tipo sentarse-y-esperar (Vega, 2001), característico de las especies territoriales (Stamps & Beuchner, 1985).

OBJETIVOS

1. Estudiar los patrones de área vital en una población de *L. multimaculatus* que habita en la reserva provincial Mar Chiquita, Buenos Aires..
2. Estimar el grado de solapamiento en el área vital entre diferentes categorías de individuos.
3. Evaluar la existencia de diferencias entre sexos en cuanto a los patrones de área vital.

HIPÓTESIS

Se plantea como hipótesis, que los patrones de área vital varían entre categorías de individuos. Esta hipótesis predice que:

- a. los machos poseen áreas vitales mayores que las hembras;
- b. existe una relación entre el tamaño de los individuos y el tamaño del área vital, y;
- c. el solapamiento es menor entre machos que entre hembras.

MÉTODOS

Área de Estudio y período de muestreo

El área de estudio comprendió un sector de 80 ha de dunas costeras localizadas dentro de la Reserva Provincial de Mar Chiquita (37° 37' S – 57° 16' W). En área núcleo de estudio se ofrece una descripción detallada sobre los hábitats y microhábitats presentes en el sector estudiado. Los muestreos fueron desarrollados durante Enero y Febrero de 2006 y 2007, a partir de las 11:00 AM, coincidiendo con el pico de actividad para esta especie (Vega *et al.*, 2000), y se extendieron aproximadamente hasta las 16:00 PM.

Muestreos

Para detectar a las lagartijas, se utilizó un muestreo por encuentro visual, el cual permite explorar extensivamente todos los microhábitats de un área (Crump & Scott, 1994). Las lagartijas fueron capturadas manualmente, marcadas utilizando un código individual por ectomización de falanges (Woodbury, 1956), el cual consiste en remover el tercio distal de la falange superior, con tijeras de disección. Luego de que las marcas fueran cicatrizadas, se liberó a los individuos en el punto de captura. Estas marcas no poseen efectos secundarios importantes en lagartos terrestres (Bórges-Landáez & Shine, 2003; Paulisen & Meyer, 2008), son permanentes, y son difícilmente sobre o sub observadas, satisfaciendo los supuestos del método. Por cada lagartija hallada se registró el punto exacto en el cual fue localizada, previo a cualquier movimiento, con un GPS Garmin ETREX. Luego se capturó al individuo y se registró el sexo, tamaño y número de marca. La determinación sexual estuvo basado en caracteres sexuales secundarios (Ceï, 1993), mientras que para el tamaño se tuvo en cuenta la longitud hocico cloaca (LHC), medida con calibre (precisión de 0,05 mm).

Área de actividad

El área de actividad se calculó utilizando el método del mínimo polígono convexo (MPC). Este método posee ciertas ventajas con respecto a otros métodos estadísticos debido a que es simple de calcular, es exacto cuando se cuenta con un número adecuado de observaciones, y se basa en el número real de observaciones de los individuos. Otras ventajas de este método son que no realiza ningún supuesto *a priori* acerca del patrón de uso del espacio de los individuos (Haenel *et al.*, 2003) y, debido a su amplio uso, permite comparaciones con otras especies citadas en la literatura (Hayne, 1949; Rose, 1982),

Se construyeron curvas de áreas entre el número de detecciones y el tamaño del área de actividad acumulada para el promedio de todos los individuos, a fin de encontrar el mínimo número de detecciones necesario para construir modelos robustos de MPC. Los datos fueron ajustados con una regresión curvilínea ($y = b_0 + b_1 / x$; $P < 0,05$). El modelo mostró que para un promedio de siete detecciones se estaría explicando aproximadamente un 80 % del total del área de actividad calculada. Teniendo en consideración estos valores, solo se trabajó con individuos que contaran con un número considerable de detecciones, cercano al valor de siete (8 ± 3 detecciones en promedio \pm DS por lagartija, y 67 % de las lagartijas con siete o más detecciones). También se calculó el solapamiento entre áreas de actividad entre individuos *vs* total de individuos; machos *vs* machos; machos *vs* hembras; hembras *vs* hembras y hembras *vs* machos. Los datos fueron analizados utilizando el programa BIOTAS. Todos los análisis se desarrollaron en forma paralela considerando dos grupos de sets de datos: a) el grupo uno incluyó a todos los individuos, y; b) en el grupo dos se descartaron a aquellos individuos con valores extremos de área vital, o sea, aquellos con valores extremadamente mayores en relación al promedio.

Los valores promedio del área de actividad y el solapamiento fueron comparados entre machos y hembras utilizando tests nulos con 10.000 permutaciones (a través del programa Rndom Express V2S). La relación entre el tamaño del área de actividad y la LHC fue evaluada con un test nulo con 10.000 permutaciones, usando el programa Rndom Express VPC. Se seleccionaron test nulos sobre estadísticos paramétricos debido a las razones anteriormente citadas (ver descripción en capítulos anteriores).

RESULTADOS

El promedio \pm DS del área de actividad, considerando al primer grupo de individuos (es decir, considerando a todos los individuos) fue de $45,90 \pm 74,37 \text{ m}^2$ ($n = 60$; rango entre 4 y 468 m^2). Teniendo en cuenta solamente a los machos, el tamaño promedio del área de actividad fue de $39,87 \pm 79,57 \text{ m}^2$ ($n = 24$; rango entre 3,96 y 290 m^2), mientras que para las hembras solamente, el tamaño promedio del área de actividad fue de $54,96 \pm 66,41 \text{ m}^2$ ($n = 36$; rango entre 3,96 y 468 m^2).

El tamaño del área de actividad no mostró diferencias significativas al comparar entre machos y hembras (T-test de Student = 15,085; $P = 0,49$; para 10.000 permutaciones). Tampoco se hallaron relaciones significativas entre el tamaño de los individuos (LHC) y el tamaño del área de actividad ($r = 0,13$, $P = 0,41$; para 10.000 permutaciones, Fig. 1).

Un análisis *a posteriori* reveló que la causa del gran DS observado fue debido a unos pocos individuos que mostraron áreas de actividad significativamente mayores al promedio observado, superando los 100 m^2 (Fig. 1).

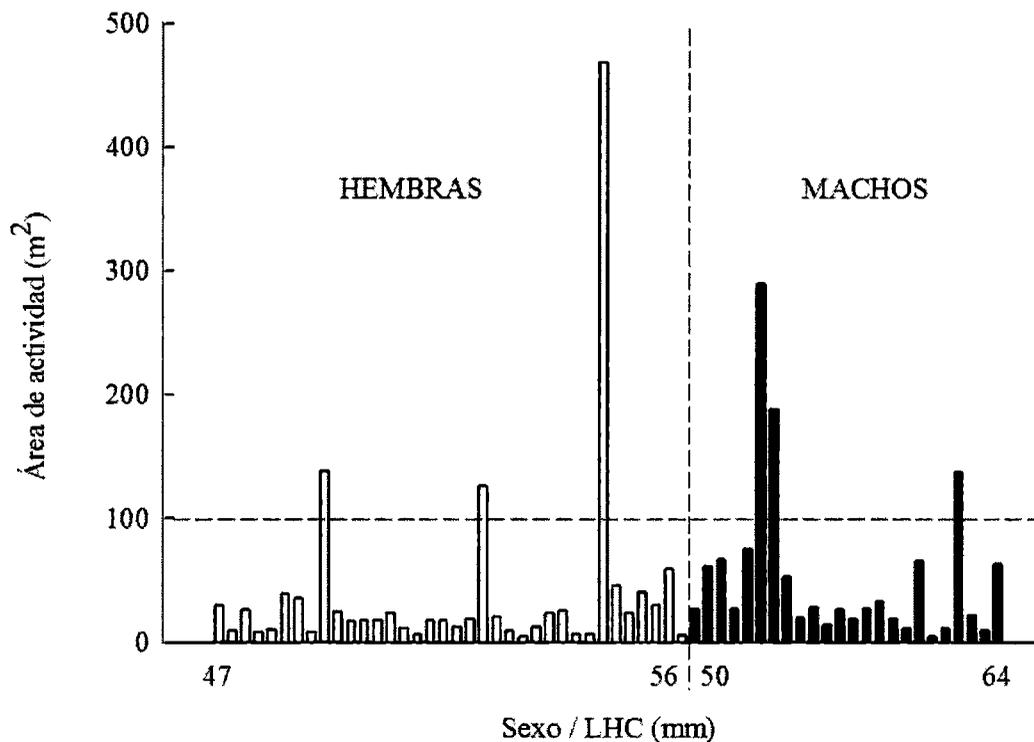


Figura 1. Área de actividad en la Lagartija de las dunas. Columnas blancas representan individuos hembras, mientras que columnas negras representan individuos machos. Los individuos se encuentran ordenados secundariamente por su LHC. Se resaltan algunos individuos con áreas de actividad mayores a los 100 m².

En el caso de las hembras, solamente un 8 % de los individuos mostró áreas de actividad mayores a los 100 m² (con un promedio de 244 m², n = 3), mientras que para los machos el porcentaje fue del 14 % (con un promedio de 205 m², n = 3).

Considerando solamente al segundo grupo de individuos, o sea, aquellos individuos con áreas de actividad menores a los 100 m², los valores fueron más precisos para ambos, hembras (21,31 ± 17,59 m²) y machos (33,52 ± 24,62 m²). Teniendo en cuenta estos valores, un test nulo con 10.000 permutaciones, mostró diferencias significativas entre machos y hembras (T-test de Student = 12,21; P = 0,04).

Los valores de solapamiento fueron altos en todos los casos (entre 22 y 58 %; Fig. 2). Los valores de solapamiento entre machos y hembras no mostraron diferencias significativas (P > 0,05; para 10.000 permutaciones, en todos los casos).

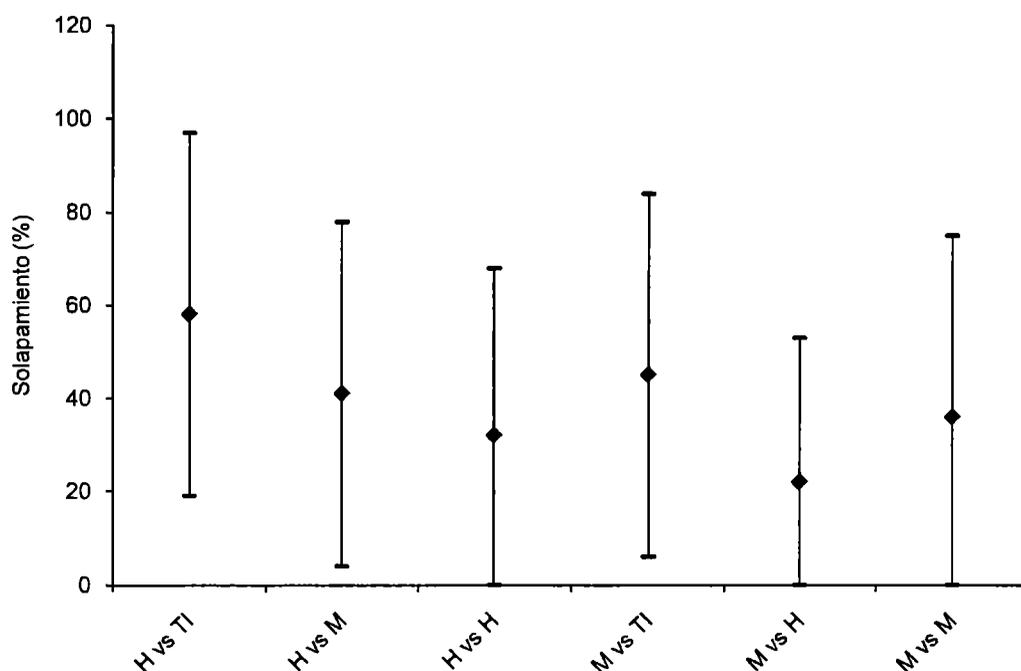


Figura 2. Solapamiento de las áreas de actividad entre diferentes categorías de individuos. Los datos representan el promedio \pm DS del porcentaje de solapamiento entre cada par de categorías. H: hembras, TI: total de los individuos, M: machos.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Con respecto a la hipótesis planteada se puede confirmar que los datos contradicen a la segunda y tercera predicciones. Es decir que no se hallaron relaciones entre el tamaño de los individuos y el tamaño del área de actividad. Tampoco se hallaron diferencias en cuanto a solapamiento entre machos y hembras. Con respecto a la primera predicción, es decir, la que propone diferencias entre sexos, es necesario un tratamiento especial, ya que se obtienen resultados diferentes de acuerdo al enfoque utilizado, es decir, al grupo de individuos analizados (ver discusión más adelante). En tal caso, la primera predicción queda irresuelta hasta que se obtenga información auxiliar. En base a los resultados obtenidos hasta el momento, se desconoce si realmente

existen diferencias significativas en cuanto al tamaño del área vital entre individuos de diferente sexo.

El promedio \pm DS de los tamaños de área de actividad fue diferente considerando los dos grupos de individuos. Estas diferencias fueron mayores para las hembras, principalmente debido a un individuo que mostró un área de actividad de 468 m². Si consideramos al segundo grupo de individuos analizados, los resultados muestran similitudes con estudios desarrollados en la lagartija arenícola brasilera *L. lutzae*, para la cual se obtuvieron valores de área de actividad de $59,8 \pm 33,7$ m² (solamente 1,50 unidades mayor que *L. multimaculatus*) para individuos machos, y $22,3 \pm 16,1$ m² para individuos hembras (solamente 1,05 unidades mayor que *L. multimaculatus*) (Rocha, 1999). Otros valores conocidos de área de actividad para especies del género *Liolaemus* en Argentina fueron: a) *Liolaemus koslowsky*, la cual mostró valores de $140 \pm 125,3$ m² para machos, y $25,0 \pm 28,3$ m² para hembras (Frutos, 2001); b) *Liolaemus melanops*, la cual mostró valores de $70,91 \pm 37,4$ m² para machos, y $42,1 \pm 51,3$ m² para hembras (Frutos *et al.*, 2007), y; c) *Liolaemus quilmes*, la cual mostró valores de $132,2 \pm 82,7$ m² para machos, y $29,2 \pm 9,5$ m² para hembras. Los valores encontrados en *L. lutzae* resultaron ser los más aproximados con respecto a *L. multimaculatus*. Esta semejanza podría estar relacionado con la similitud que presentan estas dos especies en cuanto a los hábitats que ocupan. El análisis para el grupo dos mostró valores más precisos para la Lagartija de las dunas y podría ser el análisis más aproximado si se tienen en cuenta los posibles hábitos territoriales de esta especie y la consecuente existencia de jerarquías sociales, las cuales quedarían sub o sobre-valoradas al incluir a todos los individuos en un mismo análisis.

Todos los estudios realizados en especies del género *Liolaemus* muestran valores altos de SD. Teniendo en cuenta las observaciones realizadas en *L. multimaculatus*, es posible que una causa de tal efecto se encuentre relacionada con el sistema social, al

promediar individuos de diferentes jerarquías en un mismo análisis (individuos dominantes y recesivos). Dependiendo de los requerimientos tanto de espacio como de recursos clave en el medio, el comportamiento social puede variar desde la defensa exclusiva de áreas (= territorios), hasta la formación de jerarquías sociales (Alberts, 1993). Estudios realizados en *Chamaeleo chamaeleon* han demostrado que individuos de la misma especie pueden mostrar diferentes patrones de tamaños de áreas de actividad. En algunos casos, los individuos machos protegen áreas definidas en el espacio y en el tiempo (Cuadrado, 1999), mientras que en otros casos, los machos pueden proteger una hembra y, por esta razón, el área protegida puede variar en el espacio y en el tiempo dependiendo de los movimientos de tal hembra (Cuadrado, 2001). En el presente estudio, un pequeño número de individuos de ambos sexos mostró un área de actividad mayor (en algunos casos hasta en 10 unidades) con respecto a la mayoría de los individuos. Varias explicaciones resultan posibles: a) que las áreas de actividad mayores se correspondan con individuos más débiles (dentro de un contexto social jerárquico), los cuales son expulsados de diversos sitios por individuos dominantes o más fuertes; b) un factor relacionado con la edad, en el cual ciertos individuos adultos tempranos se desplazarían sobre amplias áreas en busca de un territorio adecuado, evitando a machos más agresivos, o; c) eventos de predación que podrían expulsar a ciertos individuos de sus áreas núcleo (en este quedaría incluida la actividad humana). Estudios de telemetría permitirán comprender las principales causas de estas diferencias en la Lagartija de las dunas.

El tamaño del área de actividad de machos y hembras no mostró diferencias en el análisis para el grupo uno, pero sí mostró diferencias en el análisis para el grupo dos. El resultado para el primer grupo mostró similitudes con los resultados obtenidos en *L. melanops*, mientras que el análisis para el segundo grupo se condice con lo observado en *L. lutzae*; *L. koslowsky* y *L. quilmes*. Es posible que el análisis para el grupo dos se

encuentre mas en concordancia con la biología de la Lagartija de las dunas, basado tanto en su posible comportamiento territorial, como en los resultados observados para *L. lutzae*, la cual posee hábitos muy similares a *L. multimaculatus*. Como se ha visto en otras especies de lagartos (Perry & Garland Jr, 2002), es esperable que los machos dominantes necesiten un área de actividad mayor con respecto a las hembras que les permita cubrir sus requerimientos energéticos (mayores tanto por su mayor actividad como también, en determinados casos, por su mayor tamaño), así como también el encuentro con parejas. Sin embargo, información auxiliar es necesaria para verificar esta hipótesis en *L. multimaculatus*.

El tamaño de los individuos se encuentra generalmente relacionado con el tamaño del área de actividad, debido a que individuos de mayor tamaño poseen mayores requerimientos energéticos (Haenel *et al.*, 2003). Sin embargo, no se halló evidencia de tal relación en *L. multimaculatus*. Tampoco se observaron correlaciones entre tamaño de los individuos y tamaño del área de actividad en las especies cogenéricas *L. melanops* (Frutos *et al.*, 2007) y *L. koslowsky* (Frutos, 2001). Similarmente a lo que ocurre en otras especies, en estos casos, la jerarquía de los individuos podría estar resultando más importante con respecto al tamaño del área de actividad, que los requerimientos energéticos (Perry & Garland Jr, 2002), pudiendo no existir una relación entre el grado de dominancia social y el tamaño de los individuos. Otra explicación, al menos en el caso de la Lagartija de las dunas, podría estar relacionada con el hecho de que la disponibilidad de alimentos podría no ser un factor limitante de los patrones espaciales (Vega, 2001).

El grado de solapamiento fue alto en todos los casos testeados, y no se observaron diferencias entre patrones de solapamiento de machos y hembras. Solapamientos importantes entre individuos fueron registrados en otras especies de lagartos (Kerr & Bull, 2006). En esos casos, los mismos se encontraron relacionados

con el comportamiento territorial, las jerarquías sociales y la defensa de áreas (Kaufmann, 1983; Kaufmann, 1983; Halloy & Robles, 2002). Los resultados observados en las hembras de *L. multimaculatus* difieren de lo observado en *L. lutzae* (Rocha 1999), *L. melanops* (Frutos *et al.*, 2007), *L. quilmes* (Halloy & Robles, 2002) y *L. koslowskyi* (Frutos, 2001), en donde se encontró que el solapamiento entre hembras fue bajo. Por el contrario, en el caso de los machos de *L. melanops*, el solapamiento fue alto, similar a lo ocurrido en *L. multimaculatus*. Este patrón podría estar relacionado con una baja intensidad de defensa del área de actividad, al menos durante la temporada post reproductiva, en relación a un posible uso diferencial del espacio dependiendo del período del año, lo cual ya se ha observado en otras especies de reptiles (Ferner, 1974; Wone & Beauchamp, 2003). Otro factor que podría estar afectando el grado de solapamiento observado, en *L. multimaculatus* sería el bajo porcentaje de microhábitat disponible en el área de estudio (ver capítulos I y III), lo cual promovería a los machos a solapar sus áreas de actividad.

Los resultados del presente capítulo concuerdan en general, con los patrones predichos para lagartos de tamaño mediano a pequeño (Christian & Waldschmidt, 1984). Debido a que *L. multimaculatus* es una especie insectívora con un comportamiento del tipo sentarse-y-esperar (Vega, 2001), no necesitaría desplazarse sobre grandes áreas para hallar alimento. Esto último reduciría el tamaño del área necesaria para sobrevivir. Sin embargo, algunos individuos de *L. multimaculatus* contradicen esta afirmación, presentando áreas de actividad amplias. Estudios sobre el sistema social en esta especie son necesarios para comprender los patrones y las diferencias observadas.

MÓDULO II

DINÁMICA POBLACIONAL DE LA LAGARTIJA DE LAS DUNAS

CAPÍTULO V

DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LA DENSIDAD Y TAMAÑO POBLACIONAL

RESUMEN - El estudio de la abundancia de las poblaciones animales engloba en cierta medida, la parte más esencial de toda la ecología animal. El objetivo general de este capítulo fue el de estimar el tamaño poblacional de la Lagartija de las dunas así como también evaluar las variaciones espacio-temporales de los valores de densidad en esta especie. Se planteó como hipótesis general la existencia de diferencias en cuanto a la densidad en un gradiente espacial. El estudio se desarrolló en tres sectores de dunas de la costa bonaerense: la reserva Mar Chiquita, la reserva Arroyo Zabala y el balneario Marisol. Para la estimación de densidad se aplicaron muestreos de distancia y de captura-recaptura. La densidad promedio observada en los diferentes sectores y años varió entre 3,6 y 5,9 individuos por hectárea, y no mostró diferencias significativas a nivel espacial (ni local ni regionalmente, $P > 0,05$). Tampoco se observaron variaciones anuales entre los valores de densidad observados durante los años 2007 y 2008. Con respecto al tamaño poblacional, la reserva Mar Chiquita (con aproximadamente 3080 ha) estaría protegiendo una población de 13.300 individuos en promedio. Mientras que, en las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires (aproximadamente 50.523 ha), el número de individuos de esta especie sería de al menos 126.308 individuos. Los resultados del presente estudio representan la primera estimación de densidad y tamaño poblacional para la Lagartija de las dunas, mostrando bajas densidades para la especie.

MARCO TEÓRICO

Debido a la posición intermedia que tienen las poblaciones, en cuanto a los niveles de integración de la materia, tanto inferiores (individuos), como superiores (comunidades, ecosistemas, etc.) y, debido a las íntimas relaciones que mantiene con los mismos, los estudios de distribución y abundancia de las poblaciones animales, engloban en cierta medida, la parte más esencial de toda la ecología animal (Rabinovich, 1980). Incluso se puede ser más estricto y reducir la parte más fundamental de la ecología de poblaciones animales, a un problema de abundancia, considerando la ausencia como una abundancia nula (Rabinovich, 1980). Es por ello que la abundancia poblacional es un importante indicador de una serie de problemas ecológicos, tanto de carácter físico del ambiente, como históricos, como de sus relaciones con otras poblaciones, a la vez que resulta clave para interpretar la dinámica y viabilidad de la población (Rabinovich, 1980; Miller & Lacy, 2005).

