
ESTIMACIÓN DE EDADES, TAMAÑO CORPORAL Y ADQUISICIÓN DE LA MADUREZ SEXUAL EN DOS ESPECIES DE *LIOLAEMUS* (IGUANIA: LIOLAEMIDAE)

VALDECANTOS, SOLEDAD; FERNANDO LOBO & VIRGINIA MARTÍNEZ

Cátedras de Anatomía Comparada e Histología Animal, Fac. de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. Avda. Bolivia 5150. (4400) Salta, Argentina.
soleval@unsa.edu.ar

RESUMEN. — Una muestra de 60 ejemplares de *Liolaemus multicolor* y 52 de *Liolaemus irregularis*, fue analizada usando técnica de esqueletocronología en fémur, para estimar la edad y describir la relación entre ésta y el tamaño corporal (medido como longitud hocico-cloaca, LHC). También se determinó el estado de madurez de sus gónadas para establecer el tamaño y edad de aparición de la madurez sexual. En *L. multicolor* la mayor edad estimada fue de 19 años para una hembra cuya LHC es de 67,5 mm y en *L. irregularis* fue de 10 años para individuos machos de entre 73 y 90 mm. La variación del tamaño en función de la edad mostró que el tamaño presenta un mayor aumento en los primeros años de vida disminuyendo con la edad. La madurez sexual en las hembras de *L. multicolor* fue observada a un tamaño mínimo de 55,6 mm y en los machos de 53,9 mm; en *L. irregularis* la LHC mínima fue de 62,1 mm en las hembras y 61,7 mm en los machos. Las edades estimadas en este trabajo son similares a las encontradas para otras especies de Liolaemidae y se hallaron edades máximas diferentes entre los sexos como las reportadas en la literatura para varias otras especies de lagartijas. La LHC y la edad no se encuentran fuertemente relacionados encontrándose animales de menor edad con tamaños similares a los de edades mayores y de la misma forma los animales más grandes no son necesariamente los más viejos. La aparición de la madurez sexual es independiente de la edad y está más relacionado con un tamaño corporal mínimo.

Palabras clave: Edad, tamaño, madurez sexual, *Liolaemus*.

ABSTRACT. — A sample of 60 individuals of *Liolaemus multicolor* and 52 of *Liolaemus irregularis* were analyzed using skeletochronological preparations of femur for estimating age and to describe its relation with body size (measured as snout-vent length, SVL). Gonad maturity was evaluated across the sample for determining size and age of sexual maturity appearance. In *L. multicolor* the highest age recorded was 19 years for a female of 67.5 mm (SVL) while in *L. irregularis* was 10 years for males of SVL between 73-90 mm. Variation in size considered as a function of age exhibited a higher body size increasing rate in younger individuals decreasing in older ones. Sexual maturity in females of *L. multicolor* was recorded for a minimal size of 55.6 mm and 53.9 mm in males; in *L. irregularis* the minimal SVL reaching sexual maturity was 62.1 mm in females and 61.7 mm in males. Estimated ages in this study are similar to those found for other species of Liolaemidae, also we found different maximum age between sexes as was reported in the literature for many other species of lizards. Body size and age are not strongly correlated. In fact, we found young individuals with similar snout-vent length of other older ones also the biggest animals are not necessarily the older. Sexual maturity appearance occurs independently of age being more related to reaching a minimal body size.

Keywords: Age, size, sexual maturity, *Liolaemus*.

INTRODUCCIÓN

Los reptiles escamados, como los lagartos, son animales ectotérmicos que,

en el caso de las especies que habitan regiones donde existen estaciones del

año bien definidas (invierno-verano), se caracterizan por contar con un ciclo anual compuesto de un período favorable (primavera-verano y parte de otoño), donde pueden aprovechar los recursos del ambiente que son más abundantes y emplearlos en su propio crecimiento y en las actividades reproductivas. El período desfavorable comprendería una etapa invernal donde todos los procesos metabólicos se reducen, reflejándose en una detención del crecimiento y una interrupción de sus procesos relacionados con la reproducción (Pough *et al.*, 2001). La estacionalidad se refleja asimismo en la fisiología y morfología de formación de los huesos largos, observándose en cortes histológicos anillos que manifiestan esos ciclos de crecimiento y de detención del mismo. La esqueletocronología es un método que permite estimar la edad de estos animales basándose en esa característica fisio-morfológica de los huesos (Zug y Rand, 1987). El conocimiento de la edad, a su vez, nos permite estudiar distintos aspectos de su biología y/o ecología.

Castanet (1985) indica, para los reptiles, que los mayores problemas en la esqueletocronología son: la resorción ósea (destrucción de las primeras líneas debido al proceso de remodelación ósea), la aperiodicidad en algunos casos (formación de líneas o bandas duplicadas) y el hecho de que el crecimiento en los animales viejos es muy lento y no se refleja en la estructura de los huesos. Destaca también, la periodicidad anual de la formación de esos anillos en los huesos largos en lagartos que habitan zonas con clima estacional. Parham y Zug (1997) describen tres métodos para estimar los anillos perdidos debido a la resorción del hueso a partir de la cantidad y dimensiones de los anillos restantes.

Un ejemplo reciente donde se estudió, en base a esqueletocronología, animales de edades conocidas, confirmó la periodicidad anual de las marcas cíclicas en el hueso en *Tupinambis merianae* que habita regiones con marcada esta-

cionalidad (Duarte Varela y Cabrera, 2000). Con la información de las edades se puede estudiar la variación del tamaño con respecto a la misma, por ejemplo Zug y Rand (1987) estudiaron esta relación en *Iguana iguana* encontrando que estos dos parámetros están pobremente correlacionados, siendo los ejemplares de mayor tamaño no necesariamente los más viejos. Sinsch *et al.* (2002) describen también la relación edad/tamaño para *Pristidactylus achalensis*, una especie donde los machos exhiben mayor tamaño que las hembras en las distintas edades estudiadas.