La importancia del conocimiento de la abundancia no se restringe al campo de la ecología tradicional sino que también resulta clave como punto de partida para los estudios enmarcados en biología de la conservación (Zug *et al.*, 2001). Posiblemente uno de los mayores obstáculos en detectar la declinación de ciertas especies, es la ausencia de estudios acerca del estado de sus poblaciones, basados en información sobre tendencias poblacionales (Pechman & Wilbur, 1994). Esto se ve acentuado especialmente para muchas especies amenazadas o raras (Funk *et al.*, 2003; Gaston, 1994). Por lo tanto, el desarrollo de monitoreos poblacionales bien diseñados, orientados a estimar parámetros de interés en el espacio y en el tiempo, resultan necesarios (Thompson *et al.*, 1998). Uno de los principales parámetros de interés en programas de monitoreo es usualmente la abundancia (el número absoluto de individuos) o la densidad (el número de individuos por unidad de área). Una estimación precisa de la densidad en animales es un requerimiento básico tanto para estudios de

ecología como para manejo y conservación (Krebs, 1999; Zug *et al.*, 2001). Esto se debe, en parte, a que la densidad se encuentra relacionada con la variabilidad genética y consecuentemente, con la susceptibilidad de una población o una especie de extinguirse (Pough *et al.*, 2004; Soulé, 1976; Zug *et al.*, 2001). En este marco, resulta importante seleccionar un método apropiado para estimar la densidad, siendo las mejores estimaciones, aquellas que son al mismo tiempo precisas y no sesgadas (Thompson *et al.*, 1998). Una falta de precisión, manifestada como una medida de dispersión elevada de los valores promedios, reduce el poder del análisis. Mientras que una estimación consistentemente sesgada, no reducirá el poder pero puede simplemente arrojar un valor sub o sobre-estimado de densidad.

Para la mayoría de las especies de lagartos sudamericanos no existe información acerca de la densidad y/o el tamaño poblacional, y poco es lo que se conoce acerca de cuál/es son los mejores métodos para estimar densidad y/o abundancia. Estudios previos (desarrollados principalmente en el hemisferio norte) han utilizado y evaluado una variedad de métodos para estimar número de lagartos, incluyendo conteos directos o por rastros (Beauchamp *et al.*, 1998; Rorabaugh *et al.*, 1987; Turner & Medica, 1982), análisis de captura-recaptura (Boyarski, 2001), y más recientemente, métodos de distancia (Grant & Doherty Jr., 2005). Los conteos por rastros no producen estimaciones que puedan ser correlacionadas con el número real de individuos (Beauchamp *et al.*, 1998). Por lo tanto, las estimaciones basadas en conteos directos de individuos producirán valores más precisos que aquellas basadas en el conteo de rastros. Los conteos directos, sin embargo, fallan al no incluir la probabilidad de detección en sus estimaciones, resultando en sesgos y resultados algo engañosos (Anderson, 2003; Thompson *et al.*, 1998; Williams *et al.*, 2002). Los modelos que incluyen múltiples capturas y recapturas (Otis *et al.*, 1978) y los métodos de distancia (Buckland *et al.*,

2001), en contraste, son técnicas ampliamente utilizadas para estimar densidad, las cuales toman en cuenta las diferencias en la detectabilidad de los individuos.

Actualmente no existe información sobre densidad ni tamaño poblacional para la Lagartija de las dunas (*L. multimaculatus*). Sin embargo, estudios realizados sobre una población que habita en la localidad de Rocas Negras, Mar del Sud, provincia de Buenos Aires (38°21' S, 57°59' W), documentó una reducción significativa de la abundancia poblacional de esta especie, en un período de 10 años. Probablemente, esta reducción, estaría relacionada con el impacto producido por la construcción de una carretera que atravesara el área donde vivían esta y otras especies de lagartijas arenícolas, con la consecuente reducción de hábitats (Vega *et al.*, 2000). Considerando esta información, la densidad representaría un buen indicador del estado de salud de las poblaciones de esta especie, en relación con la disponibilidad de microhábitats aptos para su supervivencia. Por lo tanto, y teniendo en cuenta el fuerte disturbio al que se encuentran actualmente sometidos los hábitats ocupados por la Lagartija de las dunas (Chevez & Kacoliris, 2008), resulta sumamente importante, y es objetivo general del presente capítulo, realizar un análisis detallado de la densidad de las poblaciones naturales de *L. multimaculatus* y de los factores principalmente espaciales que puedan estar relacionados con la misma.

OBJETIVOS

1. Evaluar la efectividad relativa de los métodos de captura-recaptura y de distancia, para estimar densidad en esta especie.
2. Obtener estimaciones precisas de densidad representativas de las dos grandes Barreras medanosas de la provincia de Buenos Aires.
3. Comparar los valores de densidad observados en diferentes regiones de dunas de la provincia de Buenos Aires.

4. Evaluar el efecto espacial, en sentido mar-continente (teniendo en cuenta los diferentes tipos de hábitats), sobre la densidad.
5. Evaluar el efecto de las diferencias en la disponibilidad de microhábitats aptos para la especie, sobre la densidad.
6. Evaluar la existencia de variaciones anuales en los valores de densidad.
7. Utilizar los resultados obtenidos para estimar el tamaño poblacional de esta especie en todo su rango de distribución a lo largo de la Provincia de Buenos Aires.

HIPÓTESIS

1. Existe un efecto espacial sobre la densidad de esta especie. Esta hipótesis predice una reducción de la densidad en sentido mar-continente.
2. Existen diferencias en la densidad entre sectores de dunas con diferentes proporciones de tipos de hábitats. Esta hipótesis predice que sectores con mayor proporción de sectores vegetados tendrán una mayor densidad.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se desarrolló en tres sectores de dunas representativos de las dos grandes barreras medanosas de la costa bonaerense: 1) reserva provincial Mar Chiquita ($37^{\circ} 37' - 57^{\circ} 16'$), durante los años 2007 y 2008; 2) balneario Marisol ($38^{\circ} 56' - 60^{\circ} 35'$), durante el año 2008, y; 3) reserva provincial Arroyo Zabala ($38^{\circ} 44' - 59^{\circ} 23'$), durante el año 2009. Las principales características de estos sectores se resumen en la Tabla 1.

Tabla 1. Características principales de los sectores muestreados. Prov. = provincial; Munic. = municipal

	Barrera medanosa	Área (ha)	Categoría	Disturbio
Mar Chiquita	oriental	3080	Reserva Prov.	Bajo
Arroyo Zabala	austral	800	Reserva Prov.	Bajo-medio
Marisol	austral	≈5000	Dominio Munic.	Medio

La categoría Disturbio se caracterizó en forma relativa y estuvo basada principalmente en el grado de desarrollo urbano, el nivel de protección del área y la presión de turismo actual desarrollada sobre los respectivos sectores.

ANÁLISIS DE LA DENSIDAD

Para la estimación de densidad se aplicaron métodos de distancia y de captura-recaptura. Ambas técnicas han sido utilizadas previamente con éxito en estudios sobre varias especies de lagartos terrestres (Boyarski, 2001; Dickinson & Fa, 2000; Dickinson *et al.*, 2001; Grant & Doherty Jr., 2005). Ambos métodos fueron desarrollados conjuntamente entre los meses de Enero y Febrero, durante dos años consecutivos (2007 y 2008). También se realizó un muestreo de distancia durante el mes de Diciembre de 2008 (Balneario Marisol, partido de Coronel Dorrego) y otro muestreo durante el mes de Febrero del año 2009 (reserva provincial Arroyo Zabala). Los muestreos fueron realizados bajo condiciones climáticas similares: días calurosos, cielo despejado, vientos leves a moderados, y sustrato seco (con un retraso mínimo de al menos 24 horas entre muestreos, luego de una lluvia). En todos los casos, los muestreos comenzaron aproximadamente a las 11:00 AM, coincidiendo con el período de máxima de actividad para esta especie (Vega *et al.*, 2000), y se extendieron hasta aproximadamente las 16:00 PM, horario en que la actividad comienza a disminuir. En días de calor extremos se optó por dejar un lapso de al menos dos horas durante el

mediodía, realizando un muestreo bimodal (a la mañana y a la tarde), coincidiendo con los patrones de actividad diarios de la especie (Vega, 2001).

Métodos de distancia

Para los métodos de distancia se utilizó un diseño de muestreo consistente en una grilla de transectas dispuestas en forma sistemática, paralelas a la línea de costa, sobre un área de 1300 ha, en el caso de la Reserva Mar Chiquita; 1000 ha, en el caso del Balneario Marisol y 800 ha, en el caso del Reserva Arroyo Zabala. Para cada sector se establecieron entre cuatro y siete grillas de transectas separadas entre sí por una distancia de 1 km. Cada grilla estuvo compuesta por entre cuatro y seis transectas paralelas de 1000 m cada una (lo cual suma un total de entre 24 y 38 transectas por sector y año muestreados). Las transectas estuvieron separadas por una distancia de 250 m entre paralelas, a fin de asegurar la independencia de las mismas. Durante cada muestreo, dos observadores caminaron a lo largo de la línea central de cada transecta registrando la distancia perpendicular (con un nivel de precisión de 1 cm) de cada lagartija detectada, con respecto a la línea central. Un tercer observador caminó 15 m por detrás de los dos primeros, enterrando y arrastrando sus pies en la arena a fin de ayudar a detectar cualquier lagartija que, por hallarse enterrada, pudiera evadir ser detectada por parte de los dos primeros observadores. El punto de partida de cada muestreo, sobre las transectas, fue determinado en forma aleatoria. El esfuerzo aplicado fue, en promedio, 30 días-persona, en cada muestreo.

Los muestreos por distancia poseen tres supuestos principales que deben ser verificados (Buckland *et al.*, 2001). El más importante de ellos es que la probabilidad de detección de individuos sobre la línea central debe ser igual a uno ($g_{(0)} = 1$). Los otros dos supuestos son que los individuos son detectados en su posición original (previo a cualquier movimiento de los mismos), y que las medidas de distancia son registradas en

forma exacta. El comportamiento de escape de esta especie promueve su detección, debido a que los individuos tienden a correr ante la presencia de un predador potencial (como el caso de un observador), aun si se encuentran enterradas. Durante los muestreos, la responsabilidad del tercer observador fue la de asegurar que todos los individuos sobre la línea central fueran detectados. Se definió como línea central al área comprendida dentro de una distancia menor a 100 cm desde la línea central de cada transecta. Para verificar el supuesto de $g_{(0)} = 1$, se realizó una comparación con un valor de densidad obtenido a partir de una muestra independiente, siguiendo lo propuesto en Funk *et al.* (2003). El valor de densidad independiente se obtuvo a partir del método de captura-recaptura (el cual se describe en detalle adelante). Luego se comparó esta estimación independiente, con el valor de densidad de lagartijas observadas sobre la línea central de un grupo de 38 transectas. Esta comparación partió del supuesto de que el valor obtenido a partir del método de captura-recaptura representa una estimación no sesgada de la densidad. Considerando este supuesto, si todas las lagartijas sobre la línea central son detectadas, los valores de densidad provenientes de ambos métodos deberían ser significativamente similares. Una comparación entre tales valores de densidad, demostró la no existencia de diferencias (T-test de Student = -0,54, g.l. = 37, 14; $P > 0,05$), verificando de esta manera el supuesto de $g_{(0)} = 1$.

Para corroborar el supuesto de detección de los individuos en su posición original, se utilizó el criterio de forma, basado en el análisis de histogramas de distancia (Buckland *et al.*, 2001). Se construyeron histogramas para determinar la posible existencia de falta de observaciones a la distancia cero. Los gráficos mostraron la característica curva con hombro (es decir con mayor cantidad de detecciones a distancias cercanas), sugiriendo que las lagartijas fueron detectadas en su posición original (Fig. 1 A, B, C, D). A partir de estos histogramas, se pudo detectar también, la existencia de valores extremos (o sea, valores con baja frecuencia de detecciones), a

distancias alejadas, debido a lo cual se optó por desarrollar un troncado derecho, descartando el 5 % de los valores extremos, a fin de obtener un mejor ajuste de los datos a los modelos de distancia. Estos ajustes fueron desarrollados siguiendo las recomendaciones de Buckland *et al.* (2001).

Se testeó el ajuste de los datos de cada muestreo a los tres principales modelos de distancia: Half-normal coseno, Uniforme simple polinomial y Hazard-rate coseno, utilizando un test de Chi-cuadrado, para una significancia del 95 %. Valores significativos de *P* podrían estar indicando un pobre ajuste de los datos al modelo. En base a esto, se tuvieron en cuenta solo aquellos modelos que mostraron un buen ajuste y, de entre estos, se seleccionó el mejor, sobre la base del Criterio de Información de Akaike (AIC). El AIC evalúa modelos en términos de parsimonia y ajuste a los datos (Akaike, 1973). Tanto el diseño de muestreo como el análisis de los datos se efectuó siguiendo las recomendaciones de Buckland *et al.* (2001) y utilizando el programa Distance 5.0 (Thomas *et al.*, 2006).

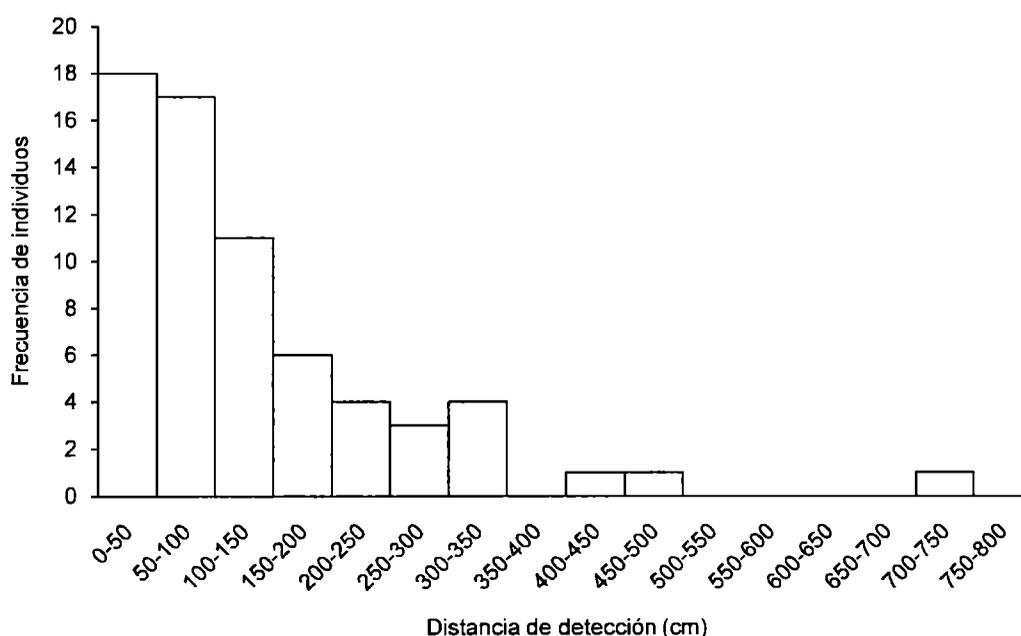


Figura 1 A. Gráfico de detecciones para la reserva Mar Chiquita, año 2007.

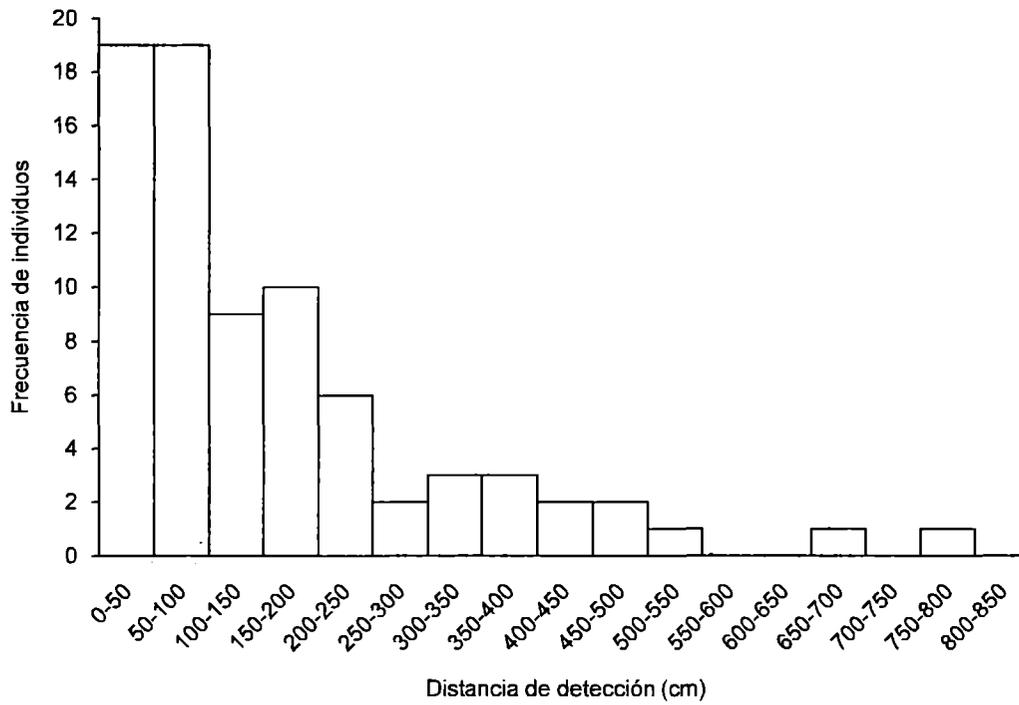


Figura 1 B. Gráfico de detecciones para la reserva Mar Chiquita, año 2008.

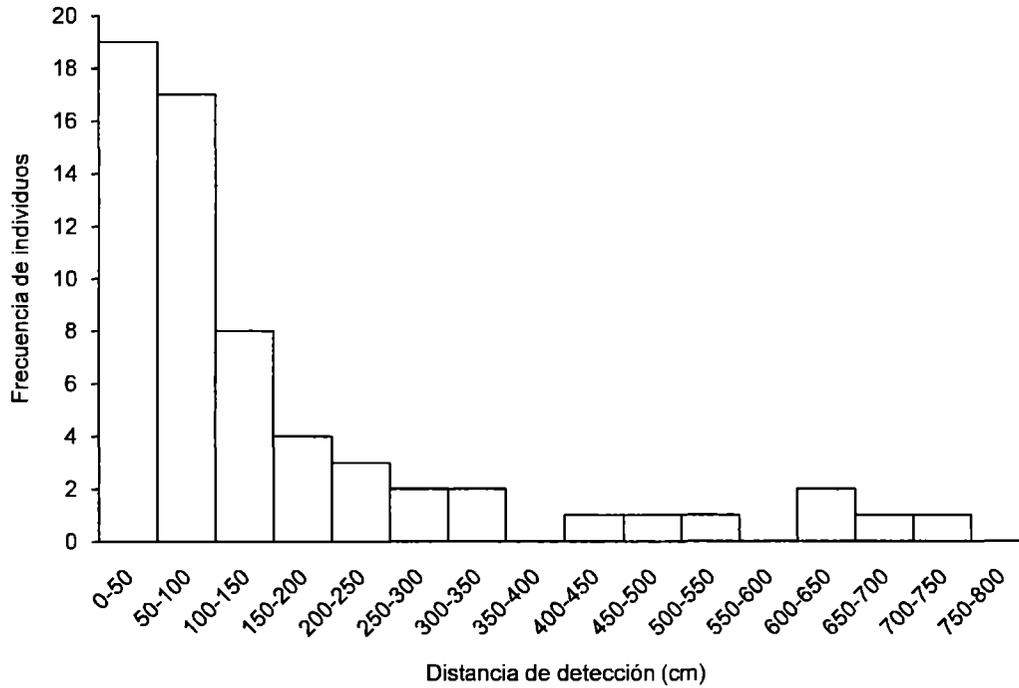


Figura 1 C. Gráfico de detecciones para el balneario Marisol, año 2008.

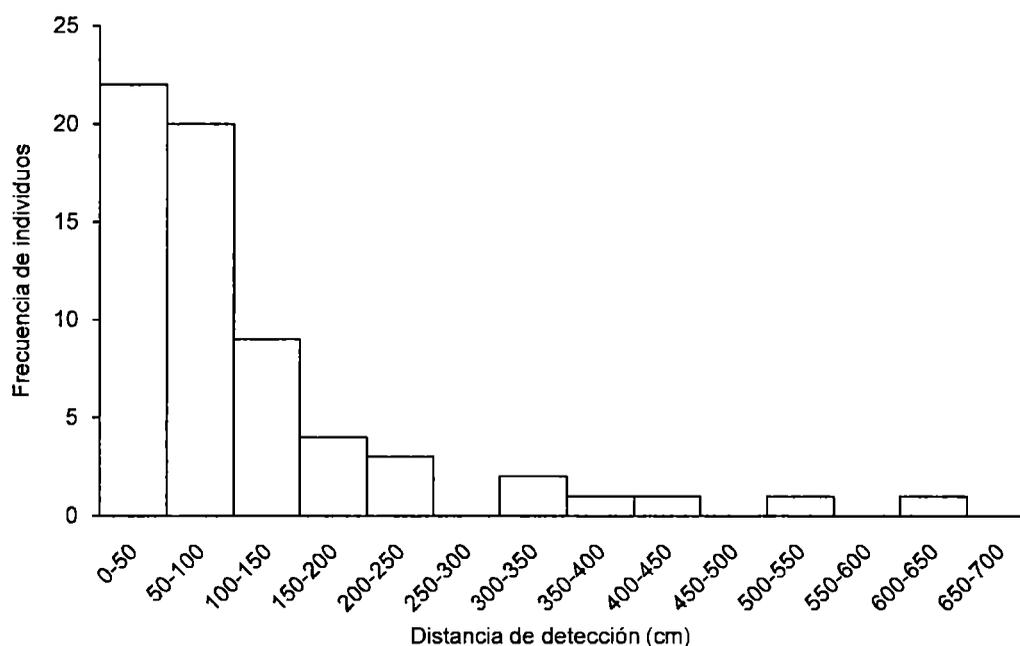


Figura 1 D. Gráfico de detecciones para la reserva Arroyo Zabala, año 2009.

Captura-recaptura

Los muestreos de captura-recaptura fueron desarrollados por un equipo de cinco personas durante 15 días en el año 2007 (60 días-persona de esfuerzo) sobre un cuadrante de 85 ha, y por un equipo de seis personas durante 15 días en el año 2008 (90 días-persona de esfuerzo) sobre un cuadrante de 75 ha. Ambos cuadrantes fueron ubicados en forma aleatoria sobre el área de estudio. El tamaño de los cuadrantes fue determinado sobre la base de la mayor área que podría ser extensivamente muestreada durante el transcurso de una sesión de muestreo. Se optó trabajar sobre un gran cuadrante antes que sobre varios cuadrantes pequeños, considerando que áreas extensas y períodos de muestreo cortos en el tiempo generalmente promueven que se cumpla el supuesto de clausura poblacional (Krebs, 1999). El esfuerzo fue incrementado durante el año 2008 a fin de obtener un número más elevado de recapturas, con respecto al año 2007. Los individuos fueron capturados en forma manual, marcados con un código individual por ectomización de falanges distales (Woodbury, 1956), el cual consistió en remover el tercio distal de las falanges con tijeras de cirugía, y, luego de que las marcas

fueran cicatrizadas, los individuos fueron liberados en el punto en donde se hallaban originalmente. Este tipo de marcas no posee efectos secundarios en lagartos terrestres (Borges-Landáez & Shine, 2003; Huey *et al.*, 1990; Paulisen & Meyer, 2008), son permanentes, y disminuyen/evitan la falsa identificación por parte de los observadores, satisfaciendo los supuestos del método de captura-recaptura (Krebs, 1999).

El método de captura-recaptura incluye dos tipos principales de modelos, conocidos como modelos abiertos y cerrados, los cuales dependen de la existencia o no de ganancias (por nacimientos o inmigración) y/o pérdidas (por muertes o emigración) significativas de individuos en la población. Estas ganancias y/o pérdidas permiten conocer si la población se asume como cerrada o abierta, al menos, durante el período de muestreo (Krebs, 1999). Los modelos de captura-recaptura cerrados, a diferencia de los abiertos, asumen que no existen cambios poblacionales significativos, durante el período en el cual se desarrolla el estudio. A pesar de que una población cerrada tanto biológica como geográficamente, no es real, en la práctica, estos modelos resultan útiles y suelen arrojar estimaciones precisas del tamaño poblacional. El objetivo final de los modelos cerrados se centra únicamente en estimar la densidad poblacional, a diferencia de los modelos abiertos que buscan, además de una estimación de la densidad, cuantificar la supervivencia de los individuos de la población. Los modelos de captura-recaptura cerrados son preferidos para estimaciones poblacionales, por sobre los modelos abiertos, ya que en muchos casos poseen mayor precisión en sus estimaciones (Otis *et al.*, 1978). Por otro lado, la heterogeneidad en las probabilidades de detección puede ser estimada con mayor eficiencia en los modelos cerrados, lo cual puede en definitiva, mejorar la estimación de densidad otorgando robustez al modelo (Stanley & Richards, 2005). Se utilizaron los tests de Otis (el cual trabaja con el estadístico Z) y Burnham and Stanley (el cual trabaja con el estadístico Chi-cuadrado) a través del programa CloseTest, a fin de evaluar el supuesto de clausura durante los muestreos de

los años 2007 y 2008. Ambos tests indicaron que, durante el periodo de muestreo (de ambos años), la población muestreada actuó como una población cerrada tanto para ganancias como para pérdidas de individuos ($Z = 0,48$ para 2007, y $Z = 0,89$ para 2008; Chi-cuadrado = 16,58, g.l.= 18, $P > 0,05$ para 2007; Chi-cuadrado = 28,83, g.l. = 21, $P > 0,05$ para 2008). Un problema con este tipo de tests es que una posible falla en el supuesto de clausura puede no ser distinguida de un cambio a nivel comportamental, o de ciertos patrones tiempo-dependientes en las probabilidades de captura. Por lo tanto, si el mejor modelo seleccionado a partir del AIC es un modelo basado en una respuesta comportamental (ver más adelante modelos de captura-recaptura utilizados), entonces el test de clausura podría no ser válido, indicando la existencia de clausura, cuando en realidad esta no existe (lo cual no ocurrió en este caso). El método de muestreo aplicado y el análisis posterior de los datos de captura-recaptura se desarrolló siguiendo las recomendaciones de Cooch & White (2004). La abundancia fue estimada utilizando el programa MARK (Cooch & White, 2004; White & Burnham, 1999) y extrapolada al área efectiva de muestreo a fin de obtener los valores de densidad.

El método analítico utilizado permitió desarrollar una serie de modelos, con el fin de detectar posibles efectos de la heterogeneidad individual, respuesta comportamental a las capturas, variaciones relacionadas al tiempo y/o combinaciones entre estas tres variables, sobre las probabilidades de captura (Otis *et al.*, 1978; Williams *et al.*, 2002). En la Tabla 2 se brinda un breve resumen sobre las características más sobresalientes de los modelos utilizados.

Tabla 2. Modelos de captura-recaptura desarrollados.

Modelo	Probabilidad de captura
M_0	Constante
M_t	Tiempo-dependiente
M_b	Con respuesta comportamental
M_h	Con heterogeneidad individual
M_{tb}	Variando por tiempo y respuesta comportamental
M_{th}	Variando por tiempo y heterogeneidad individual
M_{bh}	Variando por respuesta comportamental y heterogeneidad individual
M_{tbh}	Variando por tiempo, heterogeneidad individual y respuesta comportamental

La heterogeneidad fue modelada considerando dos grupos de individuos, como se recomienda en Pledger (2000). Se utilizó el AIC a fin de seleccionar el modelo más apropiado para cada año.

Distribución espacial y temporal de la densidad

A fin de evaluar el efecto espacial sobre la densidad se realizaron dos tipos de análisis, uno a escala local (dentro de la Reserva de Mar Chiquita) y otro a escala regional (comparando las tres áreas muestreadas de la costa bonaerense). Ambos análisis se efectuaron utilizando los valores de densidad obtenidos por medio del método de distancia, y de entre estos, se trabajó solo con los valores más adecuados, teniendo en cuenta el criterio de selección de Akaike. Para el análisis a escala local se realizaron a su vez dos tipos de análisis, uno para evaluar el efecto espacial en sentido mar-continente y otro para evaluar la existencia de un efecto en sentido paralelo a la línea de costa, entre dos cuadrantes con diferencias en cuanto al ancho del cordón de dunas y a la disponibilidad de microhábitats aptos para las lagartijas, en base a la cobertura de la vegetación (ver capítulos I y III). Para el primer análisis se estratificó el área en tres sectores de dunas: 1) sector de dunas frontales, el cual incluyó la primer transecta más cercana al mar; 2) sector de dunas intermedias-anteriores, el cual incluyó

las transectas dos y tres en sentido mar-continente, y; 3) sector de dunas intermedias-posteriores, que incluyó a partir de la transecta cuatro y hasta la seis (en área núcleo de estudio se ofrece una descripción más detallada sobre estos hábitats). Debido a que los muestreos realizados más allá de las dunas posteriores (= sector ecotonal) demostraron ausencia total de lagartijas de esta especie, los mismos no fueron incluidos en el análisis, aunque sí en los gráficos, a fin de enfatizar la tendencia observada en los valores de densidad. El segundo análisis se realizó estratificando el área en dos cuadrantes separados entre sí por 5 km de distancia. Los sectores fueron seleccionados sobre la base de sus diferencias con respecto al ancho del cordón de dunas y disponibilidad de zonas vegetadas y zonas de arena suelta. Estas diferencias están relacionadas con cambios a nivel de la dinámica de arena y consecuentemente, con la vegetación asociada a las dunas. En cada sector de dunas así como también en cada uno de los cuadrantes, se estimó la cobertura (en porcentaje de área) de microhábitats aptos para la Lagartija de las dunas (o sea, la cantidad de pastizales de baja cobertura de vegetación) sobre las transectas. El porcentaje de microhábitats aptos sobre el cuadrante 1 fue del 36 % mientras que en el cuadrante 2 fue del 49 %. Los análisis incluyeron comparaciones de valores de densidad entre sectores de dunas y entre cuadrantes (mediante un T-test de Student, para un nivel de significancia del 95 %). También se desarrolló un análisis de correlación entre valores de densidad y cobertura de microhábitats aptos, sobre los diferentes sectores de dunas. Debido a las limitaciones metodológicas al realizar un análisis de correlación con solo tres puntos, se optó por aplicar un test nulo con 10.000 permutaciones (utilizando el programa repressVPC), considerando la plasticidad metodológica que ofrece este tipo de tests (Manly, 1997).

El análisis a nivel regional incluyó las regiones de dunas ubicadas en Mar Chiquita, Marisol y Arroyo Zabala. Al igual que en el análisis a escala local, estos sectores fueron comparados entre sí, a fin de evaluar la existencia de diferencias inter-

poblacionales en los valores de densidad (utilizando un T-test de Student para una significancia de $P < 0,05$).

El efecto temporal se evaluó comparando los valores de densidad obtenidos durante dos años consecutivos (2007 y 2008) en la Reserva de Mar Chiquita, con el método de distancia. Los valores de densidad obtenidos fueron comparados mediante un T-test de Student para un nivel de significancia de $P < 0,05$.

Tamaño poblacional

Sobre la base de las estimaciones obtenidas, se realizó calculó el tamaño poblacional en cada una de las áreas, así como también en la totalidad de las dunas costeras bonaerenses. Para el cálculo del tamaño poblacional se tuvieron en cuenta los valores máximos y mínimos obtenidos a partir de ambos métodos (distancia y captura-recaptura), en el caso de la Reserva de Mar Chiquita, y sólo los de distancia, en el caso de las otras dos áreas. En cuanto a la extrapolación de los valores de densidad a los sectores de dunas de la provincia de Buenos Aires, se tuvieron en cuenta los valores promedios de los tres sectores (obtenidos a partir de los modelos más parsimoniosos y que mostraron mejor ajuste). Sin embargo, como medida de dispersión, se siguió un enfoque más conservador y se trabajó con el límite de confianza al 95 % mayor y menor obtenidos, independientemente del sector (y no con el promedio entre los tres sectores). Los tamaños totales de área se obtuvieron a partir de imágenes satelitales (ver capítulo III).

RESULTADOS

Métodos de distancia

Para todos los muestreos de distancia desarrollados se obtuvo un número importante de detecciones (entre 59 y 79), considerando el mínimo necesario para generar modelos robustos de densidad, según Buckland *et al.* (2001). Del total de lagartijas detectadas durante todos los muestreos, el 98 % ($n = 262$) fue detectado por los primeros dos observadores; el resto fue detectado por el tercer observador. Los datos obtenidos, en la mayoría de los muestreos, ajustaron bien a los modelos Half-normal coseno y Hazard-rate coseno ($P > 0,05$ en todos los casos), pero no ajustaron bien al modelo Uniforme. Sobre la base del AIC, el modelo Half-normal coseno fue el mejor para el muestreo realizado en Mar Chiquita durante el año 2007, mientras que el modelo Hazard-rate coseno, fue el mejor para el muestreo realizado en Mar Chiquita durante el año 2008, para el muestreo realizado en el Balneario Marisol y para el muestreo realizado en el Balneario Arroyo Zabala (Tabla 3). Considerando cada transecta individual como una unidad de muestreo, los coeficientes de variación mostraron valores de entre 0,15 y 0,31 (Tabla 3). Estos valores se pueden considerar como una variabilidad media, producto de las diferencias en cuanto a la frecuencia de detección de individuos por transecta. Las probabilidades de detección en los modelos de distancia fueron en promedio de 0,23 con un rango poco variable que tomó valores de entre 0,17 y 0,32.

No se observaron diferencias significativas entre los valores de densidad estimados entre años (para Mar Chiquita) ni entre cada uno de los sectores de dunas (Fig. 5):

- Mar Chiquita 2007 vs Mar Chiquita 2008: $t_{\text{obs}} = 1,20$; $t_{\text{esp}(P = 0,05; g.l. = 51)} = 1,66$.
- Mar Chiquita 2007 vs Balneario Marisol: $t_{\text{obs}} = 1,13$; $t_{\text{esp}(P = 0,05; g.l. = 30)} = 1,67$.

- Mar Chiquita 2007 vs Balneario Arroyo Zabala: $t_{\text{obs}} = 1,35$; $t_{\text{esp}}(P = 0,05; \text{g.l.} = 47) = 1,66$.
- Mar Chiquita 2008 vs Balneario Marisol: $t_{\text{obs}} = 0,22$; $t_{\text{esp}}(P = 0,05; \text{g.l.} = 43) = 1,68$.
- Mar Chiquita 2008 vs Balneario Arroyo Zabala: $t_{\text{obs}} = 0,11$; $t_{\text{esp}}(P = 0,05; \text{g.l.} = 61) = 1,67$.
- Balneario Marisol vs Balneario Arroyo Zabala: $t_{\text{obs}} = 0,13$; $t_{\text{esp}}(P = 0,05; \text{g.l.} = 42) = 1,67$.

Tabla 3. Estimaciones de densidad por regiones y años. MC = Mar Chiquita; BM = Balneario Marisol; AZ = Arroyo Zabala; AIC = valor de Akaike; Δ AIC = delta Akaike (diferencia entre AIC y el mínimo valor de AIC obtenido); D = valor de densidad; ICI = intervalo de confianza inferior al 95%; ICS = intervalo de confianza superior al 95%; CV = coeficiente de variación; P = probabilidad de ajuste del modelo; n = número de detecciones; K = número de transectas; L = largo total de transectas; H-N cos. = modelo Half-normal coseno; H-R cos. = modelo Hazard-rate coseno; U s. pol. = modelo Uniform simple polinomial.

	AIC	Δ AIC	D	ICI	ICS	CV	P	n	K	L
MC 2007										
H-N cos.	726,42	0,00	3,6	2,5	5,1	0,16	0,26	63	47	47.000
H-R cos.	729,61	3,19	4,0	2,6	6,1	0,29	0,13			
U s.pol.	743,08	16,66	6,3	4,6	8,8	0,15	0,01			
MC 2008										
H-N cos.	972,96	2,70	4,3	3,3	5,8	0,15	0,36	79	33	33.000
H-R cos.	970,25	0,00	5,4	3,6	8,1	0,21	0,62			
U s.pol.	975,71	2,75	5,2	3,9	7,0	0,15	0,08			
BM 2008										
H-N cos.	752,56	15,15	3,0	2,0	4,6	0,20	0,07	59	24	24.000
H-R cos.	737,40	0,00	5,9	3,2	10,9	0,31	0,65			
U s.pol.	751,38	13,97	2,1	1,3	3,2	0,22	0,01			
AZ 2009										
H-N cos.	672,22	7,28	4,9	3,6	6,7	0,16	0,87	61	30	30.000
H-R cos.	664,95	0,00	5,6	3,8	8,2	0,19	0,73			
U s.pol.	677,17	12,22	4,0	2,9	5,4	0,16	0,01			

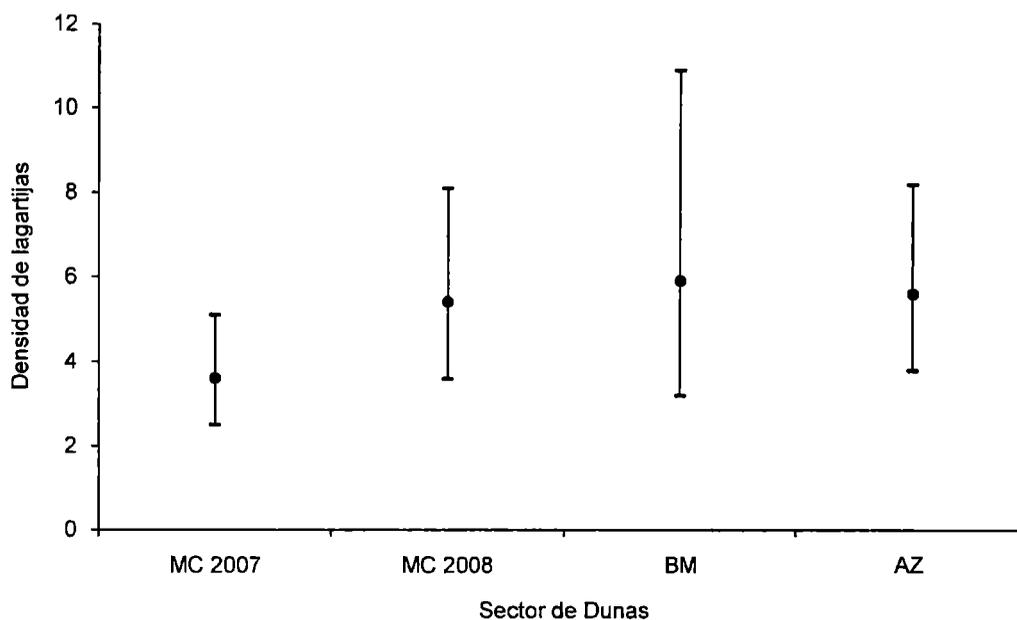


Figura 5. Densidad de lagartijas por años y sectores de dunas. Los datos están expresados como valores medios e intervalos de confianza al 95%. MC = Mar Chiquita; BM = Balneario Marisol; AZ = Arroyo Zabala.

Captura-recaptura

Los mejores modelos de captura-recaptura para ambos años, basados en el AIC, fueron aquellos con probabilidad de captura tiempo-dependiente (modelos M_t), tanto durante el año 2007 como durante el año 2008 (Tabla 4 A, B). Durante el año 2007, se capturaron y marcaron 152 lagartijas, de entre las cuales, 25 individuos (16 %) fueron recapturados en 30 ocasiones ($1,2 \pm 0,5$ recapturas por individuo capturado). La densidad estimada para el año 2007 (basada en el modelo M_t) fue de $5,2 \pm 0,8$ ind/ha (Intervalos de Confianza al 95 % de entre 4,0 - 7,2). Mientras que, durante el año 2008, se capturaron y marcaron 159 lagartijas, de entre las cuales 77 (48 %) individuos, fueron recapturados en 143 ocasiones ($1,86 \pm 1,28$ recapturas por individuo capturado). El modelo M_t estimó una densidad de $4,1 \pm 0,4$ ind/ha (Intervalos de Confianza al 95 % de entre 3,4 - 4,9).

Tabla 4.A y B. Modelos de captura-recaptura para el año 2007 (A) y 2008 (B). AIC = valor de Akaike; Δ AIC = delta Akaike; # Par = número de parámetros; M_0 = probabilidad de captura constante; M_t = probabilidad de captura variando en el tiempo; M_b = respuesta comportamental en la probabilidad de captura; M_h = probabilidad de captura heterogénea entre individuos; M_{tb} = probabilidad de captura variando por tiempo y respuesta comportamental; M_{th} = probabilidad de captura variando por tiempo y heterogeneidad; M_{bh} = probabilidad de captura variando por respuesta comportamental y heterogeneidad; M_{tth} = probabilidad de captura variando por heterogeneidad, tiempo y respuesta comportamental.

A. 2007

Modelo	AIC	Δ AIC	# Par
M_t	-188,12	0,00	16
M_{tb}	-182,02	6,10	29
M_{tth}	-179,97	8,15	30
M_{th}	-156,30	31,82	17
M_0	-120,99	67,13	2
M_b	-119,27	68,85	3
M_h	-118,22	69,91	4
M_{bh}	-115,55	72,57	6

B. 2008

Modelo	AIC	Delta AIC	# Par
M_t	25,19	0,00	16
M_{th}	29,66	4,47	17
M_{tb}	32,63	7,44	29
M_{tth}	37,51	12,32	5
M_h	41,65	16,46	2
M_0	41,65	16,46	2
M_b	43,09	17,91	3
M_{tth}	62,12	36,93	55

Las probabilidades de captura fueron en promedio de 0,04 con límites de confianza al 95 % de 0,01 y 0,08.

Distribución espacial y temporal de la densidad

Los modelos aplicados para estimar la densidad en diferentes tipos de dunas y sectores de muestreo mostraron un buen ajuste, con coeficientes de variación bajos a intermedios (Tabla 5 A y B). Comparaciones entre los valores de densidad entre tipo de dunas y sectores de muestreo, realizadas mediante T-test de Student, no mostraron diferencias significativas ($P > 0,05$).

El test nulo de correlación, no mostró una relación significativa entre la cobertura de pastizales laxos y los valores de densidad estimados en los diferentes tipos de dunas ($P = 0,33$; $r = -0,87$; para 10.000 permutaciones). Sin embargo se puede observar una sutil tendencia de disminución de los valores de densidad en sentido mar-continente (Fig. 6).

Tabla 5 A y B. Estimaciones de densidad entre tipos de dunas y cuadrantes de muestreo. Dunas 1 = dunas frontales; Dunas 2 y 3 = dunas intermedias-anteriores; Dunas 4 = dunas intermedias-posteriores. % PL = % de pastizales laxos; D = valor de densidad; ICI = intervalo de confianza inferior al 95 %; ICS = intervalo de confianza superior al 95 %; CV = coeficiente de variación; P = probabilidad de ajuste del modelo; n = número de detecciones; K = número de transectas; L = largo total de transectas.

A.

	% PL	D	ICI	ICS	CV	P	n	K	L
Dunas 1	29,61	5,95	4,48	7,90	14,29	0,205	72	39	34500
Dunas 2	32,02	4,35	3,04	6,24	18,05	0,083	45	29	22250
Dunas 3	32,75	2,35	1,27	4,37	31,58	0,515	18	33	23250
Dunas 4	100	0							

B.

	% PL	D	ICI	ICS	CV	P	n	K	L
Cuadrante 1	39,45	4,68	3,42	6,41	15,83	0,094	67	41	34250
Cuadrante 2	20,69	4,21	3,15	5,62	14,60	0,191	68	60	45750

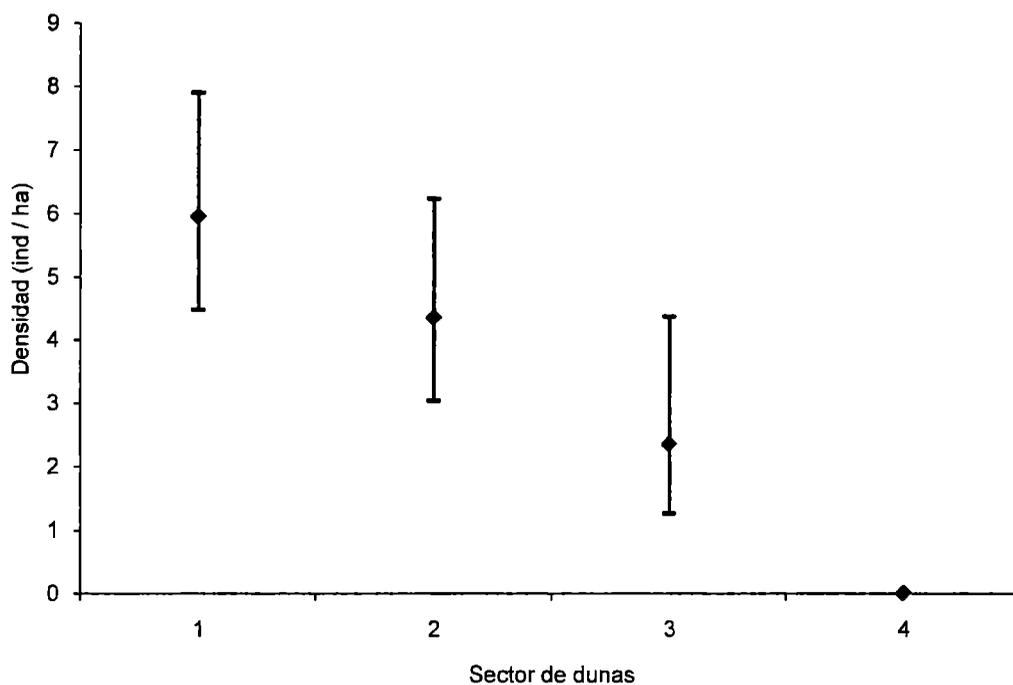


Figura 6. Valores de densidad por sectores de dunas. Los datos se encuentran presentados como valores medios e intervalos de confianza al 95 %.

Tamaño poblacional

La Reserva Mar Chiquita (= 3080 ha) estaría protegiendo una población de aproximadamente 13.300 (entre 10.000 y 17.000) individuos de *L. multimaculatus* (Fig. 7).