El género de lagartijas *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) se distribuye en el oeste árido de Sudamérica, desde Tierra del Fuego hasta Perú en el Norte. Son habitantes típicos de Cordillera, Patagonia, Puna y desiertos chilenos, comprende alrededor de 170 especies (Etheridge y Espinoza, 2000). En la provincia de Salta, el área comprendida entre San Antonio de los Cobres y el Nevado del Acay pertenece a la Puna, que es un desierto de altura (situado en Salta y Jujuy, entre 3.400-4.500 m de altura según Cabrera, 1994). El clima es seco y frío, con gran amplitud térmica entre el día y la noche que puede alcanzar hasta los 30°C o más. Las medias anuales son inferiores a los 8°C y las mínimas invernales inferiores a -20°C. Las lluvias son estivales y promedian generalmente los 100 a 200 mm anuales. Las precipitaciones invernales son en forma de nevadas y granizos. La escasez de agua y oxígeno, la elevada radiación solar durante el día y el intenso frío nocturno, son factores característicos de estos ambientes. Las diferencias entre las dos estaciones favorable (noviembre a abril) y desfavorable (mayo a octubre) para las actividades de las lagartijas son muy marcadas (Cabrera, 1994). Las especies elegidas para este estudio fueron *Liolaemus multicolor* y *Liolaemus irregularis*. *Liolaemus multicolor* pertenece al grupo de *L. andinus*, es vivípara y omnívora, es una especie de tamaño mediano dentro del

género (longitud hocico-cloaca de adultos: 55-72 mm) y su distribución comprende toda la Puna de Jujuy y parte de Salta, extendiéndose por el este de las Salinas Grandes hasta el área del Acay, el extremo sur de su distribución. *Liolaemus irregularis* pertenece al grupo de *L. darwini*, es una especie de mayor tamaño (adultos de 60 a 95 mm), también vivípara (Schulte *et al.*, 2000) y herbívora (Espinoza *et al.*, 2004) que habita áreas circundantes a San Antonio de los Cobres y hacia el este alcanza la localidad de Los Patos, donde se encuentra en el mismo lugar con *Liolaemus multicolor*. En este trabajo nos propusimos estimar las edades, describir la relación entre el tamaño y la edad y determinar el tamaño mínimo de aparición de la madurez sexual para ambas especies de *Liolaemus*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron 60 ejemplares de *Liolaemus multicolor* y 52 de *Liolaemus irregularis* (Departamento Los Andes, Provincia de Salta, Argentina), depositados en la colección de reptiles del Museo de Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta (MCN).

Los especímenes fueron medidos (longitud hocico-cloaca, LHC) y sexados. Los individuos fueron matados con Pentotal Sódico, fijados con formol 10% y preservados en alcohol 70%. Para observar los anillos de crecimiento, se extrajo el fémur izquierdo de cada individuo. El material fue puesto en formol por siete días. Los huesos se descalcificaron, empleando citrato fórmico aproximadamente por 3 a 4 días. Concluida la descalcificación, las muestras se deshidrataron con baterías de alcohol etílico (70%, 95% y 100%), clarificaron en dos baños de xilol e incluyeron en paraplast. Los cortes se realizaron en un micrótopo de rotación a 6 micras de espesor y colorearon con Hematoxilina y Eosina, Tricrómica de Masson y Tri-

crómica de Mallory. Las observaciones de los cortes se realizaron con la ayuda de un microscopio B40 Olympus utilizando aumentos de 100x, 400x (Fig. 1).

Debido a que en los cortes de fémur de un mismo individuo se encontró variación en el número de líneas de crecimiento observados, se calculó la moda para 10 cortes para establecer el número de anillos por individuo. Si en algún caso se repetía más de un valor, se eligió el mayor de ellos para los análisis. El último anillo no se tuvo en cuenta porque corresponde al mismo año de su captura y aún no ha completado su formación. Las líneas dobles pudieron diferenciarse en los cortes de las líneas anuales debido a que las últimas son más anchas. En los diez cortes de fémur elegidos se determinó el número de anillos observados y se midió el radio del fémur. Se calculó, además, el número de anillos perdidos debido al proceso de resorción ósea. La estimación de la edad se realizó sumando los anillos observados más los perdidos. Para el cálculo de los anillos perdidos se utilizó un método denominado Protocolo de Corrección (Parham y Zug, 1997), a partir de la ecuación $Y = A + BX$, donde: Y = radio del centro de resorción de cada individuo; A = radio del centro de resorción del ejemplar más pequeño; B = pendiente de la curva; X = número de anillos perdidos por la resorción. De esta fórmula, despejando X , se obtiene el número de anillos perdidos. La pendiente de la curva (B) necesaria para este cálculo se obtuvo con los datos de número de anillos observados (x) versus radio del fémur (y) de todos los ejemplares a los que se les pudo calcular estos datos (análisis de regresión lineal). En este caso se utilizó una curva de crecimiento diferente a la empleada en el trabajo original (para la totalidad de la muestra y no solamente para las edades menores). Esta modificación respecto a la fórmula original puede introducir un posible error de sobreestimación del número de anillos perdidos por

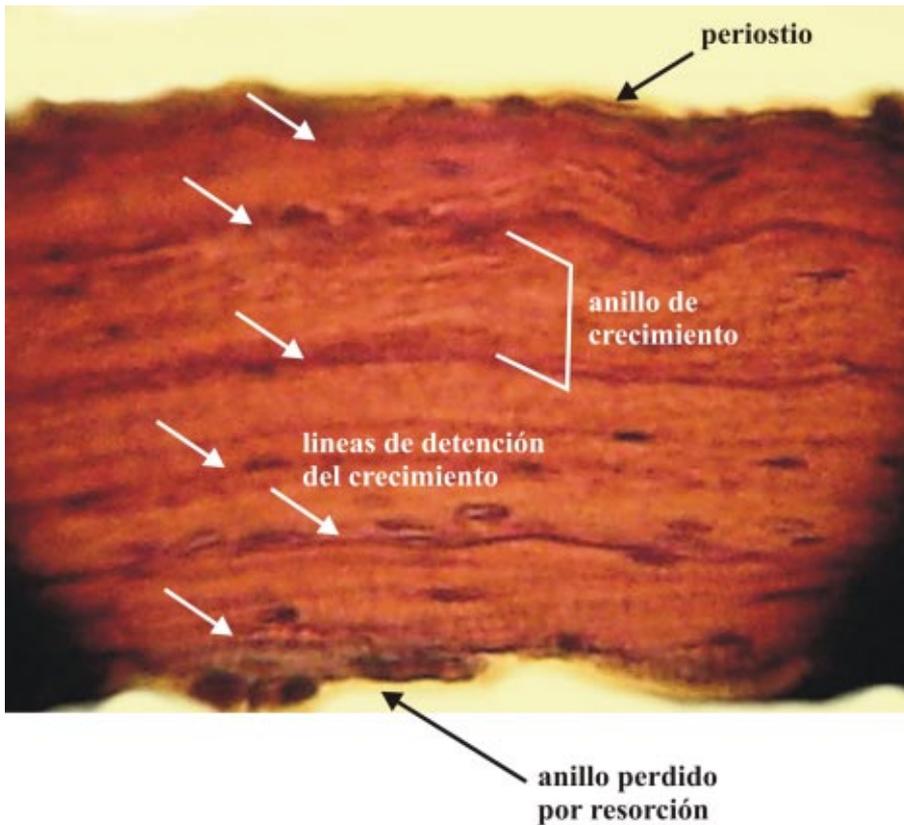


Figura 1. Corte diafisiario de fémur de *Liolaemus irregularis* (MCN 336) mostrando la formación periódica de líneas y anillos. Hematoxilina y Eosina. 400X.

reabsorción y por lo tanto de la edad estimada debido a la disminución gradual que se produce en el tamaño de los anillos en las edades más avanzadas con respecto a los más jóvenes (Zug *et al.*, 2002). De todas formas, al incluir todos los ejemplares de la muestra en la curva de crecimiento, la disminución gradual del ancho de los anillos en los individuos de mayor edad se vería compensada con el mayor tamaño de los anillos en los primeros años de crecimiento por lo que este posible error que se introduce al utilizar esta curva disminuiría.

En este trabajo se consideró a los anillos observados como producto del crecimiento cíclico anual siguiendo a Castanet (1985) quien reseña los métodos y resultados de estudios esqueléticos en diferentes especies de

reptiles. Observaciones similares realizaron Castanet (1978), Zug y Rand (1987), Duarte Varela y Cabrera (2000) y Buffrénil y Castanet (2000). Las especies estudiadas aquí habitan un área que presenta estaciones muy marcadas (verano-invierno) lo que explicaría la existencia alternada en los huesos largos de anillos de crecimiento y de líneas de detención del mismo. En este trabajo se equipara un anillo – un año de edad. La relación entre edad y tamaño se representa mediante la aplicación de una función logarítmica. De acuerdo con las propiedades de normalidad y homogeneidad de varianza de la variable edad estimada se comparó este parámetro entre sexos utilizando el test apropiado.

La condición de madurez fue observada en *Liolaemus multicolor* y *Liolaemus irregularis* para confirmar el sexo y

determinar el estado fisiológico de las gónadas. Las observaciones se realizaron siguiendo a Fitzgerald *et al.* (1993). Se identificaron tres categorías en el aspecto macroscópico en el estado del oviducto: liso, estriado y convoluto, considerándose maduro a este último y se consideraron maduros los ovarios que presentaran folículos vitelogénicos. En el caso de los machos, el epidídimo maduro se consideraba aquel enrollado irregularmente y agrandado, mientras que los testículos maduros son voluminosos y globosos contrariamente a los fusiformes y pequeños de los ejemplares inmaduros. Para establecer los sexos en los individuos muy pequeños en los cuales la morfología de las gónadas es indiferenciada se observó la disposición del ligamento y oviducto que siempre se extiende anteriormente más allá del nivel de ovario, mientras que en los machos no ocurre lo mismo con el epidídimo (que alcanza solo el nivel de la gónada). Para estandarizar las observaciones siempre se realizaron tanto de gónadas como de conductos en el lado izquierdo. Las observaciones se realizaron con ayuda de una lupa binocular. Se calculó la proporción del tamaño corporal adulto que representa el tamaño mínimo de madurez sexual como: tamaño mínimo de madurez sexual /el promedio de la LHC de los adultos. Esta proporción fue comparada estadística-

mente entre especies y entre sexos entre especies. Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa Infostat.

RESULTADOS

El análisis de regresión lineal (anillos observados *vs.* radio del fémur) dio como resultado para *Liolaemus multicolor* = 15,979 de pendiente y para *L. irregularis* = 32,125. La ecuación de Parham y Zug (1987) resultó de la siguiente forma: X (número de anillos perdidos) = (Y-102,5)/15,979 para *L. multicolor* y, X = (Y-106,8)/32,125 para *L. irregularis*.

En los individuos más pequeños (35,3 mm en *Liolaemus multicolor* y 41,5 mm en *Liolaemus irregularis*) de ambas especies se encontraron 2 y 3 anillos de crecimiento respectivamente.