La Reserva Arroyo Zabala con 800 ha estaría protegiendo una población de aproximadamente 4480 individuos mientras que el sector de dunas ubicado al sur del Balneario Marisol, con casi 5000 ha estaría manteniendo una población de 29.500 individuos. Las poblaciones localizadas en las barreras medanosas oriental y austral superarían en promedio los 120.000 individuos (Tabla 6). El tamaño total de individuos para toda la especie, en las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires, con aproximadamente 50.523 ha de dunas, sería de al menos unos 126.308 individuos .

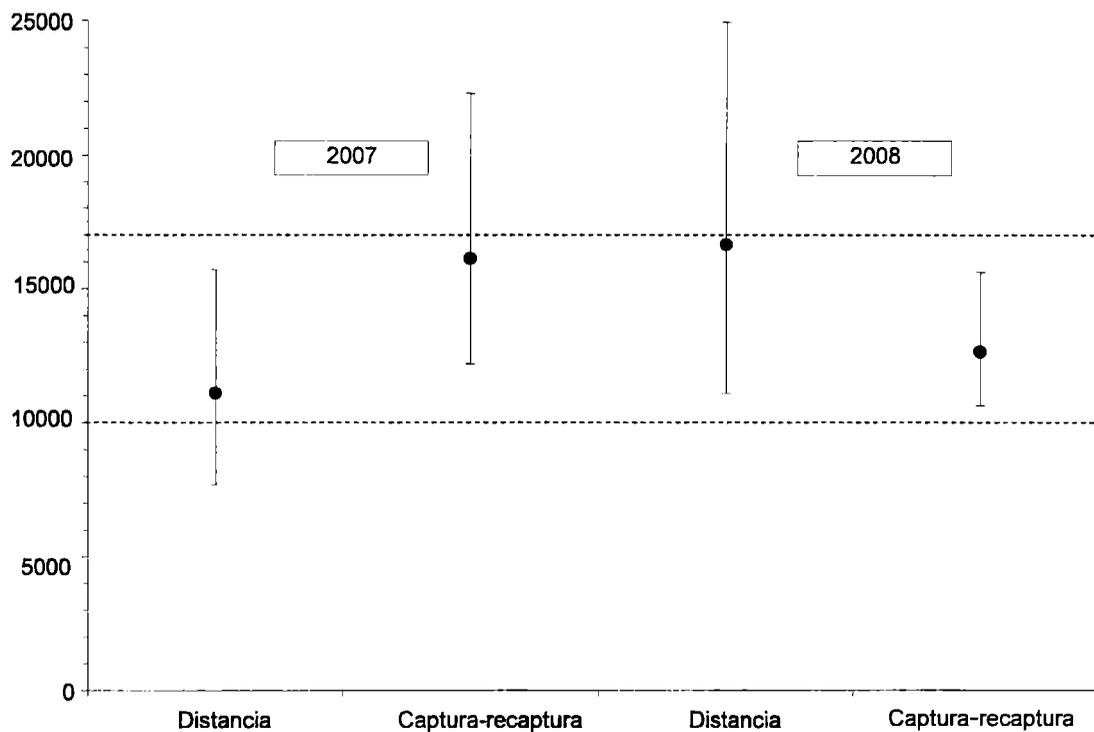


Figura 7. Tamaños poblacionales obtenidos a partir de los métodos de distancia y captura-recaptura, para Mar Chiquita durante los años 2007 y 2008. Los valores están presentados como valores medios e intervalos de confianza al 95 %.

Tabla 6. Valores de densidad promedio, mínimas y máximas (en base a los límites de confianza al 95 %, para las Barreras medanosas oriental y austral.

	Área (ha)	Densidad (límites de confianza al 95 %)
Barrera medanosa oriental	23.580	120.848 (58.950 - 257.022)
Barrera medanosa austral	26.943	138.083 (67.358 - 293.679)

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

Los resultados observados contradicen las hipótesis planteadas, no observándose diferencias significativas en la densidad, entre los sectores comparados. Sin embargo, como se plantea más adelante, se puede apreciar una leve tendencia de decline en

cuanto a la densidad entre tipos de dunas, la cual no quedaría resaltada a nivel estadístico.

Los resultados del presente estudio representan la primera estimación de densidad y tamaño poblacional para la Lagartija de las dunas. Considerando las estimaciones realizadas, la densidad de lagartijas a lo largo del cordón de dunas de la provincia de Buenos Aires no sobrepasaría el valor de 10 individuos por hectárea, mientras que el tamaño total de la población sería de al menos 126.300 individuos.

En Zug *et al.* (2001) se consideran bajas densidades a aquellas menores a 10 individuos por hectárea. Siguiendo este criterio, las estimaciones obtenidas en el presente estudio indicarían bajas densidades para *L. multimaculatus*, corroborando las bajas abundancias propuestas en la última recategorización de anfibios y reptiles argentinos (Avila *et al.*, 2000).

Análisis de los métodos utilizados

El método de distancia resultó simple en su aplicación, debido a la buena visibilidad que ofrecen los hábitats abiertos (en este caso las dunas), lo cual facilita la detección de individuos. La tendencia de las lagartijas de enterrarse bajo la arena, no parece afectar la probabilidad de detección de individuos a lo largo de la línea central de la transecta, verificando el supuesto de máxima detección a distancia cero. Una ventaja de este método en relación al método de captura recapture es que requiere menos esfuerzo (entre 1/2 hasta 1/3 menos de esfuerzo en los años 2007 y 2008 respectivamente). Solo fueron necesarios 10 días de muestreo para obtener suficientes observaciones (≈ 60) a fin de permitir la construcción de modelos robustos para las estimaciones de densidad. Otra ventaja del método de distancia es que evita el stress causado a los individuos durante el proceso de captura y marcado. Uno de los principales problemas del método de distancia radica en la verificación del supuesto de detectabilidad máxima sobre la línea central. En el presente estudio se utilizaron dos

vías indirectas de acción orientadas a testear el supuesto de $g_{(0)}=1$. En primera instancia se incluyó a un tercer observador que, durante los muestreos, atravesaba las transectas retrasado con respecto a los dos primeros observadores, rastrillando la arena con sus pies. La segunda vía de acción incluyó una comparación entre los resultados del método de captura-recaptura y el método de distancia. Ambas vías de acción brindaron evidencia que soportaría el supuesto de detectabilidad máxima sobre la línea central. El problema con esta especie en particular sería que, en el supuesto caso de que los individuos se encontraran debajo de la arena, en forma no detectable, las estimaciones provenientes a partir del método de captura-recaptura (como valores auxiliares para corregir el modelo de distancia), podría presentar sesgos resultando en una subestimación de la densidad. En caso de que esto ocurriera, tanto los métodos de captura-recaptura como los de distancia resultarían en estimaciones de densidad basadas en los individuos disponibles. Consecuentemente, estudios futuros deberían utilizar información auxiliar que permita saber qué proporción de lagartijas se encuentra no disponible (en cuanto a detectabilidad), con el fin de evitar sesgos, en el caso de que los mismos existan.

El método de captura-recaptura también resultó simple en su desarrollo a campo, debido a la facilidad con la que estas lagartijas pueden ser detectadas y capturadas. Esto se encuentra relacionado con el comportamiento de escape y el uso de microhábitat de esta especie (ver capítulos I a III), debido a que en la mayoría de las ocasiones de captura, las lagartijas se entierran bajo la arena o se refugian bajo la base de matas de *Spartina ciliata* o *Panicum racemosum*, lo cual facilita una captura efectiva. Un beneficio del método de captura-recaptura es que permite modelar la relación entre diversas variables y su efecto sobre la probabilidad de captura a fin de obtener modelos más explicativos y por lo tanto, más robustos. Programas como MARK y CloseTest ayudan a desarrollar modelos interpretativos y a verificar los supuestos básicos del

método, con el fin de obtener valores de densidad precisos. Sin embargo y como se mencionara anteriormente, el test de clausura puede resultar complicado de interpretar debido a que, en caso de existir un efecto del comportamiento, entonces el test resultaría no válido. Para evitar este problema se modeló el efecto comportamental sobre la probabilidad de captura. En caso de que se hubiera observado un efecto significativo del comportamiento sobre la probabilidad de captura, el test de clausura hubiese quedado desacreditado y tendría que haberse aplicado algún modelo abierto para estimar la densidad. La mayor ventaja de los métodos de captura-recaptura en relación a los de distancia es que permiten estimar supervivencia además de densidad. Sin embargo esto es cierto sólo para los modelos abiertos. Por lo tanto y de acuerdo al objetivo fundamental del estudio, es importante evaluar los costos y beneficios en el uso de un modelo abierto o uno cerrado.

En resumen, ambos métodos (distancia y captura-recaptura) resultaron adecuados para estimar la densidad de la Lagartija de las dunas y su respectivo tamaño poblacional. Como resultado del presente capítulo, consideramos recomendable la aplicación de métodos de captura-recaptura abiertos, para aquellos estudios de dinámica poblacional de lagartos, a largo plazo, primariamente debido a que los mismos permiten estimar supervivencia además de densidad. En contraste, los métodos de distancia resultan recomendables cuando el objetivo es el de obtener valores de densidad en forma rápida y/o para comparar densidad entre varios sitios, con un menor esfuerzo.

Comparación con otras especies de lagartos

Valores de densidad observados en lagartos pequeños (aquellos menores a 110 mm en longitud hocico-cloaca), como es el caso de la Lagartija de las dunas, variaron entre 1 y 1000 individuos por hectárea, como en el caso de algunas especies insulares (ver revisión en Zug *et al.* 2001). La gran mayoría de estos estudios, sin embargo, estuvieron enfocados en especies de climas templados, mientras que en las regiones

tropicales y subtropicales, las cuales albergan la mayor diversidad de especies de reptiles, los estudios sobre densidad son escasos (Rocha, 1998).

Los resultados obtenidos fueron comparados con otros estudios realizados en especies del género *Liolaemus*: *Liolaemus wiegmanii*; *Liolaemus lutzae* y *Liolaemus huacahuasicus*. *Liolaemus wiegmanii* es un pequeño lagarto con un amplio rango de distribución geográfica, ocupando gran variedad de hábitats, incluyendo hábitats psamófilos. Esta lagartija es simpátrica con la Lagartija de las dunas y ambas se encuentran formando parte del grupo *wiegmanii* de lagartijas arenícolas. Un estudio de captura-recaptura en *L. wiegmanii* (Martori *et al.*, 1998) indicó una densidad de 100 individuos por hectárea, mayor a la observada en la Lagartija de las dunas. Sin embargo, este estudio fue desarrollado en hábitats de pastizal no psamófilos, siendo que no existen datos en hábitats psamófilos que puedan ser utilizados en un marco comparativo más directo, con *L. multimaculatus*. La lagartija arenícola brasilera (*L. lutzae*) es una especie endémica y vulnerable (IUCN) que habita una pequeña área de dunas (200 km de costa). Estudios de captura-recaptura realizados sobre esta especie determinaron una densidad que varió entre 41 y hasta 114 individuos por hectárea (Rocha, 1998). En contraste, *L. huacahuasicus*, también endémica y vulnerable, la cual se distribuye en hábitats montanos en el oeste de Argentina, presentó una densidad de cuatro individuos por hectárea (Cei, 1993). Las estimaciones realizadas en *L. multimaculatus* arrojaron valores de densidad similares a los observados en *L. huacahuasicus*. Sin embargo, en Cei (1993) no se proveen valores de dispersión para las estimaciones y no se describe el método utilizado. Con respecto a *L. lutzae*, resulta importante resaltar que, a pesar de que el área en la que habita esta especie es más pequeña (al menos la mitad), con respecto a la que ocupa la Lagartija de las dunas, la densidad de la lagartija arenícola brasilera es mucho mayor que la de la Lagartija de las dunas. Por lo tanto, el número total de individuos de ambas especies no debería ser muy diferente. En tal caso, y

considerando que los riesgos asociados al hábitat de ambas especies, son similares, la Lagartija de las dunas debería ser incluida en la lista roja de la IUCN junto con la lagartija arenícola brasilera.

Análisis espacio-temporal de la densidad

La ausencia de diferencias tanto a nivel espacial como a nivel temporal, en la distribución de los valores de densidad, estaría aportando evidencia de que las poblaciones se encuentran estabilizadas a nivel demográfico. A pesar de que las densidades son bajas, la especie no evidencia fluctuaciones importantes en su abundancia. Esto queda más claro cuando nos referimos al nivel espacial, ya que se cuenta con un mayor número de muestras (tanto locales como regionales), lo cual permite hacer generalizaciones mejor sustentadas por los resultados. Mientras que para el aspecto temporal, dos años representan un período de tiempo muy corto, como para poder hacer una generalización seria con respecto a la estabilidad o al grado de fluctuación que expresa esta variable en el tiempo. Tampoco se cuentan con datos estacionales, a fin de comparar la fluctuación de la densidad a lo largo del año. Sin embargo, teniendo en cuenta que es en verano donde se observa la mayor actividad, de las diferentes clases de individuos (Vega, 2001), los valores de densidad obtenidos serían los que mejor reflejan el tamaño real de la población. La base de esto radica en que durante los meses fríos, una menor densidad probablemente se deba a una menor detectabilidad de individuos por una merma en la actividad y no a una ausencia real de los mismos dentro de la población. De todos modos, un cambio drástico en la población quedaría evidenciado en la densidad observada entre dos años diferentes, lo cual no ocurre en el presente estudio. Por otro lado, tampoco se observaron cambios radicales en la densidad al modelar la demografía de la especie a largo plazo (ver capítulo VI), lo cual se condeciría con los resultados obtenidos en el presente capítulo. Sin embargo, un

monitoreo continuado en el tiempo servirá para evidenciar cambios en el tamaño poblacional y tendencias a largo plazo en forma más precisa.

A pesar de que las diferencias observadas entre tipos de dunas no resultan significativas a nivel estadístico, se puede observar una sutil tendencia de reducción en sentido mar-continente. Esta tendencia se condice y quedaría explicada por los resultados obtenidos en el estudio de uso de microhábitat por parte de esta lagartija (ver capítulo I). Debido a que el primer cordón de dunas (las dunas frontales) posee una mayor cantidad relativa de pastizales de baja y media cobertura de la vegetación, siendo estos microhábitats los preferidos por la especie, es entendible que sea aquí en donde se observa mayor abundancia. El sector intermedio de dunas posee un gran porcentaje de arena desnuda (con cobertura de la vegetación nula) y de bajos interdunas (con coberturas por arriba del 50 %), ambos microhábitats que esta especie rechaza. Mientras que en las dunas posteriores, en donde la cobertura vegetal suele ser mayor al 50 %, no se observan individuos de esta especie. Por lo tanto, la clina observada en los valores de densidad quedaría explicada principalmente por el uso del espacio y las preferencias espaciales que expresa esta especie. En el caso del análisis a nivel de los cuadrantes, la ausencia de diferencias significativas entre los valores de densidad, podría deberse a que las diferencias en cuanto a disponibilidad de microhábitats aptos, en los sectores muestreados, no sea suficiente. O sea, es probable que valores de disponibilidad de microhábitats de entre 36 % y 49 % no sean demasiado diferentes como para reflejar densidades significativamente distintas. Futuros estudios deberán evaluar esta hipótesis testeando la abundancia en un mayor número de sectores y en un gradiente más amplio de disponibilidades de microhábitats.

Una estimación precisa de la densidad y el tamaño poblacional de *L. multimaculatus* resulta clave para la elaboración de recomendaciones de manejo para la especie y su hábitat. Los resultados del presente capítulo proveen la línea de base

necesaria para implementar un programa de monitoreo de la Lagartija de las dunas.

Sobre la base de los resultados obtenidos, se propone el uso de métodos de distancia como técnica base para el monitoreo de las poblaciones en el tiempo y el espacio.

Además, se recomienda el uso del método de captura-recaptura en un área núcleo a fin de evaluar tendencias poblacionales. También se recomienda el uso de ambos métodos para estimar la densidad de las otras especies de lagartijas arenícolas que habitan dunas costeras en Argentina (*Liolaemus wiegmanii*, *Liolaemus gracilis*, *Liolaemus darwinii* y *Stenocercus pectinatus*), y más generalmente, para otras especies de lagartos terrestres en hábitats abiertos.

CAPÍTULO VI

DINÁMICA Y VIABILIDAD POBLACIONAL

RESUMEN - Los análisis de viabilidad poblacional son modelos explicativos de los procesos y de los riesgos de extinción, y por lo tanto, de la viabilidad de una población. Estos análisis están basados en dos fuentes principales de información: factores determinísticos y factores estocásticos. La principal causa de decline en *L. multimaculatus* estaría relacionada con la pérdida y fragmentación del hábitat, mientras que el tamaño poblacional no parece ser un problema. Utilizando el programa VORTEX, se modeló la viabilidad poblacional durante un período de 100 años, de cuatro poblaciones de esta lagartija distribuidas a lo largo de las dunas costeras bonaerenses. Se desarrollaron modelos con y sin pérdida de hábitat. También se realizó un test de sensibilidad para aquellas variables en las cuales no se contaba con información específica para esta lagartija. Los resultados mostraron una población estable y en crecimiento. Los parámetros poblacionales determinísticos mostraron valores de r de 0,117; de λ de 1,125; y de R_0 de 1,393. El tiempo generacional fue de 2,82 años. La probabilidad de extinción fue igual a cero en los modelos más conservadores. Los valores estocásticos de r variaron entre 0,113 y 0,115 para los diferentes sectores. En los modelos con reducción de hábitat se observaron disminuciones importantes del tamaño poblacional. El test de sensibilidad mostró valores de probabilidad de extinción iguales a uno en aquellos modelos con mortalidad máxima y pérdida de hábitat máxima, mientras que para el resto de las variables, no se observaron cambios apreciables de las tendencias poblacionales. Se sugiere continuar con los estudios poblacionales, a fin de obtener valores más precisos de mortalidad, e incluir variables relacionadas con la genética poblacional.

MARCO TEÓRICO

La dinámica de poblaciones pequeñas y/o aisladas

Muchas poblaciones animales están en proceso de reducción y aislamiento. Las causas primarias de decline de tales poblaciones incluyen, entre otras, la sobre-cosecha (extracción de individuos silvestres con fines principalmente comerciales); la modificación y fragmentación de los hábitats naturales, el reemplazo de comunidades naturales por monocultivos; la contaminación ambiental, el agregado de contaminantes y toxinas en el agua, el aire y el suelo; la modificación del clima tanto a escala local como global por acciones humanas; y la introducción de numerosas especies exóticas competidoras, predadores, parásitos y enfermedades, las cuales no le han dado a las comunidades naturales, el tiempo suficiente para generar defensas (Miller & Lacy, 2005). Estas causas primarias de decline son fáciles de comprender, y luego simples de estudiar y modelar, sin embargo, la mayoría de las veces, sino siempre, difíciles de revertir. Aún si las principales causas de decline logran ser revertidas, las poblaciones aisladas (principalmente aquellas de pequeño tamaño), son vulnerables a fuerzas externas e intrínsecas a la dinámica de las poblaciones, las cuales pueden conducir hacia la extinción de tales poblaciones (Clark & Seebeck, 1990; Shaffer, 1981; Soulé, 1987).

Muchas de las amenazas que impactan sobre poblaciones pequeñas y/o aisladas suelen relacionarse con procesos estocásticos, azarosos o probabilísticos. Por lo tanto, en varias ocasiones, la extinción final de muchas poblaciones no suelen ocurrir por una continuación de las presiones que provocaron el decline inicial, sino por mala suerte (= mal azar o azar negativo). Estos procesos estocásticos o azarosos, generalmente suelen tener un bajo impacto en la dinámica poblacional, siempre y cuando la población sea abundante y se encuentre distribuida sobre una amplia área geográfica y en numerosos hábitats. Los procesos determinísticos, como los listados anteriormente, predominan en

todos los tipos de poblaciones, sin embargo se tornan críticos cuando las poblaciones son pequeñas y/o se encuentran aisladas o especializadas a un solo tipo de hábitat. En tales casos, estos procesos acaban dominando la dinámica y el destino de la población (Miller & Lacy, 2005).

Muchas de las etapas de la historia natural de un organismo y de los procesos que definen la historia de vida de una población biológica, son esencialmente estocásticos. Nacimientos, muertes, dispersión, enfermedades, determinación sexual y transmisión de genes entre generaciones son todos fenómenos altamente probabilísticos. Cuanto más pequeñas son las poblaciones y/o menor es el rango de distribución de las mismas, mayor es la variación con respecto al promedio esperado y por lo tanto es factible que las mismas puedan experimentar grandes fluctuaciones. El tamaño de una población afecta también la probabilidad de extinción debido a que produce fluctuaciones sobre la dinámica poblacional. Por lo tanto, el proceso de extinción puede ser visto como la reducción de una gran población debido a factores externos, que se va aislando en fragmentos remanentes, los cuales pasan a estar sujetos a grandes fluctuaciones debido a procesos internos. Las poblaciones locales eventualmente e impredeciblemente pueden llegar a extinguirse, siendo el resultado acumulado de las extinciones locales, la eventual extinción del taxón en gran parte o la totalidad de su rango de distribución original (Gilpin & Soulé, 1986; Clark *et al.*, 1990).

Los procesos estocásticos que impactan en las poblaciones han sido categorizados en: variación demográfica, variación ambiental, eventos catastróficos y deriva génica (Shaffer, 1981). La variación demográfica es la fluctuación al azar de las tasas de nacimientos, muertes y proporciones de sexos. Este tipo de variación será por lo tanto de gran importancia en poblaciones de solo algunas decenas de individuos en las cuales las variaciones anuales podrían llegar a ser significativas (Goodman, 1987), pero también podría ser importante en especies con determinación sexual térmica como el

caso de reptiles (Pough *et al.*, 2004). La variación ambiental es la fluctuación de las probabilidades de nacimiento y mortalidad debido a fluctuaciones ambientales. El clima, la prevalencia de enfermedades, la abundancia de presas y predadores y la disponibilidad de sitios de cría o microhábitats aptos, pueden variar en forma cíclica o al azar, en el tiempo. La variación catastrófica representa un extremo de la variación ambiental, debido a huracanes, incendios, etc. Sin embargo, también puede relacionarse con la aparición de epidemias. La variación catastrófica puede determinar la extinción final de una población (Simberloff, 1986). La deriva génica es la acumulación y consecuente fluctuación de alelos no adaptativos, los cuales pueden impedir la recuperación o acelerar el declive de las poblaciones (Lacy, 1993).

Análisis de Viabilidad Poblacional

Los Análisis de Viabilidad Poblacional (AVP) son modelos explicativos de la dinámica, de los procesos y de los riesgos de extinción, y por lo tanto, de la viabilidad de una población (Clark *et al.*, 1990). Generalmente un modelo de AVP considera dos categorías de factores: determinísticos y estocásticos. Los factores determinísticos son aquellos que pueden provocar el declive de una población sobre un periodo largo de tiempo e incluyen (como ya se citó anteriormente en este capítulo): sobre-cosecha, destrucción y consiguiente reducción del hábitat, polución u otra degradación de la calidad ambiental, la introducción de especies exóticas (competidoras y predadores) y la introducción de enfermedades. Estos factores pueden provocar el declive y/o aislamiento de una población en la cual pueden empezar a dominar los factores estocásticos (Shaffer, 1981). Por lo tanto, aún si los factores originales son removidos, la inestabilidad causada por factores estocásticos puede producir una extinción efectiva. Sin embargo, en la naturaleza, ambos tipos de factores suelen actuar juntos en el tiempo (Miller & Lacy, 2005).