En *Liolaemus multicolor* (N= 44) la mayor edad estimada fue de 19 años para un ejemplar hembra cuya LHC es de 67,5 mm. Entre los tamaños adultos de 60 a 72 mm, en las hembras, las edades estimadas fueron de 11 años (2 ejemplares), 12(1) 13(3), 14(2), 15(4), 16(1). En el caso de los machos el ejemplar de mayor edad estimada encontrado fue de 16 años (LHC= 72,8 mm). Entre tamaños adultos de los machos de 60-72 mm, se encontraron las siguientes edades: 7(1), 9(1), 10(2), 12(2),

Cohortes (mm)	Sexo	Edades (años)																		Nº total	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		19
(30,00-40,00)	Hembras		1			1		1													3
	Machos		1					2	1												4
(40,00-50,00)	Hembras								1												1
	Machos									1											1
(50,00-60,00)	Hembras						1			1	5										7
	Machos											1	3	1		1					6
(60,00-70,00)	Hembras											2	1	3	2	4		1		1	14
	Machos									1	2		1								4
(70,00 en adelante)	Hembras																1				1
	Machos							1					1				1				3

Tabla 1. Número de individuos, tamaños y edades estimadas a partir del fémur en *Liolaemus multicolor* (se consideran anillos perdidos por resorción).

16(1) (Tabla 1). La edad promedio de las hembras adultas muestreadas en este trabajo fue de 12,6 años, mientras que la edad promedio de los machos adultos fue de 11,3 años.

En *Liolaemus irregularis* (N = 38) (Tabla 2), la mayor edad estimada a partir del fémur fue de 10 años para individuos machos (individuos de LHC = 73,6; 87,2; 90,0 y 90,6 mm). En las hembras la mayor edad estimada fue de 8 años para dos ejemplares de 62,1 y 79,3 mm respectivamente. A partir de los 80 mm hasta los 93.3mm (el ejemplar de mayor tamaño) solo se encontraron machos y se estimaron para ellos 5 años (1), 7 (2), 8 (2), 9 (2) y 10 (3). La edad promedio de las hembras adultas muestreadas fue de 6 años, mientras que la edad promedio de los machos fue de 7,8 años.

En ninguna de las dos especies estudiadas se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre sexos en la edad estimada, siendo para *Liolaemus multicolor* los valores de la prueba T: $T_{42} = 1,42$, $p = 0,1631$ y, para *L. irregularis*, la prueba "U" de Mann-Whitney dio los siguientes valores: $W_{38} = 133,00$, $p = 0,1398$.

La resorción ósea con la consecuente pérdida de anillos es diferente en las dos especies, encontrándose mayor resorción en *Liolaemus multicolor* que en *L. irre-*

gularis como se puede observar en los números de anillos perdidos estimados en una y otra especie (Tablas 3 y 4).

La variación del tamaño en función de la edad para las especies aquí estudiadas se muestra en las Figs. 2A y B, mediante una curva de regresión logarítmica. Como se puede apreciar en estas figuras el tamaño aumenta en los primeros años de vida y disminuye con la edad. En las mismas figuras se puede ver la dispersión de los datos encontrándose animales de edad menor pero de tamaño similares a los de edades mayores. De la misma forma se puede indicar que los animales más grandes (LHC) no son necesariamente los más viejos.

La madurez sexual en las hembras de *Liolaemus multicolor* fue encontrada en el tamaño mínimo 55,6 mm (MCN 451) en una hembra con el oviducto convoluto y ensanchado en la base hacia la cloaca. Las hembras de mayor tamaño ya exhiben oviductos y/o ovarios con signos de madurez sexual. En los machos la LHC mínima en la que se observó la madurez sexual fue de 53,9 mm (MCN 1015) contando dicho ejemplar con los testículos globosos. La edad en las hembras con tamaños aproximados al que se observó como mínimo de aparición de la madurez sexual fue de 9 años y en los machos de 12 años. En

Cohortes (mm)	Sexo	Edades										Nº total	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
(40,00-50,00)	Hembras		3	1									4
	Machos		5		1	1							7
(50,00-60,00)	Hembras												-
	Machos		1	1	1								3
(60,00-70,00)	Hembras					1			1				2
	Machos				1	1		2					4
(70,00-80,00)	Hembras		1					1	1				3
	Machos							1	1	2	1		5
(80,00-90,00)	Hembras												-
	Machos					1		2	2	1	1		7
(90,00 en adelante)	Hembras												-
	Machos									1	2		3

Tabla 2. Número de individuos, tamaños y edades estimadas a partir del fémur en *Liolaemus irregularis* (se consideran anillos perdidos por resorción).