Un AVP es formalmente un estudio de las probabilidades de extinción. Sin embargo, estos estudios suelen enfocarse en varios indicadores del estado de salud de una población. El crecimiento poblacional (Lacy & Lindenmayer, 1995), cambios en el rango de distribución, y ocupabilidad de hábitats (Hanski & Gilpin, 1991; Hanski & Gilpin, 1997), y la pérdida de la variabilidad genética (Soulé *et al.*, 1986; Lande & Barrowclough, 1987; Seal, 1992; Lacy & Lindenmayer, 1995), deben ser analizados y monitoreados.

Cuáles de estos factores han de ser considerados en un AVP depende de la biología de la especie. Por ejemplo, en orangutanes la causa principal de decline está relacionada con la destrucción del hábitat, mientras que el loro de Puerto Rico (*Amazona vitatta*), debido a su pequeño tamaño poblacional, podría desaparecer debido a un proceso estocástico (Clark, 1989; Lacy *et al.*, 1989; Mirande *et al.*, 1991). Para el caso particular de la Lagartija de las dunas, una de las principales causas conocidas de decline estaría relacionada con un factor determinístico, la pérdida y fragmentación del hábitat (Vega *et al.*, 2000; Iribarne *et al.*, 2001), mientras que el tamaño poblacional no parecería ser un problema importante para la especie, a pesar de las bajas densidades observadas (ver capítulo V). Sin embargo, un modelado de varios parámetros poblacionales junto con factores azarosos, tanto externos (por ejemplo catástrofes) como intrínsecos (como por ejemplo la proporción de sexos al nacer o el efecto de la variación ambiental sobre la reproducción), es necesario para comprender la dinámica y para evaluar la viabilidad poblacional de esta especie.

OBJETIVOS

1. Modelar los principales parámetros poblacionales a fin de comprender las tendencias y la dinámica poblacional de la especie.

2. Modelar la viabilidad poblacional de la especie en todo su rango de distribución a lo largo de las dos principales barreras medanosas de la provincia de Buenos Aires.
3. Evaluar el efecto de factores poblacionales intrínsecos (tamaño poblacional, mortalidad y edad de máxima reproducción), sobre la viabilidad poblacional.
4. Evaluar el efecto de la reducción del hábitat (factores extrínsecos) sobre la viabilidad poblacional.

MÉTODOS

Poblaciones estudiadas y datos considerados

Como se mencionara anteriormente, la distribución de la Lagartija de las dunas en las provincias de Buenos Aires y Río Negro, se encuentra restringida a unos pocos parches de dunas con diferente grado de conectividad entre sí. Principalmente se puede hablar de tres grandes poblaciones, dos de ellas ubicadas en la provincia de Buenos Aires, cuya distribución estaría restringida a las barreras medanosas oriental y austral, respectivamente, y una tercera población que habitaría las dunas del norte de la costa de la provincia de Río Negro (Ceí, 1993). Estas tres poblaciones principales se encuentran separadas por dos grandes barreras naturales: el sistema de sierras de Tandilia, que separa las poblaciones que habitan las Barreras medanosas oriental y austral, y el Río Colorado, que separa estas poblaciones de aquella que habita en el sector costero norte de la provincia de Río Negro. Sin embargo, dentro de cada una de estas grandes poblaciones encontramos que la distribución de la especie se presenta aislada geográficamente por barreras más pequeñas, de origen tanto natural como antrópico, resultando en pequeñas poblaciones con diferente grado de aislamiento (Chevez y Kacoliris, 2008). Esto permitiría, en algunos casos, considerarlas como poblaciones

separadas o meta poblaciones. En esta primera etapa de análisis se optó por trabajar solamente con las poblaciones distribuidas en Buenos Aires. Esto se basó en el hecho de que toda la información poblacional existente para la especie proviene de estudios realizados en las poblaciones distribuidas en la provincia de Buenos Aires, mientras que para Río Negro, prácticamente no se cuenta con información poblacional. Los modelos se realizaron utilizando el programa VORTEX (para una comprensión más profunda acerca de la operativa de este programa, ver anexo I). Los datos utilizados para el modelo de AVP se encuentran resumidos en la Tabla 1.

Escenarios modelados

Número de interacciones y años

A fin de obtener un modelo robusto de viabilidad poblacional se trabajó con un total de 1000 interacciones para cada modelo desarrollado, y cada interacción abarcó un período total de 100 años.

Definición de extinción

Siguiendo las recomendaciones planteadas en Lacy & Pollak (2005), se definió extinción como el punto en que la población ha declinado hasta la situación en la que solo quedan individuos de un sexo.

Número de poblaciones

Para el modelo de viabilidad se trabajó con cuatro poblaciones importantes, dos de ellas distribuidas en la Barrera medanosa (poblaciones 1 y 2) y dos distribuidas en la Barrera medanosa austral (poblaciones 3 y 4): 1) población de Punta Médanos; 2) población de Mar Chiquita; 3) Población de Arroyo Zabala y 4) Población de Balneario Marisol. Para la elección de las poblaciones se tuvo en cuenta: a) la presencia confirmada de la especie durante los muestreos de los años 2006 a 2009; b) la representatividad geográfica de las áreas (en las dos grandes barreras medanosas); c) la

existencia de datos de base obtenidos a partir de los muestreos realizados durante los años 2006 a 2009, y; d) la relevancia del área a los fines de conservación de la especie. Teniendo en cuenta las limitaciones del programa y debido a las diferencias observadas en cada sector de dunas, se modeló un AVP para cada población/sector.

Variación ambiental concordancia en la reproducción y supervivencia

La variación ambiental es la variación anual en las probabilidades de reproducción y supervivencia que surge de las variaciones ambientales azarosas (clima, densidad de predadores, presas, y parasitosis). Estos factores pueden afectar la reproducción y la supervivencia independientemente o simultáneamente y deben ser incluidos en el modelo siempre que el estado ambiental (bueno o malo) tenga efecto en la reproducción y/o en la supervivencia (Lacy & Pollak, 2005). En los modelos analizados se incluyó como variable una concordancia entre la variación ambiental con respecto a la reproducción y/o la supervivencia.

Sistema reproductivo

En el caso de las especies polígamas, como es el caso de las lagartijas consideradas (Cei, 1993), VORTEX asume que las parejas son creadas al azar cada año, y que todos los individuos tienen probabilidades iguales de dar progenie (Lacy & Pollak, 2005). Estas variables luego pueden ser remodeladas considerando el porcentaje de machos disponibles para reproducirse cada año (ver más adelante).

Edad de la primera reproducción

VORTEX define cría como el tiempo cuando el primer juvenil nace, no la edad en la que se alcanza la madurez reproductiva ni la primera concepción. Esta debe ser la edad promedio y no la mínima edad observada. Para el caso de *L. multimaculatus* se consideró como edad de la primera reproducción los dos años, basados en los estudios de madurez reproductiva de Vega (1997) y los estudios realizados en la cogenérica *Liolaemus lutzae* (Rocha, 1998).

Máxima edad de reproducción

Se tuvieron en cuenta tanto observaciones propias realizadas a campo, en las cuales se logró seguir a algunos individuos marcados ($n = 12$) por un período de tres años, como también estudios basados en observaciones de campo y en estimaciones basadas en esqueleto-cronología sobre edad en especies relacionadas. Tales estudios mostraron edades promedio de 11 años en las cogenéricas *Liolaemus multicolor* y *Liolaemus irregularis*, mientras que se obtuvieron también edades promedio de nueve y dos años para las especies *Phymaturus patagonicus* y *Liolaemus lutzae* respectivamente (Rocha, 1998; Valdecantos *et al.*, 2007; Piantoni, 2004). En el desarrollo del modelo se optó por considerar al promedio de estas edades como un valor conservador, obteniendo un valor máximo de edad de reproductores de siete años. Sin embargo, en un análisis de sensibilidad *a posteriori* se modeló el efecto de esta variable, y se incluyeron diferentes valores considerando los valores máximos y mínimos observados en las especies antes citadas.

Máximo número de crías por año y máximo número de puestas por año

Teniendo en cuenta los estudios de Vega (1997), se tuvo en cuenta un máximo de siete crías por año y un máximo de dos puestas por año.

Proporción de sexos al nacer

Debido a la ausencia de información concreta sobre esta variable, se consideró a la proporción de sexos al nacer como similar a la proporción de sexos observada en juveniles y adultos de esta especie. Para esto se tuvieron en cuenta los valores observados durante los años 2006 a 2009 en la Reserva Mar Chiquita, los cuales no variaron significativamente del 50 %. Como información auxiliar se compararon los valores obtenidos con valores conocidos para la cogenérica *L. lutzae* (Rocha, 1998), la cual fue similar a lo observado en *L. multimaculatus*, y no mostró diferencias entre adultos y juveniles.

Porcentaje de hembras adultas reproductivas

El porcentaje de hembras reproductivas se obtuvo del promedio de: a) los valores observados por Vega (1997), en los cuales un 40 % anual de las hembras se encontrarían en estado reproductivo, y; b) los porcentajes de hembras adultas en época reproductiva, observadas en Mar Chiquita durante los años 2006 a 2009, el cual fue del 71 %. El valor promedio obtenido fue del 63 %.

Variación ambiental en el porcentaje de reproductores

Este parámetro se estimó en forma indirecta considerando el promedio del porcentaje de los adultos reproductores registrados durante los años 2006 a 2009 y los adultos reproductores observados en Vega (1997). Debido a la ausencia de datos durante varios años (más de 10), se siguió el método descrito en Lacy & Pollak (2005), el cual es algo más conservador. Se dividió el rango del porcentaje mayor y menor observados ($75 - 40 = 35$) por el rango esperado a partir de una distribución normal (3,5 SD unidades), lo cual provee una estimación del DS de $35 \% / 3,5 = 10 \%$.

Numero de crías por hembra/camada

El número máximo de crías por hembra/camada se consideró como similar al número promedio \pm DS de huevos puestos por hembra en cada camada (valores tomados de Vega 1997), el cual fue de $4,2 \pm 1,2$ huevos por hembra.

Porcentaje de mortalidad

Debido a la ausencia de datos particulares tanto para la especie, como para especies filogenéticamente relacionadas (con excepción de *L. lutzae*), se modeló este parámetro considerando un promedio de los valores hallados en especies de lagartos con hábitos terrestres y tamaños similares a la Lagartija de las dunas. Se tuvieron en cuenta los estudios realizados en las especies *Phrynosoma cornutum*, *Xenosaurus grandis*, *Lacerta agilis*, *Liolaemus lutzae* y *Ctenotus* sp. (Zuñaga-Vega *et al.*, 2007; Sven-Ake, 2005; Rocha, 1998; James, 1991). La mortalidad desde la edad cero hasta un año fue

considerada igual a un 50 %; la mortalidad desde la edad uno hasta los dos años fue considerada igual a un 28 %; mientras que la mortalidad por encima de los dos años fue considerada igual a un 50 %. Sin embargo, en un análisis de sensibilidad *a posteriori* se testeó el efecto de esta variable, modelando con los valores mínimos y máximos de mortalidad observados en las especies citadas anteriormente (ver más adelante en Test de sensibilidad).

Frecuencia de catástrofes

Debido a la existencia de sudestadas y otras tormentas importantes en las áreas modeladas, se decidió incluir a esta variable, aunque en una frecuencia muy baja. Por lo tanto se le dio una probabilidad de ocurrencia del 5 %. Esto significa que, en una simulación de 50 años, se espera que este evento ocurra al menos una vez.

Severidad de catástrofes

Esta variable se suele modelar como un efecto teórico sobre la reproducción (porcentaje de hembras adultas reproductivas) y la supervivencia. Las tasas de fecundidad y supervivencia para cada año en los cuales las catástrofes ocurren se obtienen multiplicando las tasas normales, es decir, aquellas que se dan durante un año en ausencia de catástrofes, por el factor especificado. Los factores de severidad se ubican entre los valores de cero (pérdida total de reproducción o supervivencia) hasta uno (ausencia de efecto sobre la reproducción o la supervivencia). Debido a la ausencia de datos en este campo, pero a fin de incluir esta variable, importante sobre todo para una especie de pequeño tamaño y poiquiloterma como la Lagartija de las dunas, se consideró un valor conservador de severidad de 0,95. Este valor se modela de la siguiente manera: en el caso de *L. multimaculatus*, un 63 % de las hembras se reproducen en un año sin catástrofes, entonces solamente un $(63\%)*(0,95) = 59,9\%$ se reproducirán en un año catastrófico.

Porcentaje de machos reproductores

Este valor se tomó del promedio de los porcentajes de machos adultos observados durante las temporadas reproductivas entre los años 2006 al 2009 y de las observaciones de Vega (1997), obteniendo un valor promedio de 81 %.

Tamaño inicial de la población

El tamaño poblacional inicial fue obtenido a partir de las estimaciones de densidad obtenidas por medio de la aplicación de métodos de distancia, durante los años 2007 a 2009 en la Reserva de Mar Chiquita, El Balneario Arroyo Zabala y el Balneario Marisol. Para el caso particular de Punta Médanos, al no contar con un muestreo de densidad particular para el área, se consideró a la densidad como similar a la del área más cercana estudiada, en este caso, la de la reserva de Mar Chiquita, ubicada 70 km en sentido sudoeste, la cual forma parte de la misma barrera medanosa. Teniendo en cuenta la ausencia de diferencias significativas en la densidad, entre los tres sectores en los cuales efectivamente se aplicaron métodos de distancia (aun cuando la distancia entre ellos es mayor a 70 km, ver capítulo V), se consideró que los valores de Punta Médanos no deberían variar significativamente con respecto a los valores previamente estimados para los otros sectores.

Para cada sector de dunas el tamaño poblacional se obtuvo multiplicando el valor promedio de densidad obtenido por el total de hectáreas de tal sector. VORTEX asigna el número total de individuo a cada clase de edad en proporción a una distribución estable de edades (Lacy & Pollak, 2005).

Los valores considerados fueron de 4,5 ind / ha en Punta Médanos (2000 ha) y Mar Chiquita (3080 ha), de 5,6 ind / ha en Arroyo Zabala (800 ha) y de 5,9 ind / ha en Balneario Marisol (5000 ha). Los tamaños poblacionales totales fueron de 9000, 13.860, 4480 y 29.500 individuos respectivamente.

Capacidad de carga (K)

Debido a que las poblaciones estudiadas parecen estar estabilizadas demográficamente, considerando la ausencia de diferencias en la densidad entre sitios y años (ver capítulo V), se consideró a la capacidad de carga de la población como similar al tamaño actual de la población.

Cambios en K

Se plantearon tres escenarios diferentes en cada sector de dunas. En el primer escenario no se tuvo en cuenta ningún tipo de cambio en K, a fin de evaluar la dinámica poblacional de una forma más conservadora. Sin embargo, tanto en el segundo como en el tercer escenario se plantearon disminuciones en la capacidad de carga. La disminución en la capacidad de carga está directamente relacionada con una disminución en la cantidad de hábitat disponible para la especie. Para el caso de la Lagartija de las dunas se partió de la base de que ya existe información previa que documenta esta reducción en el hábitat, debido principalmente a actividades antrópicas (Iribarne *et al.*, 2001; Dadón, 2002).

Para evaluar los cambios en K se contabilizó el porcentaje de área de dunas reemplazada por ambientes antrópicos (ciudades costeras y bosques artificiales), utilizando imágenes satelitales Landsat (ver capítulo III) y corrigiendo a escala más local (o sea, en cada sector modelado), mediante el uso de imágenes de mayor resolución, obtenidas a partir del Google earth. Una vez obtenido el porcentaje de hábitat reemplazado se lo tasó sobre un espectro temporal de 100 años, que es el período aproximado en el cual se comenzaron a desarrollar las principales ciudades turístico costeras, al menos en la Barrera medanosa oriental (Dadón, 2002). Se analizaron por separado los sectores incluidos en las barreras oriental y austral respectivamente, considerando el diferente grado de disturbio en cada uno de estos sectores (Dadón, 2002). Por lo tanto se trabajó con un escenario de reducción de hábitat específico por

región (es decir, uno por barrera medanosa) , el cual fue del 0,45 % anual para la región oriental (Punta Médanos y Reserva Mar Chiquita) y del 0,15 % para la región austral (Balneario Marisol y Reserva Arroyo Zabala).

Sin embargo, en un análisis de sensibilidad a posteriori se modeló el efecto de esta variable, y se incluyeron nuevos valores considerando los máximos valores de reducción del hábitat registrados localmente en estudios previos para una población de *L. multimaculatus* ubicada en la localidad de Rocas Negras, Mar del Sud, provincia de Buenos Aires (38° 21' S, 57° 59' W) (Vega *et al.*, 2000).

Test de sensibilidad

El testeo de valores alternativos para algunos de los parámetros del AVP representa una parte importante de la evaluación del modelo. Esto se debe a que generalmente resulta difícil conocer precisamente los valores exactos de los parámetros testeados, especialmente cuando el foco de estudio son especies vulnerables, para las cuales, al menos por definición, es complicado obtener muestras grandes para estimar parámetros poblacionales (Miller & Lacy, 2005). El test de sensibilidad es esencial para documentar la incertidumbre en la proyección del modelo, resultado de la incertidumbre en algunos parámetros considerados. Por otro lado, el test de sensibilidad puede revelar cual/es parámetros poblacionales resultan claves en la dinámica de la población. El conocimiento acerca de cuáles de estos parámetros poblacionales resultan determinantes de la dinámica poblacional puede ayudar a comprender cuáles de ellos necesitan ser reevaluados y re-estimados en forma más precisa, y cuales factores pueden ser blancos efectivos para el planteo de estrategias de manejo para la especie.

Parámetros evaluados en el test de sensibilidad

Para el test de sensibilidad de los modelos se seleccionaron principalmente aquellos parámetros para los cuales no existía información particular para la especie; estos fueron la máxima edad de reproducción y el porcentaje de mortalidad. También se modeló la disminución en la capacidad de carga de acuerdo al valor máximo de pérdida de hábitat registrado para la especie (Vega *et al.*, 2000). Algunos parámetros como por ejemplo la densidad, capacidad de carga y cambios en la capacidad de carga, a pesar de no ser incluidos en el test de sensibilidad, fueron modelados y comparados por medio de los AVP's desarrollados específicamente para cada sector de dunas.

Los modelos de sensibilidad se testearon en el AVP para Mar Chiquita, debido a que este sector de dunas es el que posee los valores más precisos y robustos para el resto de los parámetros poblacionales evaluados. Para cada uno de los parámetros: máxima edad y mortalidad, se plantearon dos modelos de sensibilidad. En cada uno de los modelos se trabajó con los valores mínimos y máximos observados en otros estudios (sobre especies relacionadas de lagartos). Para el parámetro mínima y máxima edad de reproducción, el rango varió entre tres y 18 años, tomando como base a las especies *P. patagonicus*, *L. multicolor*, *L. irregularis* y *L. lutzae* (Valdecantos *et al.*, 2007; Piantoni, 2004; Rocha, 1998). Mientras que para el parámetro mínima y máxima mortalidad, el rango varió entre 33 y 64 % para la edad entre cero a un año; 17 y 75 % para la edad entre uno a dos años y; 30 y 96 % para la edad mayor a dos años, tomando como base a las especies *P. cornutum*, *X. grandis*, *L. agilis*, *P. muralis*, *Ctenotus* sp. y *L. lutzae* (Zuñaga-Vega *et al.*, 2007; Sven-Ake, 2005; James, 1991; Zug *et al.*, 2001; Rocha, 1998). Para el caso de la disminución de hábitat se trabajó con un valor de reducción máximo del 1,5 % anual, teniendo en cuenta, como se citara anteriormente, los estudios realizados por Vega *et al.* (2000), para esta especie en la localidad de Rocas Negras, al sur de Necochea (dentro de la Barrera medanosa austral).

Cálculos determinísticos

Los resultados obtenidos fueron expresados en valores de r o tasa exponencial de crecimiento poblacional; λ o tasa anual de incremento poblacional y R_0 o tasa de recambio generacional (= tasa de reemplazo por nacimientos), como resultado del análisis de la tabla de vida y las tasas medias de reproducción y supervivencia en cada modelo. También se obtuvo un valor medio de tiempo generacional y una tabla estable de distribución de edades (calculada a partir de los valores de las tasas de nacimientos y muertes específicos por edades).

Tabla 1. Resumen de los valores considerados para los diferentes modelos. Para algunas de las variables se modelaron tres valores diferentes (mínimo - medio - máximo). PM = Punta Médanos; MC = Mar Chiquita; AZ = Arroyo Zabala; BM = Balneario Marisol; K = capacidad de carga.

	PM	MC	AZ	BM
Edad 1° reproducción	2	2	2	2
Máx. edad reproducción	7	7	7	7
Máx. n° crías por puesta	3 - 7 - 19	3 - 7 - 19	3 - 7 - 19	3 - 7 - 19
Máx. n° puestas por año	2	2	2	2
Proporción de sexos	0,5	0,5	0,5	0,5
% hembras reproductivas	0,63	0,63	0,63	0,63
N° de crías por camada \pm DS	4,2 \pm 1,2	4,2 \pm 1,2	4,2 \pm 1,2	4,2 \pm 1,2
Mortalidad edad 0-1 años	33 - 50 - 64	33 - 50 - 64	33 - 50 - 64	33 - 50 - 64
Mortalidad edad 1-2 años	17 - 28 - 75	17 - 28 - 75	17 - 28 - 75	17 - 28 - 75
Mortalidad edad 2 años o +	30 - 45 - 96	30 - 45 - 96	30 - 45 - 96	30 - 45 - 96
% Frecuencia de catástrofes	5	5	5	5
Severidad de catástrofes	0,95	0,95	0,95	0,95
% machos reproductores	81	81	81	81
Tamaño de la población = K	9000	13.860	4480	29.500
% Reducción del hábitat	0 - 0,45	0 - 0,45	0 - 0,15	0 - 0,15

Parámetros poblacionales estocásticos

Como parámetros poblacionales estocásticos se obtuvieron los valores estocásticos de r y los tamaños poblacionales finales (N) luego de 100 años, con sus respectivos valores de DS , para cada población modelada.

RESULTADOS

Parámetros poblacionales determinísticos

Los parámetros poblacionales determinísticos observados mostraron valores de r de 0,117; valores de λ de 1,125; y valores de R_0 de 1,393. El tiempo generacional tanto para hembras como para machos fue de 2,82 años. En las 1000 simulaciones efectuadas, no se observó la extinción de ninguna de las poblaciones modeladas, es decir que en todos los casos, las 1000 poblaciones simuladas por sector, sobrevivieron. En otras palabras, la probabilidad de extinción fue de cero ($PE = 0$). Se obtuvo también una tabla de distribución de edades estable por sexo (Tabla 2).

Tabla 2. Distribución de proporciones de clases de edades estable para machos y hembras

Edad (años)	Hembras	Machos
0	0,257	0,257
1	0,114	0,114
2	0,073	0,073
3	0,032	0,032
4	0,014	0,014
5	0,006	0,006
6	0,003	0,003
7	0,001	0,001

Parámetros poblacionales estocásticos

Los valores estocásticos de r y N con sus respectivos DS se resumen en la Tabla 3. En la misma tabla, se pueden observar las diferentes tendencias entre escenarios sin pérdida de hábitat, con respecto a aquellos que modelan una reducción en el hábitat.

Tabla 3. Valores estocásticos de r (Estoc- r) con sus respectivos DS (DS r) y tamaños poblacionales finales (N) con sus respectivos DS (DS N), para cada población modelada: PM = Punta Médanos; MC = Mar Chiquita; AZ = Arroyo Zabala; BM = Balneario Marisol, y; ph = modelos que incluyen pérdida de hábitat en sus análisis.

	Estoc- r	DS r	N	SD N
PM	0,114	0,125	8872,68	321,63
PM ph	0,114	0,125	4926,27	160,96
MC	0,114	0,124	13661,92	493,98
MC ph	0,114	0,125	7599,35	231,08
AZ	0,115	0,125	4409,09	170,93
AZ ph	0,113	0,126	3757,90	142,08
BM	0,114	0,125	29078,42	1055,53
BM ph	0,115	0,125	24808,20	799,12

El cambio en el tamaño poblacional en aquellos modelos en los que se incluyó una disminución en la capacidad de carga, como resultado de la pérdida de hábitat, se resumen en la Figura 1.

Test de sensibilidad

Los valores de sensibilidad obtenidos se resumen en la Tabla 4. Se puede observar una gran variabilidad con respecto a los modelos anteriores, principalmente en lo que respecta a la mortalidad máxima y a la pérdida de hábitat máxima, ambos con una probabilidad de extinción igual a uno ($PE = 1$), mientras que para el resto de las variables, a pesar de las diferencias, no se observan cambios apreciables de las tendencias poblacionales principales.

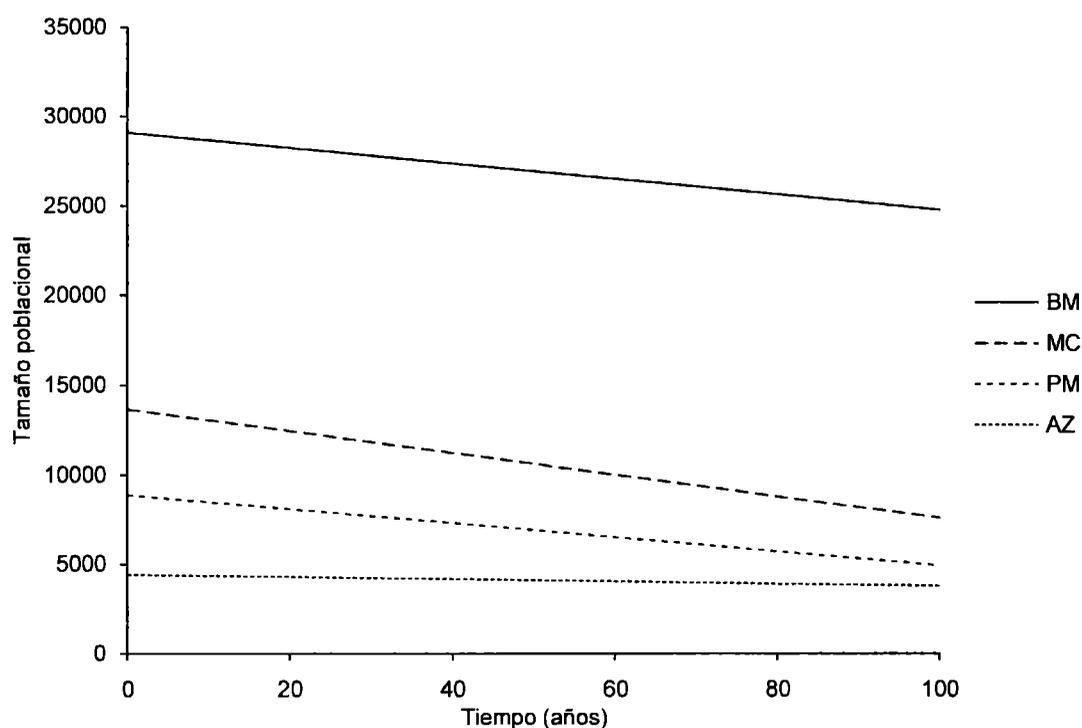


Figura 1. Reducción de los tamaños poblacionales estimados para los modelos con pérdida de hábitat de las poblaciones de Punta Médanos (PM), Mar Chiquita (MC), Arroyo Zabala (AZ) y Balneario Marisol (BM).

Tabla 4. Valores del test de sensibilidad para las variables edad y mortalidad (= mort.) máximas (= Máx.) y mínimas (= Mín.). PH = pérdida de hábitat; Det r = r determinístico; PE = probabilidad de extinción; SD = desvío estándar; Estoc r = r estocástica; N = tamaño poblacional luego de 100 años; TE = tiempo de extinción.

	Control	Mín. edad	Máx. edad	Mín. mort.	Máx. mort.	Máx. PH
Det r	0,117	0,026	0,120	0,369	-0,331	0,117
PE	0	0	0	0	1	1
SD P ext.	0	0	0	0	0	0
Estoc r	0,114	0,030	0,099	0,373	0	0,115
SD Estoc r	0,123	0,130	0,123	0,123	0	0,126
N	13661,92	11616,22	13675,57	13861,57	0	0
SD (N)	493,98	2455,60	381,76	58,87	0	0
TE	0	0	0	0	17	68
DS (TE)	0	0	0	0	4	9

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN

La Lagartija de las dunas es una especie con categoría de vulnerable a nivel nacional, endémica de las dunas costeras de las provincias de Buenos Aires y Río Negro, con poblaciones fragmentadas y bajas densidades naturales. Como muchas otras especies de reptiles en Argentina, las mayores amenazas para esta lagartija incluyen principalmente a la fragmentación y la pérdida de sus hábitats naturales (Dadón, 2002; Iribarne *et al.*, 2001; Vega *et al.*, 2000; Chevez & Kacoliris, 2008; Avila *et al.*, 2000). Los resultados de aquellas simulaciones de AVP que parten de parámetros conservadores, sugieren que las poblaciones podrían encontrarse estables y sin riesgos de extinción para los próximos 100 años, bajo las condiciones planteadas. Dentro de los parámetros poblacionales determinísticos, se puede apreciar una tasa de crecimiento poblacional positiva, lo cual en definitiva, y teniendo en cuenta los tamaños poblacionales observados, conduciría a un aumento poblacional sostenido hasta la capacidad de carga del ambiente. Los valores determinísticos observados se condicen de alguna manera con los resultados obtenidos en la evaluación temporal de la densidad, en la cual no se observaron diferencias significativas en el transcurso de dos años (ver capítulo V). Por lo tanto, estos resultados estarían reflejando una población en equilibrio o estabilizada. A pesar de que, como ya se menciona anteriormente en el capítulo V, dos años es muy poco tiempo como para poder interpretar tendencias demográficas en forma robusta, los resultados obtenidos quedan sustentados, en su conjunto, por los resultados del modelo de viabilidad poblacional desarrollado.

Con respecto a los valores poblacionales estocásticos, no se observan diferencias importantes, en los valores de r , al comparar con los resultados obtenidos a partir de los modelos determinísticos, ni tampoco al comparar entre aquellos modelos en los que se incluyó una disminución de K como producto de la reducción del hábitat, con respecto a

los modelos en los que no se modificó K. En todos los modelos, r fue siempre positivo, lo cual refleja una población estabilizada y con un leve crecimiento. Sin embargo, al considerar una disminución del hábitat conservadora y específica por sector (considerando las reducciones históricas en cada una de las barreras medanosas), se puede apreciar una reducción considerable del tamaño poblacional, en algunos casos hasta aproximadamente un medio de los valores originales, en el transcurso de 100 años.

Con respecto a los modelos de sensibilidad podemos destacar varias observaciones. Los modelos relacionados con las edades de reproducción máximas y mínimas, demuestran que esta variable no parece tener un efecto importante sobre el modelo control. Esto significa que dentro de los rangos probables de edad máxima de reproducción para la especie, no se observan variaciones importantes en r ni en el tamaño poblacional final luego de 100 años. Con respecto a las variables mortalidad y reducción en K, podemos observar un efecto importante sobre el modelo control. Cuando se modela con las mortalidades mínimas, no se observan variaciones importantes en la dinámica poblacional de la especie, aunque se puede apreciar un aumento en r que tiende a mostrar una población más estable aún, o con tasas de recuperación más elevadas, con respecto a lo que se observa en el resto de los modelos. Esto es esperable teniendo en cuenta la disminución en la mortalidad planteada. Sin embargo, cuando se trabaja con la mortalidad máxima, la probabilidad de extinción alcanza el valor de uno, con un tiempo promedio de extinción \pm DS, de 17 ± 4 años, mientras que la tasa de crecimiento poblacional r se vuelve negativa, indicando una clara reducción sostenida en el tamaño poblacional. Este resultado no se condice con lo observado en los trabajos y evaluaciones de densidad realizados en el capítulo V, en los cuales se puede observar que la población podría encontrarse en equilibrio. El nivel de declive poblacional observado mediante este modelo, contrastado con los resultados

observados en los análisis de densidad, hace pensar que los valores reales de mortalidad para *L. multimaculatus* se acercaría más a los valores mínimos o promedio. Sin embargo, y volviendo al punto de que el análisis temporal de la densidad cuenta con pocos puntos (apenas dos años), las diferencias observadas ponen en relieve la necesidad de estimar a futuro estos valores en forma más precisa, a fin de obtener mayor robustez en el modelo.

Con respecto al modelo de sensibilidad para testear el efecto de la variable, disminución en K (producto de la pérdida de hábitat), es importante resaltar que, ante una disminución drástica del hábitat (al considerar los valores máximos posibles), la probabilidad de extinción para la especie muestra valores de uno, mientras que el tiempo promedio de extinción se sitúa entre los 68 ± 9 años. Es importante, sin embargo, destacar que tales tasas de pérdida del hábitat resultan irreales en la población modelada (Mar Chiquita), debido a que se trata de una Reserva Natural, y por lo tanto la mayor amenaza, que sería la pérdida de hábitat por desarrollo urbano, que fue la que principalmente se tuvo en cuenta para modelar la máxima reducción de K, se encontraría anulada. Sin embargo, el resultado observado resulta alarmante, y debe ser considerado principalmente para otros sectores de la costa en los cuales tal reducción potencial del hábitat podría ser factible.

En conclusión, los resultados obtenidos a través del modelo resaltan la importancia de continuar los esfuerzos de monitoreo para la especie, recolectar nueva información de carácter básico, a nivel poblacional, principalmente en lo referente a las tasas de mortalidad de la especie, a fin de desarrollar modelos más robustos. También resulta importante resaltar que, independientemente del estado actual de la población, la reducción del hábitat es y seguirá siendo la mayor amenaza para la especie, pudiendo provocar la extinción de poblaciones locales, en plazos cortos de tiempo (no mayores a 100 años). Otra variable a analizar en futuros estudios es el grado de endogamia y

aislamiento genético de las poblaciones relictuales de esta especie, las cuales no fueron modeladas por falta de información al respecto, pero que podrían empeorar el escenario modelado para esta lagartija.

ANEXO I

Modelos de Análisis de Viabilidad Poblacional utilizando el VORTEX

El programa VORTEX es una simulación de los efectos de fuerzas determinísticas como también demográficas, eventos ambientales y genéticos estocásticos sobre poblaciones silvestres. Es un intento de modelar muchos de los vórtices de extinción que pueden arriesgar la persistencia de una población. VORTEX simula a una población haciéndola atravesar una serie de eventos que describirían su ciclo anual: selección de parejas, reproducción, mortalidad, incremento en edad, migraciones entre poblaciones, remociones, suplementación, y la truncación en la capacidad de carga. Las simulaciones son repetidas muchas veces a fin de generar una distribución de los destinos que la población puede experimentar (Lacy & Pollak, 2005).

VORTEX es un modelo basado en individuos. O sea, el programa crea una representación para cada animal en su memoria y sigue al mismo a través de cada año de su línea vital. VORTEX toma en cuenta el sexo, edad, y parentesco de cada animal. Los eventos demográficos (nacimientos, determinación sexual, reproducción, dispersión, y muerte) son modelados para cada animal en cada año de la simulación en donde los eventos ocurren (Lacy & Pollak, 2005).

VORTEX modela los procesos estocásticos que actúan sobre la demografía de la población, determinando la ocurrencia de eventos probabilísticos como la reproducción, tamaño de las camadas, determinación sexual, y muerte con un generador de números *pseudo* azarosos (obtenido de Maier, 1991).

VORTEX puede modelar las fluctuaciones anuales en las tasas de nacimientos y muertes y en la capacidad de carga como resultado de variación ambiental. Para modelar la variación ambiental, cada parámetro demográfico es asignado a una

distribución con valores medios y desvíos especificados por el usuario. Las fluctuaciones anuales en las probabilidades de reproducción y mortalidad son modeladas como distribuciones binomiales. La variación ambiental en la capacidad de carga es modelada como una distribución normal (Lacy & Pollak, 2005).

Las catástrofes son modeladas en VORTEX como eventos al azar que ocurren de acuerdo a las probabilidades especificadas (Lacy & Pollak, 2005).

VORTEX incorpora varios procesos determinísticos en adición al promedio de las tasas de mortalidad y nacimiento. La densidad-dependencia es modelada especificando una capacidad de carga del hábitat. Cuando la población excede la capacidad de carga, se adiciona mayor mortalidad hasta el límite de la capacidad de carga. La densidad-dependencia en la reproducción es modelada especificando la proporción de hembras adultas que tienen camadas cada año como una función del tamaño poblacional (Lacy & Pollak, 2005).

RESUMEN Y SINTESIS DE CONCLUSIONES

MÓDULO I: ECOLOGÍA ESPACIAL

Capítulo I. Uso de hábitat

En el primer capítulo se estudiaron los principales patrones de uso del microhábitat de la población de *L. multimaculatus* que habita en la reserva provincial de Mar Chiquita. Se uso como variable distintiva del microhábitat a la cobertura de la vegetación, la cual fue agrupada en 10 categorías. El número de categorías seleccionado estuvo basado en la observación previa de los principales patrones de preferencias en la especie estudiada, así como también, en los requerimientos del método utilizado. Se aplicó un modelo de uso-disponibilidad sobre la hipótesis nula de uso al azar de los diferentes microhábitats. Para todos los análisis desarrollados, se utilizaron modelos nulos. Los patrones fueron comparados entre categorías de individuos. También se analizaron las diferencias en cuanto al uso de microhábitats ante la presencia de potenciales predadores, es decir, se evaluó la existencia de diferencias entre los sitios en los cuales las lagartijas se hallaron posadas en un primer momento, y el sitio hacia el cual se dirigieron los individuos luego del contacto con un predador potencial. Por último se evaluó la amplitud y solapamiento del nicho espacial. Las principales conclusiones que se deducen de los resultados son las siguientes:

- La Lagartija de las dunas no utiliza los microhábitats en función de su disponibilidad, observándose diferencias significativas entre los valores de uso y disponibilidad.
- Los microhábitats con ausencia de CV (0 hasta 1 %) y microhábitats con elevada CV (51 hasta 100 %) son rechazados.
- Microhábitats con baja a media CV (1 hasta 40 %) son preferidos.
- Los microhábitats mas rechazados son lo de CV mayores a 51 %.
- Los microhábitats mas preferidos son los de CV de 21 a 30 % para el caso de machos y hembras, mientras que para juveniles son los de 31 a 40 %.
- No se observan diferencias significativas en cuanto a la selección de microhábitats entre machos, hembras e individuos juveniles.
- Sin embargo, se puede observar una leve tendencia de los juveniles a ubicarse en sectores con mayor CV con respecto a machos y hembras. Esto se evidencia en los valores del Índice de Jacobs, para la categoría de CV de 41 a 50 %. En la misma se observan valores negativos tanto para machos como para hembras (los cuales estarían rechazando este microhábitat) mientras que los juveniles muestran un valor positivo, que aunque bajo, estaría evidenciando una selectividad en baja frecuencia.
- Ante el contacto con un predador terrestre, las lagartijas prefieren desplazarse a sitios de mayor CV con respecto al punto en el que se hallaban inicialmente.
- La amplitud de nicho (tomando como variable las categorías de CV analizadas) no muestra diferencias entre categorías de individuos, manteniéndose en el rango de 0,33 y 0,58.
- Los valores de solapamiento de nichos son altos, mostrando valores en un rango de entre 93 a 97 %.

- Los microhábitats preferidos por las lagartijas están compuestos por 19 especies de plantas (70 % del total de especies registradas en el área).
- Dos grandes grupos de especies vegetales fueron reconocidas en los microhábitats preferidos por las lagartijas: 1) microhábitats dominados por *Panicum racemosum* en asociación con *Calycera crassifolia*; y 2) microhábitats dominados por *Spartina ciliata*.
- *Panicum racemosum* es la especie vegetal más frecuente (83 %) en los microhábitats utilizados.
- Los patrones observados parecen estar relacionados con el comportamiento de escape de la especie, principalmente con la capacidad para enterrarse bajo la arena. Microhábitats abiertos ofrecen buena visibilidad, la posibilidad de enterrarse bajo la arena y refugios en forma de matas.

Capítulo II: Selección de rasgos claves de la vegetación

El segundo capítulo es consecuencia directa de las observaciones realizadas durante el desarrollo del estudio que finalizó en el primer capítulo de esta tesis. En este segundo capítulo se estudiaron las principales preferencias de esta lagartija, por aspectos que tienen que ver con la fisonomía de las especies vegetales utilizadas, específicamente con el tipo vegetal y con el tamaño de matas que la especie utiliza a modo de refugios ante la presencia de predadores o para escapar a temperaturas extremas. Al igual que en el capítulo anterior, se aplicaron modelos de uso-disponibilidad para evaluar las preferencias. Como anexo a este estudio se evaluaron en forma preliminar los principales aspectos del comportamiento de escape de esta especie en relación a variables espaciales. También se realizaron comparaciones entre categorías de individuos. Las principales conclusiones que se desprenden de los resultados se resumen a continuación.

- Aproximadamente la mitad de los individuos (205 de 395 individuos) registrados fueron hallados utilizando matas de pastos.
- De entre estos, un 35 % fue hallado posado en una mata, mientras que un 17 % fue observado corriendo hacia una mata ante la presencia de un observador.
- Todas las matas de pastos registradas correspondieron a la especie *Spartina ciliata*.
- La proporción en la cual las lagartijas utilizan cada categoría de tamaño de matas es diferente con respecto a la disponibilidad de las mismas, evidenciando la existencia de preferencias.
- Las lagartijas prefieren matas de tamaño pequeñas, medianas y grandes.
- Las matas muy pequeñas son rechazadas, mientras que las matas más grandes son utilizadas en función de su disponibilidad.
- En resumen, los tamaños de matas mas preferidos son aquellos de tamaños intermedios.
- Una posible explicación a estas preferencias estaría relacionada con el equilibrio entre refugio y visibilidad que ofrecerían los diferentes tamaños de matas (siendo las de tamaño intermedio, las más equilibradas).
- La densidad de matas en el área de estudio es de 12 individuos por hectárea, mientras que la densidad de las matas preferidas por las lagartijas es de siete matas por hectárea.
- No se observa una relación significativa entre la LHC de las lagartijas y el tamaño de las matas.
- El 59 % de las lagartijas detectadas se encontraron a distancias menores a 50 m con respecto a una mata.
- La distancia media de las lagartijas con respecto a la mata más cercana fue de $19,7 \pm 21,8$ m.

- Ante la presencia de predadores potenciales (en este caso, simulados por los observadores), las lagartijas corrieron a refugiarse debajo de una mata, salvo en aquellas circunstancias en las cuales las matas se hallaron a más de 14 m con respecto a la posición original del individuo. En tales casos, las lagartijas prefirieron enterrarse bajo la arena por sobre correr hacia una mata.
- Las distancias medias a las matas son similares al comparar machos con hembras.
- No se observan relaciones significativas entre la LHC de los individuos y la distancia a la mata más cercana.
- Considerando los microhábitats utilizados por las lagartijas en relación a los tipos vegetales, se observan diferencias significativas entre uso y disponibilidad.
- Las lagartijas prefieren microhábitats formados únicamente por hierbas, evitando microhábitats formados por arbustos o árboles y microhábitats formados por una combinación de hierbas, arbustos y árboles.
- Al igual que en el capítulo I, los patrones observados parecen estar, en gran parte, relacionados con el comportamiento de escape de la especie, siendo que microhábitats herbáceos facilitan el comportamiento de enterrarse bajo la arena.

Capítulo III: Disponibilidad de hábitat

El tercer capítulo fue de carácter más bien descriptivo. Mediante el análisis de imágenes satelitales se analizó la disponibilidad (en área total) de los diferentes hábitats presentes en el sistema de dunas de la provincia de Buenos Aires. El objetivo final de este capítulo fue el de cuantificar el hábitat disponible para la especie así como también el grado de reducción del mismo a nivel histórico. Para esto se utilizó la información sobre uso del espacio generada en el capítulo I. También se realizaron comparaciones, en cuanto a disponibilidad de los diferentes tipos de hábitat, entre las dos principales

Barreras medanosas de la provincia de Buenos Aires. Los resultados y conclusiones de este capítulo se resumen a continuación:

- El área total de hábitats aptos para la especie en las dos grandes Barreras medanosas suma aproximadamente un total de 50.523 ha (33 % del total de categorías de cobertura).
- La disminución total de hábitats costeros por desarrollo urbano/periurbano (16.582 ha) y/o por la implantación de especies arbóreas exóticas (13.949 ha) fue en total de 30.531 ha (20 % del total de categorías de cobertura).
- Se puede apreciar una diferencia significativa entre las Barreras oriental y austral.
- En la Barrera oriental, la reducción total fue del 39 %, mientras que en la Barrera austral fue apenas del 7 %.
- La tasa de reducción del hábitat, considerando que el proceso de desarrollo de los ambientes costeros comenzó hace 100 años, habría sido en promedio de un 0,2 % anual.
- El principal problema para la especie estaría representado por la reducción sufrida en el hábitat. Por lo tanto, las políticas actuales de manejo deberían enfocarse principalmente en la protección del hábitat costero de dunas.