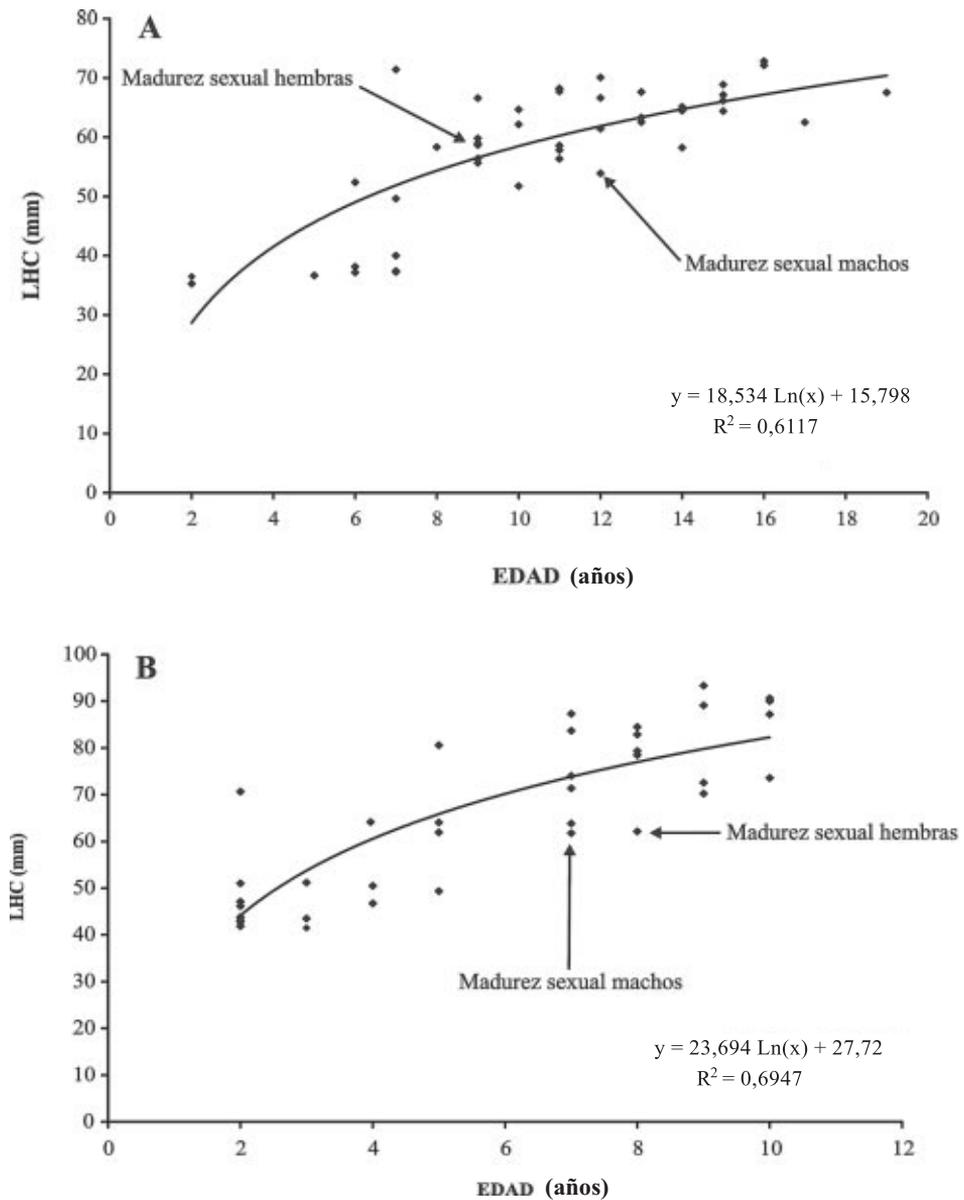


Figura 2. A: Variación del tamaño con respecto a la edad estimada (regresión logarítmica) en *Liolaemus multicolor*. **B:** Variación del tamaño con respecto a la edad estimada (regresión logarítmica) en *Liolaemus irregularis*.

Liolaemus multicolor los machos alcanzarían la madurez en el 85% del tamaño corporal promedio de los machos adultos (longitud mínima maduro sexualmente = 53,9/promedio de LHC de machos maduros sexuales = 63,25). En las hembras sucede algo semejante: 87% (55,6/63,65).

En *Liolaemus irregularis*, como no se contaba con ejemplares de tamaños comprendidos entre 51 y 60 mm no fue posible determinar con cierta precisión el tamaño mínimo de aparición de la madurez como si se hizo con *L. multicolor*. En esta especie, para esta muestra, el tamaño mínimo de madurez

MCN	LHC (mm)	Nº anillos observados en el fémur.	Nº anillos perdidos por resorción.	Edad estimada (fémur).
996 ♀	36.49	2	0	2
449 ♀	36.65	3	2	5
998 ♀	37.25	3	4	7
1041 ♀	49.63	4	3	7
454 ♀	52.38	4	2	6
451 ♀	55.64	3	6	9
1008 ♀	56.39	5	4	9
453 ♀	58.33	4	4	8
695 ♀	58.68	3	6	9
452 ♀	58.92	5	4	9
1012 ♀	59.77	2	7	9
1010 ♀	61.43	4	8	12
446 ♀	62.49	3	14	17
1047 ♀	62.52	6	7	13
1042 ♀	63.33	5	8	13
1043 ♀	64.37	5	10	15
696 ♀	64.49	5	9	14
1045 ♀	65.13	5	9	14
694 ♀	66.14	4	11	15
442 ♀	67.16	5	11	15
448 ♀	67.51	6	13	19
444 ♀	67.62	5	8	13
1014 ♀	67.7	5	6	11
445 ♀	68.20	5	6	11
447 ♀	68.85	4	11	15
443 ♀	72.11	5	11	16
997 ♂	35.26	2	0	2
1040 ♂	37.14	3	3	6
1000 ♂	37.42	3	4	7
1001 ♂	38.14	3	3	6
1002 ♂	40.02	2	5	7
1007 ♂	51.73	4	6	10
1015 ♂	53.90	3	9	12
1009 ♂	56.33	4	7	11
1013 ♂	57.79	3	8	11
1011 ♂	58.22	6	8	14
1053 ♂	58.57	4	7	11
1055 ♂	62.14	6	4	10
1054 ♂	64.64	2	8	10
1050 ♂	66.56	2	7	9
1056 ♂	66.61	4	8	12
1051 ♂	70.08	4	8	12
1048 ♂	71.40	3	4	7
1049 ♂	72.81	7	9	16

Tabla 3. Anillos observados, anillos perdidos por resorción y edades estimadas a partir del fémur en *Liolaemus multicolor*.

sexual para las hembras fue de 62,1 mm (MCN 398) y para los machos de 61,75 mm (MCN 397). Las edades estimadas para individuos de estos tamaños son de 8 años para las hembras y 7 años para los machos. En esta especie

el tamaño necesario de las hembras para alcanzar la madurez sexual sería de 89% de la LHC promedio de las hembras maduras sexuales (62,1/69,51) y para los machos esa proporción es un poco menor: 79% (61,75/78,41).

MCN	LHC (mm)	Nº anillos observados en el fémur.	Nº anillos perdidos por resorción.	Edad estimada (fémur).
1075 ♀	41.49	3	0	3
1078 ♀	41.88	2	0	2
1072 ♀	43.47	2	1	3
1079 ♀	43.75	1	1	2
398 ♀	62.14	5	3	8
381 ♀	64.04	2	3	5
382 ♀	70.68	1	1	2
337 ♀	71.36	3	4	7
1087 ♀	79.34	3	5	8
1080 ♂	42.78	2	0	2
1074 ♂	43.06	1	1	2
1076 ♂	43.79	2	0	2
1068 ♂	46.16	1	1	2
1070 ♂	46.75	1	3	4
1066 ♂	47.14	1	1	2
1067 ♂	49.33	3	2	5
1069 ♂	50.50	3	1	4
1065 ♂	51.02	1	1	2
1063 ♂	51.17	2	1	3
397 ♂	61.75	3	4	7
333 ♂	61.92	2	3	5
401 ♂	63.84	2	5	7
399 ♂	64.15	1	3	4
332 ♂	70.24	3	6	9
1091 ♂	72.54	4	5	9
336 ♂	73.61	6	4	10
1092 ♂	74.05	4	3	7
1100 ♂	78.48	3	5	8
1096 ♂	80.60	2	3	5
1101 ♂	82.87	2	6	8
1098 ♂	83.70	2	5	7
1097 ♂	84.50	3	5	8
1095 ♂	87.20	3	7	10
1094 ♂	87.31	2	5	7
1102 ♂	89.08	4	5	9
1103 ♂	90.02	4	6	10
1104 ♂	90.64	6	4	10
1093 ♂	93.31	3	6	9

Tabla 4. Anillos observados, anillos perdidos por resorción y edades estimadas a partir del fémur en *Liolaemus irregularis*.

No se encontraron diferencias significativas entre la proporción del tamaño corporal adulto que representa el tamaño mínimo de madurez sexual entre las especies ($p = 0,63$) ni tampoco entre los sexos entre especies ($p_{\text{machos}} = 0,38$ y $p_{\text{hembras}} = 1$).

En ambas especies se observaron individuos adultos (maduros sexualmente)

con tamaños mayores al mínimo requerido para alcanzar la madurez sexual (según este estudio) pero con estimaciones de edades menores a las encontradas en ejemplares con el tamaño mínimo. La aparición de la madurez sexual estaría relacionada con la LHC más que con la edad.

DISCUSIÓN

La edad máxima estimada en Saurios exhibe un amplio rango de variación. Piantoni (2004) encontró para *Phymaturus patagonicus* (Liolaemidae) y *Homonota darwini* (Gekkonidae) una edad máxima estimada de 16 y 17 años respectivamente, citando además para *Liolaemus pictus* y *Liolaemus elongatus* 6 y 5 años de edad pero basándose en datos de frecuencia de tallas. Duarte Varela y Cabrera (2000) reportaron para *Tupinambis merianae* (Teiidae) 12 años, Buffrenil y Castanet (2000) 8 años para *Varanus niloticus*, Castanet (1985) en *Lacerta viridis* 4 años y Bull (2000) 20 a 50 años para *Tiliqua rugosa* (Scincidae). Todas estas edades fueron calculadas estimando la pérdida de anillos por resorción. Otros autores como Zug y Rand (1987) hallaron 8 años para hembras de *Iguana iguana* (Iguanidae); Sinsch *et al.* (2002) encontraron 11 años para *Pristidactylus achalensis*. Ortega-Rubio *et al.* (1993) para *Sceloporus grammicus* (Phrynosomatidae), 3 años. En estos últimos resultados no se calcularon los anillos perdidos por resorción lo que podría implicar una subestimación de la edad. Según los resultados de este trabajo, la máxima edad estimada para *Liolaemus multicolor* fue una hembra de 19 años, mientras que la máxima edad estimada para *Liolaemus irregularis* fue de 10 años (4 machos). Debido a que el hallazgo de una edad máxima es un dato aislado que no describe lo que ocurre en el conjunto de la muestra, se estimaron los promedios de edades adultas para las dos especies siendo de 12 años para *L. multicolor* y de 7,5 para *L. irregularis*, lo cual reflejaría una idea más real de las edades de las mismas. Respecto a estas diferencias encontradas entre las especies, observaciones propias de campo preliminares (aún no publicadas) sugerirían que *Liolaemus multicolor* sería una especie monógama mientras que *Liolaemus irregularis* sería poligámica. Según postulan algunos

autores (por ejemplo Bull, 2000) el establecimiento de esta modalidad monógamica requeriría de mayor tiempo de interacción entre los individuos a lo largo de varios años, esto concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo, ya que *Liolaemus multicolor* es significativamente más longeva que *L. irregularis* lo que habría permitido el desarrollo de este modo reproductivo. Especies de ciclos de vida más cortos que alcanzan la madurez sexual más temprano tenderían a ser poligámicas (Wiederhecker *et al.*, 2003), comparativamente y coincidentemente en nuestro caso la especie poligámica es la de ciclo más breve encontrado (*Liolaemus irregularis*). De todas formas para afirmar con certeza esta hipótesis se debiera aún estudiar otros aspectos relacionados con las poblaciones (por ejemplo proporciones de sexos y las tasas de mortalidad de machos adultos).