Capítulo IV: Área vital y solapamiento

En el cuarto capítulo se aplicó el método del mínimo polígono convexo para estimar y evaluar los patrones de área vital y solapamiento. A pesar de que por cuestiones metodológicas no se obtuvieron cantidades importantes de detecciones a nivel individual, sí se obtuvieron cantidades importantes de individuos, lo cual en definitiva resulta clave para plantear patrones generales sobre los cuales se puedan articular futuros estudios más específicos. Al igual que en los capítulos anteriores, se

realizaron comparaciones entre categorías de individuos. Los resultados y conclusiones se resumen adelante:

- Se observaron áreas de actividad pequeñas, cuyos promedios están en el rango de $45,90 \pm 74,37 \text{ m}^2$ para machos y $39,87 \pm 79,57 \text{ m}^2$ para hembras.
- El tamaño del área de actividad para machos y hembras no mostró diferencias al considerar al grupo total de individuos.
- No se observaron relaciones significativas entre el tamaño de los individuos (LHC) y el tamaño del área de actividad.
- El gran DS observado fue debido a unos pocos individuos que presentaron áreas de actividad extremadamente mayores al promedio de los individuos.
- Un análisis descartando estos individuos extremos, mostró diferencias significativas entre machos y hembras.
- Los valores de solapamiento son altos en todos los casos y no muestran diferencias significativas al comparar entre diferentes categorías de individuos.
- Es probable que los patrones observados estén relacionados con el sistema social de la población. Sin embargo, información auxiliar es necesaria a fin de profundizar el entendimiento acerca de los mismos.

MÓDULO II: DINÁMICA POBLACIONAL

Capítulo IV: Densidad

En este capítulo se analizó la densidad a un nivel básico, con el simple objetivo de conocer el tamaño poblacional de varias poblaciones de esta especie, a la vez que se evaluaron los principales factores espaciales que pudieran estar afectando este parámetro básico (tanto en lo referente a los tipos de hábitats dentro de un mismo sector como a diferentes sectores de dunas dentro de las dos grandes Barreras medanosas en

Buenos Aires). También fue objetivo de este capítulo el de comparar la efectividad de los métodos aplicados para estimar la densidad, con el fin de seleccionar el más adecuado a formar parte en un plan de monitoreo para la especie. Los principales resultados quedan resumidos adelante:

- Los valores de densidad observados son bajos y se encuentran en el rango promedio de entre 2,1 y 6,3 ind / ha.
- No se observan diferencias significativas entre los valores de densidad estimados entre años (para la localidad Mar Chiquita) ni entre cada uno de los sectores de dunas.
- Los modelos de distancia que mejor explicaron el comportamiento de los datos fueron el Half-normal y el Hazard-rate.
- Con respecto a los modelos de captura-recaptura, los más explicativos fueron el modelo con variación temporal en la probabilidad de captura, tanto para los análisis de los datos registrados durante el año 2006 y el año 2008.
- No se observan diferencias espaciales ni temporales, al comparar los valores de densidad observados.
- No se observan relaciones entre la cobertura de pastizales laxos y los valores de densidad estimados en los diferentes tipos de dunas. Sin embargo, se puede observar una tendencia, que aunque no es significativa a nivel estadístico, evidencia un decline de la abundancia partiendo desde las dunas frontales hacia el interior del continente (hasta el ecotono con el pastizal).
- El tamaño total de individuos para toda la especie, en las dunas costeras de la provincia de Buenos Aires, sería de al menos unos 126.308 individuos.
- La ausencia de diferencias espaciales (locales y regionales) y temporales podrían estar indicando que las poblaciones se encuentran en equilibrio, o sea, que están estabilizadas.

Capítulo V: Viabilidad poblacional

El último capítulo resumió información de los primeros capítulos e integró también información de base previa sobre la especie estudiada. Este estudio fue el más abarcativo en términos geográficos incluyendo muestras representativas de las dos grandes barreras medanosas en la provincia de Buenos Aires (que debido a su extensión, representan aproximadamente un 80 % o mayor, del rango total de distribución para la especie). Sobre la base de esta información se generaron modelos predictivos en los cuales quedaron reflejados los principales parámetros poblacionales de la especie, a la vez que se modeló la viabilidad poblacional para los próximos 100 años. También se realizaron tests de sensibilidad orientados a entender cual, o cuales podrían ser las principales amenazas para esta lagartija. A continuación se resumen los principales resultados obtenidos:

- Las poblaciones de *L. multimaculatus* parecen estar estabilizadas a nivel poblacional, con una tasa de crecimiento levemente positiva y un tiempo generacional de aproximadamente tres años.
- La probabilidad de extinción fue nula en aquellos modelos que partieron de parámetros conservadores (es decir valores mínimos o promedios).
- Los valores estocásticos de r fueron similares al valor determinístico de r y no mostraron diferencias importantes entre sectores.
- Los modelos con reducción de hábitat media, evidenciaron una reducción continua del tamaño poblacional específico por sitio, pero la probabilidad de extinción se mantuvo en el valor de cero.
- El test de sensibilidad mostró un bajo efecto de las variables edad mínima y máxima de la primera reproducción, sobre los valores calculados tanto determinísticos como estocásticos.
- El test de sensibilidad para la variable mortalidad máxima, mostró un efecto

importante sobre los parámetros poblacionales, llegando a mostrar valores negativos de r y valores de probabilidad de extinción iguales a uno.

- Lo mismo ocurre al modelar el máximo valor de pérdida de hábitat.
- Los resultados demuestran la necesidad de promover estudios orientados a evaluar en forma más precisa parámetros como la mortalidad, y variables como el grado de reducción del hábitat.
- También es necesario incorporar información acerca de la genética poblacional de la especie.

SÍNTESIS FINAL

Aporte a los objetivos generales

Como se ha visto a lo largo de este documento, los resultados obtenidos en los diferentes capítulos nos muestran una especie con altos requerimientos espaciales, es decir, con un alto grado de especialización en cuanto a sus preferencias por determinados sectores y elementos del hábitat. Sin embargo, los requerimientos por tamaños importantes de área no parecen ser significativos, pudiendo los individuos, desarrollar sus actividades vitales en espacios pequeños. Una síntesis de estas observaciones quedaría explicada en parte por la escasa disponibilidad de hábitats y microhábitats aptos para la especie en el sistema de dunas. Sin embargo, y no menos importante, hay que destacar también una probable relación entre los patrones espaciales observados y un componente histórico de la especie expresado en el comportamiento y las adaptaciones para la vida en la arena.

Con respecto a la dinámica de la población, se pudo observar que, a pesar de que esta especie se presenta en bajas densidades, estas se encuentran equilibradas. Nuevamente en este caso, es posible hablar de un factor espacial relacionado a este

parámetro poblacional básico, en el sentido de que la cantidad relativa de hábitat disponible por unidad de área, estaría manteniendo las bajas densidades observadas. Sin embargo, la disponibilidad total de hábitat, estaría siendo suficiente como para mantener poblaciones importantes, en términos de viabilidad.

Otro aspecto de la dinámica a resaltar, es la ausencia de diferencias individuales en los parámetros poblacionales y en las variables autoecológicas evaluadas. Estas similitudes podrían encontrarse relacionadas nuevamente con un factor espacial de escasas de áreas aptas, en la cual los individuos tendrían que solapar sus espacios vitales. En el supuesto caso de que esta hipótesis fuera cierta, las principales diferencias podrían estar expresadas por variables comportamentales y la existencia de diferentes jerarquías de individuos. Esto puede vislumbrarse, aunque sin certezas, de la observación de los patrones de áreas vitales, en los cuales se observan diferencias importantes entre los individuos. Sin embargo es necesario destacar que aunque no se observan diferencias estadísticamente significativas, si se observan tendencias y clinas, las cuales por ahora, solo pueden ser consideradas de manera subjetiva. Consecuentemente, este punto requiere el planteo de nuevos estudios, sobre todo experimentales a fin de determinar si las observaciones se encuentran relacionadas principalmente con la historia natural de la especie, o si simplemente reflejan artefactos de la metodología aplicada.

Con respecto al segundo objetivo general planteado, podemos observar un aporte fundamental en la información y los resultados obtenidos en el capítulo VI, en el cual se compendia información del resto de los capítulos. Dos conclusiones se desprenden de los resultados observados. La primera es que las poblaciones no parecen estar en peligro crítico al momento presente. Esto significa que las mismas se encontrarían en equilibrio y, por lo tanto, aún son posibles y necesarios los esfuerzos de conservación orientados a la protección de esta especie. El segundo punto es que resulta necesario mantener y

profundizar los estudios en este campo (o sea, en el desarrollo de modelos demográficos y de viabilidad). Mantener en el sentido de promover el monitoreo poblacional de esta lagartija a fin de detectar tendencias y corregir de esta manera los modelos de viabilidad planteados. Profundizar en el sentido de reevaluar aquellos parámetros y variables poco robustos, por provenir de fuentes auxiliares de información (es decir, de observaciones en especies relacionadas).

Como conclusión final consideramos necesario mantener a esta especie bajo la categoría de Vulnerable a nivel nacional, pero proponemos también, extender esta categoría a un ámbito internacional, como por ejemplo, IUCN.

EPÍLOGO

CONSIDERACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

La Lagartija de las dunas ha demostrado ser una especie carismática, tanto a escala local como regional. Así lo demuestran las experiencias educativas y talleres de conservación realizados en diferentes partidos de la costa bonaerense. Rasgos claves que aportan sustento a esta imagen son, entre otros:

- ✓ Su endemismo a nivel nacional y local (en las dunas costeras).
- ✓ Sus adaptaciones para la vida en la arena, las cuales dan cuenta de la relación evolutiva entre esta especie y su hábitat.
- ✓ Su gran especificidad por determinados tipos de microhábitats.
- ✓ Su sensibilidad a los disturbios antrópicos.
- ✓ Su relación con la flora autóctona.
- ✓ El conocimiento y aprecio que los pobladores locales demuestran por esta especie.

Todos estos atributos la convierten en una especie paraguas, es decir que, el esfuerzo necesario para conservarla es similar al esfuerzo necesario para conservar a las dunas en general. Por esta razón, al conservar a la Lagartija de las dunas, se estaría conservando también a todas las especies que comparten con ella el ecosistema dunícola.

Las poblaciones silvestres de *L. multimaculatus* no parecen estar seriamente comprometidas en términos de conservación. Los resultados de esta tesis muestran poblaciones estables, con una tasa de crecimiento poblacional levemente positiva. A pesar de que las densidades observadas son bajas, los tamaños poblacionales son aún importantes. Esto se debe a que, a pesar de la gran especificidad de hábitat que muestra

la especie, la disponibilidad de tales hábitats no ha alcanzado aún valores críticos. Sin embargo, la información existente hasta el momento no es determinante, ya que los escenarios planteados parten de parámetros conservadores. El principal factor de impacto estaría representado por la pérdida, recambio y fragmentación del hábitat, debida principalmente al desarrollo urbano. A este factor se suma la creciente actividad de travesías de vehículos doble tracción sobre las dunas, los cuales logran alcanzar y disturbar los sectores más aislados e inaccesibles, es decir, los últimos refugios naturales para esta lagartija.

Esta especie ha demostrado ser sensible a todos estos cambios, expresando disminuciones en su abundancia y extinciones locales (en sectores urbanizados). En consecuencia, resulta difícil definir en forma clara y definitiva el estado de conservación de la especie. Sin embargo, los resultados obtenidos resaltan la necesidad de profundizar los estudios, principalmente aquellos relacionados con:

- ✓ El efecto de los disturbios antrópicos sobre el *fitness* y la supervivencia/mortalidad.
- ✓ El efecto de tales disturbios sobre el comportamiento y la reproducción
- ✓ La conectividad entre fragmentos de hábitat.
- ✓ La disponibilidad de fragmentos de hábitat de diferentes tamaños.
- ✓ La viabilidad de poblaciones que habitan parches de hábitat pequeños y aislados.

Toda esta información permitirá definir en forma más concreta, el estado de conservación para la especie. Sin embargo, no hay que perder de vista que las categorías de conservación son dinámicas, y por lo tanto resultan necesarios monitoreos poblacionales continuados en el tiempo. Por esta razón, la presente tesis debe ser considerada como un punto de partida hacia futuras investigaciones que permitan profundizar los conocimientos básicos enmarcados en las ramas de ecología espacial, dinámica y viabilidad poblacional y biología de la conservación, a la vez que aporten

elementos concretos para la conservación de *L. multimaculatus* en particular, y del ecosistema de dunas en general.

LITERATURA CITADA

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En B. Petran & F. Csaki (Eds) *International Symposium on Information Theory* (pp. 267-281). Budapest, Hungary: Akademiai Kiado.
- Alberts, A. (1993). Lizard Tough Guys. *The Vivarium*, 5, 24-25.
- Anderson, D. R. (2003). Index values rarely constitute reliable information. *Wildlife Society Bulletin*, 3, 288-291.
- Attum, O. A. & Eason, P. K. (2006). Effects of vegetation loss on a sand dune lizard. *Journal of Wildlife Management*, 70, 27-30.
- Avila, L.J., Montero R. & Morando, M. (2000). Caracterización de las lagartijas y anfibenas de Argentina. En Lavilla E.; E. Richard & G. Scrocchi (Eds). 2000. *Categorización de los anfibios y Reptiles de la República Argentina* (pp 51-74). Asociación Herpetológica Argentina.
- Avila, L. J., Morando, M., Perez, D. R. & Sites, J. W. (2009). A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanii* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa*, 2234, 39-55.
- Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S. N. (2004). 2004 IUCN Red List of Threatened Species. A Global Species Assessment. *IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK*. Disponible en http://www.iucn.org/themes/ssc/red_list_2004/GSAexecsumm_EN.htm.
- Baird, T. A., Acree, M. A. & Sloan, C. L. (1996). Age and gender-related differences in the social behavior and mating success of free-living collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Copeia*, 336-347.
- Baird, T. A. & Sloan, C. A. (2003). Interpopulation variation in the social organization of the female collared lizards, *Crotaphytus collaris*. *Ethology*, 109, 879-894.
- Baltrosser, W. H. & Best, T. L. (1990). Seasonal occurrence and habitat utilization by lizards in southwestern New Mexico. *Southwestern Naturalist*, 35, 377-384.
- Beauchamp, B., Wone, B., Bros, S. & Kutilek, M. (1998). Habitat use of the flat-tailed horned lizard (*Phrynosoma mcallii*) in a disturbed environment. *Journal of Herpetology*, 32, 210-216.
- Bertonatti, C. & Corcuera, J. (2000). *Situación Ambiental Argentina 2000*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre.
- Berven, K. A. & Grudzien, T. A. (1990). Dispersal in the wood frog (*Rana sylvatica*): implications for genetic population structure. *Evolution*, 44, 2047-2056.

- Bilenca, D. & Miñarro, F. (2004). *Identificación de áreas valiosas de pastizal (AVP's) en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y Sur de Brasil*. Buenos Aires, Argentina.: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Blázquez, M. C. & Rodríguez-Estrella, R. (1997). Factors influencing the selection of basking perches on cardon cacti by spiny-tailed iguanas (*Ctenosaura hemilopha*). *Biotropica*, 29, 344-348.
- Bó, M. S., Isacch, J. P., Malizia, A. I. & Martínez, M. M. (2001). Lista de mamíferos de la Reserva Mar Chiquita. En O. Iribarne (Ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas* (pp. 303-304). Mar del Plata, Argentina: Editorial MARTIN.
- Borges-Landáez, P. A. & Shine, R. (2003). Influence of Toe-Clipping on Running Speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian Scincid Lizard. *Journal of Herpetology*, 37, 592-595.
- Boyerski, V. (2001). Population estimates and habitat selection of flat-tail horned lizards, *Phrynosoma mcallii*, in the Coachella Valley Preserve, CA. *Astra. The UW-Eau Claire Research Journal*, 1, 32-43.
- Brown, A. & Pacheco, S. (2006). Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. En A. Brown, U. Martinez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera (Eds) *La Situación Ambiental Argentina 2005* (pp. 28-31). Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Brown, J. S. & Pavlovic, N. B. (1992). Evolution in heterogeneous environments: effects of migration on habitat specialization. *Evolutionary Ecology*, 6, 360-382.
- Buckland, S. T., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Laake, J. L., Borchers, D. L. & Thomas, L. (2001). *Introduction to Distance-sampling*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Burbrink, F. T., Phillips, C. A. & Heske, E. J. (1998). A riparian zone in southern Illinois as a potential dispersal corridor for reptiles and amphibians. *Biological Conservation*, 86, 107-115.
- Burgos, J. J. & Vidal, A. (1951). Los climas de la República Argentina según la nueva clasificación de Thornwite. *Meteoros*, 1, 3-32.
- Butler, M. A., Sawyer, S. A. & Losos, J. B. (2007). Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature*, 447, 202-205.
- Cabrera, A. L. (1941). Las comunidades vegetales de las dunas costaneras de la provincia de Buenos Aires. *D.A.G.I.*, 1, 1-44.
- Cabrera, A. L. (1976). *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Buenos Aires, Argentina: Editorial ACME. Tomo 2.
- Carr, L. W. & Fharig, L. (2001). effects on road traffic on two amphibian species of differing vagility. *Conservation Biology*, 15, 1071-1078.
- Carroll, S. P. & Fox, C. W. (2008). *Conservation biology. Evolution in action*. New York: Oxford University Press.

- Cei, J. M. (1986). *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas*. Torino, Italia: Museo Regionale di Scienze Naturali.
- Cei, J. M. (1993). *Reptiles del Noroeste, Noreste y Este de la Argentina. Herpetofauna de las Selvas Subtropicales, Puna y Pampas*. Torino, Italia: Museo Regionali di Scienze di Torino.
- Cei, J. M., Videla, F. & Vicente, L. (2003). From oviparity to viviparity: A preliminary note on the morphometric differentiation between oviparous and viviparous species assigned to the genus *Liolaemus* (Reptilia, Squamata, Liolaemidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41, 152-156.
- Chebez, J. C. & Kaccoliris, F. P. (2008). Lagartija de las Dunas. En J. C. Chebez (Ed) *Los que se van. Fauna argentina amenazada. Tomo 1* (pp. 274-276). Buenos Aires, Argentina: Albatros.
- Christian, K. A. & Waldschmidt, S. (1984). The relationship between lizards Home Range and body size: a reanalysis of the data. *Herpetologica*, 40, -68.
- Clark, A. G. & Seebeck, J. H. (1990). *Management and Conservation of Small Populations*. Brookfield, Illinois, USA: Chicago Zoological Society.
- Clark, T. W. (1989). Conservation Biology of the Black-Footed Ferret . *Philadelphia: Wildlife Preservation Trust International*.
- Clark, T. W., Warneke, R. M. & George, G. G. (1990). Management and conservation of small populations. En T. W. Clark & J. H. Seebeck (Eds) *Management and Conservation of Small Populations* (pp. 1-18). Brrokfield, Illinois, USA: Chicago Zoological Society.
- Converse, S. J. & Savidge, J. A. (2003). Ambient temperature, activity, and microhabitat use by Ornate Box Turtles (*Terrapene ornata ornata*). *Journal of Herpetology*, 37, 665-670.
- Cooch, E. & White, G. (2004). *Program MARK: a Gentle Introduction*. Available at <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.
- Cooper, W. E. (1994). Prey chemical discrimination, foraging mode, and phylogeny. En L. J. Vitt & E. R. Pianka (Eds) *Lizard Ecology* (pp. 95-116). New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Crump, M. L. & Scott, Jr. N. J. (1994). Standard Techniques for Inventory and monitoring. Visual Encounter Surveys. En W. R. Heyer, M. A. Donnelly, M. W. Mc Diarmid, L. C. Hayek & M. S. Foster (Eds) *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians* (pp. 84-92). Washington and London: Shmitsonian Institution Press.
- Cuadrado, M. (1999). Mating asynchrony favors no assortative mating by size and serial-type polygyny in common chameleons, *Chamaeleo chamaeleon*. *Herpetologica*, 55, 523-530.
- Cuadrado, M. (2001). Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). *Journal of Zoology*, 255, 425-435.
- Dadón, J. R. (2002). Las zonas costeras, una frontera renovada. *Fronteras*, 1, 17-19.

- Danielson, B. J. (1991). Communities in a landscape: the influence of habitat heterogeneity on the interaction between species. *The American Naturalist*, 138, 1105-1120.
- Dias, E. J. R. & Rocha, C. F. D. (2004). Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric Whiptail Lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from Northeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 38, 586-588.
- Dickinson, H. C. & Fa, J. E. (2000). Abundance, demographics and body condition of a translocated population of St Lucia whiptail lizards (*Cnemidophorus vanzoi*). *Journal of Zoology*, 251, 187-197.
- Dickinson, H. C., Fa, J. E. & Lenton, S. M. (2001). Microhabitat use by a translocated population of St Lucia whiptail lizards (*Cnemidophorus vanzoi*). *Animal Conservation*, 4, 143-156.
- Eadie, J. M. & Fryxell, J. M. (1992). Density dependence, frequency dependence, and alternative nesting strategies in goldeneyes. *American Naturalist*, 140, 621-641.
- Etheridge, R. (2000). A Review of Lizards of the *Liolaemus wiegmanni* Group (Squamata, Iguania, Tropicuridae), and a History of Morphological Change in the Sand-Dwelling Species. *Herpetological Monographs*, 14, 293-352.
- Fairbridge, R. W. (1970). World paleoclimatology of the Quaternary. *Revue de Geographie Physique et de Geologie Dynamique*, 12, 97-104.
- Fasano, J. L., Hernandez, M. A., Isla, F. & Schnak, E. (1982). *Aspectos evolutivos y ambientales de la Laguna de Mar Chiquita*. Bordeaux, Francia, 8 - 14 de Septiembre de 1981: Actas Simposio Internacional sobre las lagunas costeras, SCOR/LABO/UNSECO.
- Ferner, J. W. (1974). Home-range size and overlap in *Sceloporus undulatus erythrocheilus* (Reptilia: Iguanidae). *Copeia*, 1974, 332-337.
- Fidalgo, F. & Tonni, E. (1979). *Aspectos paleoclimáticos del Pleistoceno Tardío-Reciente en la prov. de Bs. As. II*. La Plata: Reunión Informativa del Cuaternario Bonaerense (Trenque Lauquen). Resúmenes CIC.
- Fitch, H. (1970). Reproductive cycles of lizards and snakes. *University of Kansas, Museum of Natural History, Miscelanean Publications*, 78, 1-76.
- Frutos, N. (2001). *Actividad diaria y Dominio Vital ("Home Range") en Liolaemus koslowsky Etheridge, 1993 (Squamata, Iguania, Tropicuridae)*. Tesis de Licenciatura en Ciencias biológicas. Santa Fé, Argentina: Facultad de Humanidades y Ciencias. Universidad Nacional del Litoral.
- Frutos, N., Camporro, L. A. & Avila, L. J. (2007). *Ámbito de hogar de Liolaemus melanops Burmeister, 1888 (Squamata: Liolaemini) en el centro de Chubut, Argentina*. *Gayana*, 71, 142-149.
- Fuentes, E. R. (1981). Depredadores, competidores y alimento como factores en la ecología de *Liolaemus* en Chile central. *Medio Ambiente (Chile)*, 5, 22-27.