La variación del tamaño en función de la edad para las especies aquí estudiadas se mostró en las Figuras 2A y B. En dichas curvas de regresión logarítmica se puede apreciar que el tamaño presenta un mayor aumento en los primeros años de vida disminuyendo con la edad siendo considerablemente menor en los animales de mayores edades. Buffrenil y Castanet (2000) estudiando a individuos de *Varanus niloticus*, muestran que la tasa de crecimiento en un año disminuye con el aumento de la longitud hocico-cloaca, y que en los individuos más pequeños esa tasa es considerablemente mayor. En las Figuras 2A y B se puede ver la dispersión de los datos encontrándose animales de baja edad pero de tamaño similares a los de edades superiores. De la misma forma se puede indicar que los animales más grandes (LHC) no son necesariamente los más viejos. Esto podría deberse a una interacción social entre los machos como se encontró en *Basiliscus basiliscus*, donde en poblaciones con muchos machos grandes los juveniles muestran un rápido crecimiento a expensas de

sus actividades reproductivas (Van De-vender, 1978). Aunque no hay estudios sobre las interacciones sociales en estas especies, ésta podría ser una explicación de porqué se encuentran machos grandes pero jóvenes; tal vez haya numerosos animales de más edad y la competencia intrasexual lleve a un rápido crecimiento de los más jóvenes. Otra explicación podría ser que, al ser más importante el tamaño que la edad para alcanzar la madurez sexual y si los machos compitieran activamente por las hembras, adquirir un tamaño mínimo de madurez sexual antes y además alcanzar un mayor tamaño estaría bajo los efectos positivos de selección sexual. Los estudios en estas especies son escasos por lo que estas hipótesis restan por ser estudiadas. También en este trabajo se encontró, al igual que en otros estudios (por ejemplo *Iguana iguana* en Zug y Rand, 1987), que el tamaño y la edad no se encuentran fuertemente relacionados.

La edad de maduración sexual observada en *Liolaemus multicolor* no difiere mucho de otras observadas en especies de iguanios (Wiewandt, 1982). Similar tamaño mínimo de madurez sexual en las hembras fue encontrado en una muestra de *Liolaemus poecilochromus* (Antofagasta de la Sierra, Catamarca, MCN 291, LHC= 51,7 mm), especie de tamaño semejante y perteneciente al mismo grupo que *Liolaemus multicolor* (grupo de *Liolaemus andinus*). Piantoni (2004) encontró para *Phymaturus patagonicus*, la edad de madurez entre 7 (hembras) y 9 años (machos), es algo menor a la observada aquí para *Liolaemus multicolor* (9 años para las hembras y 12 años para los machos). En *Liolaemus multicolor* los machos requieren alcanzar una proporción del tamaño corporal de los adultos mayor que en *Liolaemus irregularis* (85% en machos vs. 79% respectivamente) y, en el caso de las hembras, los valores obtenidos fueron 87% en *Liolaemus multicolor* y 89% en *Liolaemus irregularis*, los test

estadísticos realizados para comparar estas proporciones entre especies y entre sexos entre especies no dieron diferencias significativas.

Se ha generalizado para otros saurios el retardo en alcanzar la madurez sexual en especie de ciclos de vida más largos (revisión de Wiederhecker et al. 2003), lo que es coherente con los resultados obtenidos en este trabajo. En *Liolaemus multicolor*, la edad estimada en las hembras con tamaños aproximados al que se observó como mínimo de aparición de la madurez sexual fue de 9 años y en los machos fue de 12 años. En *Liolaemus irregularis* las edades estimadas fueron 8 años para las hembras y 7 para los machos. Un adelanto semejante al encontrado en *Liolaemus multicolor* en la maduración sexual de las hembras con respecto a los machos también fue encontrado por Piantoni (2004) para *Homonota darwini* y *Phymaturus patagonicus*. En la especie que alcanza mayor edad (*Liolaemus multicolor*) la aparición de la madurez sexual es más tardía mientras que en la de menor edad estimada, *Liolaemus irregularis*, es más temprana. Con respecto a la maduración sexual, ha sido observado también en otros saurios que la misma, en hembras y machos, no es alcanzada por la totalidad de los individuos de un mismo tamaño (Zug y Rand, 1987 para *Iguana iguana*; Fitzgerald et al. 1993, para *Tupinambis rufescens*). Los mismos autores indican que el tamaño sería más importante que la edad misma para la maduración sexual. Esta conclusión también fue expresada por Leclair y Castanet (1987) y a la misma se llegó en este trabajo: para ambas especies estudiadas, la aparición de la madurez sexual es independiente de la edad y está más relacionado con un tamaño corporal mínimo.

El estudio y estimación de edades aquí realizado permitirá analizar otros aspectos de la biología de estas especies como ser la determinación de la secuencia de aparición de caracteres

del dimorfismo sexual, tasas de crecimiento, estructura etaria de las poblaciones, entre otros, todos ellos aún desconocidos en estas especies típicas de la puna argentina.

AGRADECIMIENTOS

M. Vaira, M. Fabrezi y G. Monasterio por la lectura crítica del trabajo. A los revisores de este trabajo R. Martori, N. Iburgüengoytia y un tercero anónimo que contribuyeron con sus observaciones en mejorar la calidad de este trabajo. O. Leone por su ayuda en la interpretación de los cortes histológicos. A J. M. Díaz Gómez, S. Quinteros, y F. Arias por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio. A Raúl Chocobar por su colaboración en la compaginación de este trabajo. Los proyectos CIUNSA (Universidad Nacional de Salta) N° 1236 / 04 y PICT N° 01-12418 (Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica) subsidiaron parte de este trabajo. A la Facultad de Ciencias Naturales (UNSa) por las facilidades de laboratorio. A la Secretaria de Recursos Naturales y Medio ambiente de la Provincia de Salta por proveer los permisos de colecta.

LITERATURA CITADA

- BUFFRÉNIL, V. & J. CASTANET. 2000. Age estimation by skeletochronology in the Nile Monitor (*Varanus niloticus*), a highly exploited species. *Journal of Herpetology* 34 (3): 414-424.
- BULL, C. M. 2000. Monogamy in lizards. *Behavioural Processes* 51: 7-20.
- CABRERA, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II, Fasc. 1: 1-85.
- CASTANET, J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez le lézards. *Acta Zoologica* (Stockholm) 59: 35-48.
- CASTANET, J. 1985. La squeletteochronologie chez les Reptiles. I. Résultats expérimentaux sur la signification des marques de croissance squelettiques chez les Lézards et les Tortues (1). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris 13e Série* 7: 23-40.
- DUARTE VARELA, C. & M. R. CABRERA. 2000. Testing skeletochronology in Black Tegu Lizards (*Tupinambis merianae*) of known age. *Herpetological Review* 31 (4): 224-226.
- ETHERIDGE, R. & R. E. ESPINOZA. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* N° 126: 64 pp.
- ESPINOZA, R. E.; J. J. WIENS & C. R. TRACY. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: Breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 16819-16824.
- FITZGERALD, L.; F. B. CRUZ & G. PETROTTI. 1993. The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (Sauria: Teiidae) in the dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 27 (1): 70-78.
- LECLAIR, R. JR. & J. CASTANET. 1987. A Skeletochronological Assessment of Age and Growth in the frog *Rana pipiens* Schreber (Amphibia, Anura) from Southwestern Quebec. *Copeia* 1987 (2), pp 361-369.
- ORTEGA-RUBIO, A.; M. KHODADDOST & R. SERVÍN. 1993. Skeletochronology in the Mezquite Lizard, *Sceloporus grammicus*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Sciences* 73: 31-34.

- PARHAM, J. F. & G. R. ZUG. 1997. Age and growth of loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) of coastal Georgia: an assesment of skeletochronological age-estimates. *Bulletin of Marine Science* 61 (2): 287-304.
- PIANTONI, C. 2004. Edad y Crecimiento de *Phymaturus patagonicus* y *Homonota darwini*: un estudio basado en la Esqueletocronología. Tesis de Licenciatura. CRUB-Universidad Nacional del Comahue. San Carlos de Bariloche. Argentina.
- POUGH, F. H.; R. M. ANDREWS; J. E. CADLE; M. L. CRUMP; A. H. SAVITZKY & K. D. WELLS. 2001. Herpetology (2nd edition). Prentice Hall International. 612 pp.
- SCHULTE, J. A.; J. R. MACEY; R. E. ESPINOZA & A. LARSON. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- SINSCH, U.; A. L. MARTINO & I. DI TADA. 2002. Longevity and sexual size dimorphism of the Pampa de Achala copper lizard *Pristidactylus achalensis* (Gallardo, 1964). *Amphibia-Reptilia* 23: 177-190.
- VAN DEVENDER, R. W. 1978. Growth Ecology of a Tropical Lizard, *Basiliscus basiliscus*. *Ecology* 59 (5): 1031-1038.
- WIEDERHECKER, H. C.; A. C. S. PINTO; M. S. PAIVA & G. R. COLLI. 2003. The demography of the lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) in a highly seasonal Neotropical savanna. *Phyllomedusa* 2 (1): 9-19.
- WIEWANDT, T. A. 1982. Evolution of nesting patterns in iguanine lizards, pp. 119-141. En: BURGHARDT, G. M. & A. S. RAND (eds.). Iguanas of the World. Their Behaviour, Ecology, and Conservation, Park Ridge, NJ, Noyes Publications.
- ZUG, G. R. & A. S. RAND. 1987. Estimation of age in nesting female *Iguana iguana*: Testing skeletochronology in a tropical lizard. *Amphibia-Reptilia* 8: 237-250.
- ZUG, G. R.; G. H. BALAZS; J. A. WETHERALL; D. M. PARKER & S. K. K. MURAKAWA. 2002. Age and growth of Hawaiian green sea turtles (*Chelonia mydas*): an analysis based on skeletochronology. *Fishery Bulletin* 100: 117-127.

APÉNDICE

Liolaemus multicolor: MCN 377-379, 441-449, 451-456. Camino al Acay desde Estación Muñano, 5-6 km. S 24°18'31,6"; O 66°09'07". 4027 m. Altamirano, A.; P. Cacivio; F. Lobo y M. I. Martínez Oliver cols. Febrero 2001. MCN 694-696. Camino al Acay desde Estación Muñano. 4100-4200 m. Lobo F., J. Díaz Gómez, M. T. & M. I. Martínez Oliver cols. 30/12/2001. MCN 996-999, 1000-1016, 1040-1056. Desde Estación Muñano, 5-6 km al Nevado del Acay. Valdecantos S., S. Quinteros, F. Lobo y I. Martínez Oliver cols. Marzo 2003. MCN 1062. Los Pa-

tos, Ruta Nacional 51. S 24°14'50,7"; O 66°13'57,9". 3885 m. Valdecantos S., S. Quinteros, F. Lobo y I. Martínez Oliver cols. Marzo 2003.

Liolaemus irregularis: MCN 332-333, MCN 381-382. Km 148, Ruta Nac. 51 (al E. de San Antonio de los Cobres). S24°13'15,9"; O 66°15'46,4". 3898 m. Altamirano, A.; P. Cacivio; F. Lobo y M. I. Martínez Oliver cols. Febrero 2001. MCN 336-337, MCN 397-398. Ruta Prov. 129, 4-5 km al O de San Antonio de los

Cobres. S 24°14'48,6"; O 66°20'37,9". Altamirano, A.; P. Cacivio; F. Lobo y M. I. Martínez Oliver cols. Febrero 2001. MCN 399, MCN 401. Los Patos, Ruta Nacional 51. S 24°14'50,7"; O 66°13'57,9". 3885 m. Altamirano, A.; P. Caci-

vio; F. Lobo y M. I. Martínez Oliver cols. Febrero 2001. MCN 1063-1104. Los Patos, Ruta Nacional 51. S 24°14'50,7"; O 66°13'57,9". 3885 m. Valdecantos S., S. Quinteros, F. Lobo y I. Martínez Oliver cols. Marzo 2003.