- Funk, W. C., Almeida-Reinoso, D., Nogales-Sornosa, F. & Bustamante, M. R. (2003). Monitoring population trends of *Eleutherodactylus* frogs. *Journal of Herpetology*, 37, 245-256.
- Galdino, C. A. B., Pereira, E. G., Fontes, A. & Van Sluys, M. (2006). Defense behavior and tail loss in the endemic lizard *Eurolophosaurus nanuzae* (Squamata, Tropicuridae) from southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 5, 25-30.
- Garshelis, D. L. (2000). Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. En L. I. Boitani & K. Fuller (Eds) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences* (pp. 111-164). New York, USA: Columbia University Press.
- Gaston, K. J. (1994). *Rarity*. London, UK: Chapman and Hall.
- Giles, B. E. & Goudet, J. (1997). Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: Estimation of spatiotemporal effects in a successional plant species. *American Naturalist*, 149, 507-526.
- Gillis, R. (1991). Thermal biology of two populations of red-chinned lizards (*Sceloporus undulatus erythrocheilus*) living in different habitats in southcentral Colorado. *Journal of Herpetology*, 25, 18-23.
- Gilpin, M. E. & Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: processes of extinction. En M. E. Soulé (Ed) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (pp. 19-34). Sunderland, MA: Sinauer.
- Goodman, D. (1987). The demography of chance extinction. En M. E. Soulé (Ed) *Viable Populations for Conservation* (pp. 11-34). Cambridge, USA: Cambridge University Press.
- Gotelli, N. J. & Graves, G. R. (1996). *Null Models in Ecology*. Washington D. C., USA: Smithsonian Institution Press.
- Grant, T. J. & Doherty Jr., P. F. (2005). Monitoring of the flat-tailed horned lizard with methods incorporating detection probability. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1050-1056.
- Green, G. A., Livezey, K. B. & Morgan, R. L. (2001). Habitat Selection by Northern Sagebrush Lizard (*Sceloporus graciosus graciosus*) in the Columbia Basin, Oregon. *Northwest Naturalist*, 82, 111-115.
- Haenel, G. J., Smith, L. C. & John-Alder, H. B. (2003). Home-range analysis in *Sceloporus undulatus* (Eastern Fence Lizard). I. Spacing patterns and the context of territorial behavior. *Copeia*, 99-112.
- Halloy, M. (1996). Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropicuridae), a South American Lizard. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 32, 43-57.
- Halloy, M., Etheridge, R. & Burghardt, G. M. (1998a). To bury in sand: Phylogenetic relationships among lizard species of the Boulengeri group, *Liolaemus* (Reptilia:

- Squamata: Tropicuridae), based on behavioral characters. *Herpetological Monographs*, 12, 1-37.
- Halloy, M. & Robles, C. (2002). Spatial distribution in a neotropical lizard *Liolaemus quilmes* (Tropicuridae): site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 38, 118-119.
- Hanski, I. (1988). Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 23-36.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation Dynamics. *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87, 209-219.
- Hanski, I. & Gilpin, M. E. (1997). *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics & Evolution*. London, UK: Academic Press.
- Hanski, I. A. & Gilpin, M. E. (1991). Metapopulation dynamics: A brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42, 3-16.
- Hastings, A. & Higgins, K. (1994). Persistence of transients in spatially structured ecological models. *Science*, 263, 1133-1136.
- Hayne, D. W. (1949). Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy*, 30, 1-18.
- Hedrick, P. W. & Gilpin, M. E. (1997). Genetic effective size of a metapopulation. En I. Hanski & M. Gilpin (Eds) *Metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution* (pp. 166-181). New York, USA: Academic Press.
- Hels, T. & Buchwald, E. (2001). The effect of roadkills on amphibian population. *Biological Conservation*, 99, 331-340.
- Hitchings, S. P. & Beebee, T. J. C. (1998). Loss of genetic diversity and fitness in common toad (*Bufo bufo*) populations isolated by inimical habitat. *Journal of Evolutionary Biology*, 11, 269-283.
- Holm, S. A. (1979). A simple sequential rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, 65-70.
- Holt, R. D. (1987). Population dynamics and evolutionary processes: the manifold roles of habitat selection. *Evolutionary Ecology*, 1, 331-347.
- Holt, R. D. (1997). From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity. En I. Hanski & M. Gilpin (Eds) *Metapopulation biology* (pp. 149-164). New York, USA: Academic Press.
- Holt, R. D. & Gaines, M. S. (1992). The analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: Implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6, 433-447.
- Holz, S. C. (1995). *Relación entre la geomorfología, la vegetación y los suelos de las dunas costeras de Mar Chiquita*. Facultad de Ciencias Exactas y naturales, Universidad Nacional de Mar Del Plata.

- Howard, R., Williamson, I. & Mather, P. (2003). Structural aspects of microhabitat selection by the skink *Lampropholis delicata*. *Journal of Herpetology*, 37, 613-617.
- Huey, R., Dunham, A., Overall, K. & Newman, R. (1990). Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiological Zoology*, 63, 845-872.
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science*, 184, 1001-1003.
- Huey, R. B. (1991). Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist*, 137, 91-115.
- Huey, R. B., Pianka, E. R. & Schoener, T. W. (1983). *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism*. Massachusetts, USA: Harvard University Press.
- Iribarne, O., Bachmann, S., Canepuccia, A., Comparatore, V., Farias, A., Isacch, J. P., Moreno, V. & Vega, L. (2001). Recomendaciones para el manejo y conservación de la Reserva Mar Chiquita. En O. Iribarne (Ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita. características físicas, biológicas y ecológicas*. (pp. 311-318). Mar del Plata, Argentina: Editorial MARTIN.
- Isacch, J. P., Bo, M. S., Comparatore, V. M., Herrera, L. P., Vargas, R. J. & Martinez, M. M. (2001). Las aves de los pastizales costeros del sudeste de la provincia de Buenos Aires. En O. Iribarne (Ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita. características físicas, biológicas y ecológicas* (pp. 269-285). Mar del Plata, Argentina: Editorial MARTIN.
- Isla, F. I. & Gaido, E. S. (2001). Evolución geológica de la laguna de Mar Chiquita. En E. O. Iribarne (Ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas* (pp. 19-30). Mar del Plata, Argentina: Editorial MARTIN.
- Jaksic, F. M. (2001). Spatio temporal variation patterns of plants and animals in San Carlos de Apoquindo, central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 74, 477-502.
- Jaksic, F. M. & Nuñez, H. (1979). Escaping behavior and morphological correlates in two *Liolaemus* species of Central Chile (Lacertilia: Iguanidae). *Oecologia*, 42, 119-122.
- Jaksic, F. M., Nuñez, H. & Ojeda, F. P. (1980). Body proportions, microhabitat selection, and adaptive radiation of *Liolaemus* lizards in central Chile. *Oecologia*, 45, 178-181.
- James, C. D. (1991). Population dynamics, demography, and life history of sympatric scincid lizards (*Ctenotus*) in Central Australia. *Herpetologica*, 47, 194-210.
- Johnson, G. (2000). Spatial ecology of the eastern massasauga (*Sistrurus c. catenatus*) in a New York peatland. *Journal of Herpetology*, 64, 186-192.
- Kacoliris, F., Williams, J., Sánchez Véliz, G. & Rafael, A. (2008). Observaciones sobre el uso de cavidades en la arena por parte de la lagartija de los médanos (*Liolaemus multimaculatus*). *Cuadernos de Herpetología*, 22, 87-89.
- Kacoliris, F. P., Horlent, N. & Williams, J. (2006). Herpetofauna, Coastal Dunes, Buenos Aires Province, Argentina. *Check List*, 2, 15-21.

- Kacoliris, F. P. & Williams, J. D. Distribución actual y estado de conservación de las poblaciones relictuales de *Liolaemus multimaculatus* en la Provincia de Buenos Aires. VIII Congreso Argentino de Herpetología. Noviembre de 2007, Córdoba, Argentina. 2007.
- Kareiva, P. & Wennergren, U. (1995). Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 373, 299-302.
- Kaufmann, J. H. (1983). On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, 58, 1-20.
- Kerr, G. D. & Bull, C. M. (2006). Exclusive core areas in overlapping ranges of the sleepy lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behavioral Ecology*, 17, 380-391.
- Krebs, C. J. (1999). *Ecological methodology*. California, USA: Benjamin/Cummings.
- Laan, R. & Verboom, B. (1990). Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation*, 54, 251-262.
- Lacy, R. C. (1993). Impacts of inbreeding in natural and captive populations of vertebrates: Implications for conservation. *Perspectives in Biology and Medicine*, 36, 480-496.
- Lacy, R. C., Flesness, N. R. & Seal, U. S. (1989). Puerto Rican Parrot Population Viability Analysis. *Report to the U.S. Fish and Wildlife Service. Apple Valley, MN: Captive Breeding Specialist Group (SSC/IUCN)*.
- Lacy, R. C. & Lindenmayer, D. B. (1995). A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum, *Trichosurus caninus* Ogilby (Phalangeridae: Marsupialia), in south-eastern Australia. II. Loss of genetic variation within and between sub-populations. *Biological Conservation*, 73, 131-142.
- Lacy, R. C. & Pollak, J. P. (2005). *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50*. Brookfield, IL, USA: Chicago Zoological Society.
- Lagos, V. O., Contreras, L. C., Meserve, P. L., Gutiérrez, J. R. & Jaksic, F. M. (1995). Effects of Predation Risk on Space Use by Small Mammals: A Field Experiment with a Neotropical Rodent. *Oikos*, 74, 259-264.
- Lande, R. M. & Barrowclough, G. F. (1987). Effective population size, genetic variation, and their use in population management. En M. E. Soulé (Ed) *Viable Populations for Conservation* (pp. 87-123). Cambridge, USA: Cambridge University Press.
- Lavilla, E., Richard, E. & Scrocchi, G. (2000). *Categorización de los Anfibios y Reptiles de la República Argentina*. San Miguel de Tucumán, Argentina.: Asociación Herpetológica Argentina.
- Lindenmayer, D. B. & Lacy, R. C. (1995). Metapopulation viability of arboreal marsupials in fragmented old-growth forests: Comparison among species. *Ecological Applications*, 5, 183-199.
- Lott, D. F. (1991). *Intraespecific Variation in the Social Systems of Wild Vertebrates*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Maier, W. L. (1991). A fast pseudo random number generator. *Dr. Dobbs' Journal*, (May 1991), 7-152.
- Manly, B., McDonald, L. & Thomas, D. (1993). *Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies*. London, UK: Chapman & Hall.
- Manly, B. F. J. (1997). *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. London, UK: Chapman and Hall.
- Marcellini, D. & Mackey, J. P. (1970). Habitat preferences of the lizards *Sceloporus occidentalis* and *S. graciosus*. *Herpetologica*, 26, 51-56.
- Marsaglia, G. (1999). Rndom numbers for C: End at last? *available at* <http://groups.google.com/groups/sci.crypt/msg/b555f463a2959bb7>.
- Marsh, D. M. & Trenham, P. C. (2001). Metapopulation dynamics and amphibians conservation. *Conservation Biology*, 15, 40-49.
- Martins, E. P. (1994). Phylogenetic perspectives on the evolution of lizard territoriality. En L. J. Vitt & E. R. Pianka (Eds) *Lizard Ecology: historical and experimental perspectives*. New Jersey, USA: PUP, Princeton.
- Martori, R., Cardinale, L. & Vignolo, P. (1998). Growth in a population of *Liolaemus wiegmannii* (Squamata: Tropiduridae) in central Argentina. *Amphibia Reptilia*, 19, 293-301.
- Mc Ivor, C. C. & Odum, W. E. (1988). Food, Predation Risk, and Microhabitat Selection in a Marsh Fish Assemblage. *Ecology*, 69, 1341-1351.
- McNair, D. B. & Lombard, C. D. (2004). Population Estimates, Habitat Associations, and Management of *Ameiva polops* (Cope) at Green Bay, United States Virgin Islands. *Caribbean Journal of Science*, 40, 353-361.
- Medel, R. G., Marquet, P. A. & Jaksic, F. M. (1988). Microhabitat shifts of lizards under different contexts of sympatry: a case study with South American *Liolaemus*. *Oecologia*, 76, 567-569.
- Miller, P. S. & Lacy, R. C. (2005). *VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process*. Apple Valley, MN, USA: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Mirande, C., Lacy, R. & Seal, U. (1991). Whooping Crane (*Grus americana*) Conservation Viability Assessment. *Workshop Report. Apple Valley, MN: Captive Breeding Specialist Group (SSC/IUCN)*.
- Morris, D. W. (1988). Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology*, 2, 253-269.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, USA: Wiley.
- Nemes, S., Vogrin, M., Hartel, T. & Olleler, K. (2006). Habitat selection at the sand lizard (*Lacerta agilis*): Ontogenetic Shifts. *North-West Journal of Zoology*, 2, 17-26.

- Neu, C. W., Byers, C. R. & Peec, J. M. (1974). A technique for analysis of utilization availability data. *Journal of Wildlife Management*, 38, 541-545.
- Noreen, E. (1989). *Computer-intensive methods for testing hypothesis*. New York, USA: Wiley.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, 1-135.
- Paulisen, M. A. & Meyer, H. A. (2008). The effect of toe-clipping on the gecko *Hemidactylus turcicus*. *Journal of Herpetology*, 34, 282-285.
- Pechman, J. H. K. & Wilbur, H. M. (1994). Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica*, 50, 65-84.
- Perry, G. & Garland Jr, T. (2002). Lizard Home Ranges revisited: Effects of sex, body size, diet, habitat, and phylogeny. *Ecology*, 83, 1870-1885.
- Pianka, E. R. (1986). *Ecology and natural history of desert lizards*. New Jersey, USA: Princeton University Press.
- Piantoni, C. (2004). Edad y crecimiento de *Phrynomachus patagonicus* y *Homonota darwini*: un estudio basado en la esqueletocronología. *Tesis de Licenciatura. CRUB, Universidad nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche, Argentina.*
- Pledger, S. (2000). Unified maximum likelihood estimates for closed capture-recapture models for mixtures. *Biometrics*, 56, 434-442.
- Pledger, S., Geange, J., Hoare, J. & Pérez-Matus, A. (2007). *Resource Selection: Tests and Estimation using Null Models*. Disponible en www.mcs.vuw.ac.nz/research/publications/reports/mscs/mscs07-04.pdf.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H. & Weells, K. D. (1998). *Herpetology*. New Jersey, USA.: Prentice-Hall Inc.
- Pough, F. H., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H. & Wells, K. D. (2004). *Herpetology*. NJ, USA: Pearson Prentice Hall.
- Pulliam, H. R. & Danielson, B. J. (1991). Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population. *American Naturalist*, 137, 50-66.
- Rabinovich, J. E. (1980). *Introducción a la ecología de poblaciones animales*. México, D. F.: Compañía Editorial Continental.
- Reca, A., Úbeda, C. & Grigera, D. (1994). Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical*, 1, 17-28.
- Reynolds, J. D., Mace, G. M., Redford, K. H. & Robinson, J. G. (2001). *Conservation of exploited species*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Ringuelet, R. (1961). Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22, 151-170.
- Rocha, C. F. (1991). Composição do habitat e uso do espaço por *Liolaemus lutzae* (Sauria: Iguanidae) em uma área de Restinga. *Revista brasileira de biologia*, 51, 839-845.

- Rocha, C. F. (1995). Ecología termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropicuridae) em uma área de restinga do sudeste do Brazil. *Revista brasileira de biologia*, 55, 481-489.
- Rocha, C. F. D. (1998). Population dynamics of the endemic tropidurid lizard *Liolaemus lutzae* in a tropical seasonal restinga habitat. *Ciência e Cultura*, 50, 446-451.
- Rocha, C. F. D. (1999). Home Range of the Tropicurid lizard *Liolaemus lutzae*: sexual and body size differences. *Revista Brasileira de Biología*, 59, 125-130.
- Rorabaugh, J. C., Palermo, C. L. & Dunn, S. C. (1987). Distribution and relative abundance of the flat-tailed horned lizard (*Phrynosoma mcallii*) in Arizona. *Southwestern Naturalist*, 32, 103-109.
- Rose, B. (1982). Lizard home range: methodology and functions. *Journal of Herpetology*, 16, 253-269.
- Rosenzweig, M. L. (1991). Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist*, 137, 5-28.
- Ruby, D. E., Spotila, J. R., Martin, S. K. & Kemp, S. J. (1994). Behavioral responses to barriers by desert tortoises: implication for wildlife management. *Herpetological Monographs*, 8, 144-160.
- Sanchez, B. C. & Parmenter, R. R. (2002). Patterns of shrub dwelling arthropods diversity across a desert shrubland-grassland ecotone: a test of island biogeographic theory. *Journal of Arid Environments*, 50, 247-265.
- Schulte II, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Nuñez, H. (2004). The relationship between morphology, escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (Iguanidae: Tropicurinae*: Liolaemini). *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 408-420.
- Scott Newbold, T. A. (2007). Use of dung piles by the side-blotched lizard (*Uta stansburiana*). *Southwestern Naturalist*, 52, 616-619.
- Scott, N. J. (1976). The choice of perch dimensions by lizards of the Genus *Anolis* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, 10, 75-84.
- Seal, U. S. (1992). *Genetic Management Strategies and Population Viability of the Florida Panther (Felis concolor coryi)*. Apple Valley, MN: Captive Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 1, 131-134.
- Simberloff, D. A. (1986). The proximate causes of extinction. En D. M. Raup & D. Jablonski (Eds) *Patterns and Processes in the History of Life* (pp. 259-276). Berlin, Deutschland: Springer-Verlag.
- Simberloff, D. A. (1988). The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 473-511.
- Simonetti, J. & Ortiz, J. C. (1980). Dominio en *Liolaemus kuhlmani* (Reptilia: Iguanidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)*, 13, 167-172.

- Sinervo, B. & Lively, C. M. (1996). The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380, 240-243.
- Smith, M. H. & Scribner, K. T. (1990). Population genetics of the slider turtle. En J. Gibbons (Ed) *Life History and Ecology of the Slider Turtle* (pp. 74-81). Washington, D. C., USA: Smithsonian Institution Press.
- Soulé, M. (1976). Allozyme variation: its determinants in space and time. En F. J. Ayala (Ed) *Molecular Evolution* (pp. 60-77). Massachusetts, USA: Sunderland, Sinauer.
- Soulé, M., Gilpin, M., Conway, W. & Foose, T. (1986). The millennium ark: How long a voyage, how many staterooms, how many passengers? *Zoo Biology*, 5, 101-113.
- Soulé, M. E. (1987). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge, USA: Cambridge University Press.
- Stamps, J. A. (1976). Rainfall, activity and social behaviour in the lizard, *Anolis aeneus*. *Animal Behaviour*, 24, 603-608.
- Stamps, J. A. (1977). Social behavior and spacing patterns in lizards. En C. Gans & D. W. Tinkle (Eds) *Biology of the Reptilia* (pp. 265-334). London, UK.: Academic Press.
- Stamps, J. A. (1983). Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality . (Eds. Huey, R.B., E.R. Pianka, y T.W. Schoener). En R. B. Huey, E. R. Pianka & T. W. Shoener (Eds) *Lizard Ecology. Studies of a Model Organism* MA, USA: HUP, Cambridge.
- Stamps, J. A. & Beuchner, M. (1985). The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates. *Quarterly Review of Biology*, 60, 155-181.
- Stamps, J. A. & Krishnan, V. V. (1994a). Territory acquisition in lizards: I. First encounters. *Animal Behaviour*, 47, 1375-1385.
- Stamps, J. A. & Krishnan, V. V. (1994b). Territory acquisition in lizards: II. Establishing social and spatial relationships. *Animal Behaviour*, 47, 1387-1400.
- Stamps, J. A. & Krishnan, V. V. (1995). Territory acquisition in lizards: III. Competing for space. *Animal Behaviour*, 49, 679-693.
- Stanley, T. R. & Richards, J. D. (2005). Software Review: A program for testing capture-recapture data for closure. *Wildlife Society Bulletin*, 33, 782-785.
- Stark, R. C., Fox, S. F. & Leslie Jr., D. M. (2005). Male Texas Lizards Increase Daily Movements and Area Covered in Spring: A Mate Searching Strategy? *Journal of Herpetology*, 39, 169-173.
- Stone, P. A. & Baird, T. A. (2002). Estimating Lizard Home Range: The Rose Model Revisited. *Journal of Herpetology*, 36, 427-436.
- Sven-Ake, B. (2005). Population Dynamics and Conservation of the Sand lizards (*Lacerta agilis*) on the Edge of this Range. *Digital Comprehensive of Uppsala Disertations from the faculty of Science and Technology* 41.45 pp.

- Tester, J. R. & Marshall, M. H. (1961). A study of certain plant and animal inter-relationship of a native prairie in north-western Minnesota. *Occasional Papers of the Minnesota Museum of Natural History*, 8, 1-51.
- Thomas, R. & Hedges, S. B. (1998). A new gecko from the Sierra de Neiba of Hispaniola (Squamata: Gekkonidae: *Sphaerodactylus*). *Herpetologica*, 54, 333-336.
- Thompson, W. L., White, G. C. & Gowan, C. (1998). *Monitoring Vertebrate Populations*. San Diego California, USA: Academic Press.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997). *Spatial Ecology*. N. J., USA: Princeton University Press.
- Travis, J. M. J. & Dytham, C. (1998). The evolution of dispersal in a metapopulation: a spatially explicit, individual-based model. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265, 17-23.
- Turner, F. B. & Medica, P. A. (1982). The distribution and abundance of the flat-tailed horned lizard (*Phrynosoma mcallii*). *Copeia*, 1982, 815-823.
- Valdecantos, S., Lobo, F. & Martínez, V. (2007). Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología*, 21, 31-44.
- Vega, L. E. (1997). Reproductive activity and sexual dimorphism of *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Herpetological Journal*, 7, 49-53.
- Vega, L. E. (1999a). *Ecología de los saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerenses. Tesis para acceder al título de Doctora en Ciencias Biológicas*. Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Vega, L. E. (1999b). Ecología trófica de *Liolaemus multimaculatus* (Sauria: Tropiduridae). *Bolletín Museo regionali di Scienze naturali di Torino*, 16, 27-38.
- Vega, L. E. (2001). Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En E. O. Iribarne (Ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. (pp. 213-226). Mar del Plata, Argentina: Editorial Martín.
- Vega, L. E., Bellagamba, P. J. & Fitzgerald, L. A. (2000). Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1653-1660.
- Vervoorst, F. (1967). Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Prov. de Bs. As.). En F. Vervoorst (Ed) *La vegetación de la República Argentina* (pp. 1-242). Buenos Aires, Argentina: INTA.
- Vos, C. C. & Chardon, J. P. (1998). Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution patterns of the moor frog of *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology*, 35, 44-56.
- White, G. C. & Burnham, P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46, Supplement, 120-138.

- Whitlock, M. C. (1992). Temporal fluctuations in demographic parameters and the genetic variance among populations. *Evolution*, 46, 608-615.
- Williams, B. K., Nichols, J. D. & Conroy, M. J. (2002). *Analysis and management of vertebrate populations*. San Diego, California, USA: Academic Press.
- Wone, B. & Beauchamp, B. (2003). Movement, Home Range and activity patterns of the Horned Lizard, *Phrynosoma mcallii*. *Journal of Herpetology*, 37, 679-686.
- Woodbury, A. M. (1956). Uses of marking animals: marking amphibians and Reptiles. *Ecology*, 37, 670-674.
- Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2001). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. San Diego, California, USA: Academic Press.
- Zuñaga-Vega, J. J., Valverde, T. R., Rojas-González, I. & Lemos-Espinal, J. A. (2007). Analysis of the Population Dynamics of an Endangered Lizard (*Xenosaurus grandis*) through the Use of Projection Matrices. *Copeia*, 2, 324-335.