

**REPRODUCCIÓN DE LAS HEMBRAS DE *LIOLAEMUS OCCIPITALIS* BOULENGER, 1885, (IGUANIA, LIOLAEMIDAE) EN LA REGIÓN SUR DE BRASIL .**

**Laura Verrastro & Rita C. Rauber**

Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UFRGS.  
e-mail: lauraver@ufrgs.br

**RESUMEN**

El ciclo reproductivo y la biología reproductiva del lagarto *Liolaemus occipitalis* BOULENGER, 1885, fueron estudiados a lo largo de dos años en las dunas de la playa de Cidreira a 120km de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Los resultados muestran que las hembras de este lagarto, al igual que los machos, poseen una reproducción estacional bien marcada entre setiembre y marzo (primavera-verano). El ciclo reproductivo de las hembras estuvo correlacionado negativamente con la temperatura y el fotoperíodo. Las hembras llegaron a la maduración sexual en la primera estación después del nacimiento. El menor tamaño observado de hembras maduras fue de 45,3 mm. El tamaño de la puesta varió entre uno y tres huevos, representando una media de dos huevos. Los datos sugieren que *Liolaemus occipitalis* es una especie que tiene maduración temprana, con múltiples puestas en la misma estación reproductiva, con una estrategia reproductiva ajustada a las condiciones ambientales que existen en la área de dunas y playa del extremo sur de Brasil.

**Palabras clave:** ciclo reproductivo, estacional, restingas, *Liolaemus*.

**ABSTRACT**

**Reproduction of females of *Liolaemus occipitalis* Boulenger 1885 (Iguania, Liolaemidae), in the southern region of Brazil.** The reproductive cycle and biology of the lizard *Liolaemus occipitalis* BOULENGER, 1885, was studied over two years in the sand dunes of the Cidreira beach, 120 km from Porto Alegre, state of Rio Grande do Sul, Brazil. The results show that this lizard has a well-defined reproductive season between September and March (spring-summer). The female reproductive cycle was negatively correlated with temperature and photoperiod. The females reached sexual maturity at the first season after hatching. The size of the smaller mature females observed was of 45.3 mm. Clutch size varied between one to three eggs, with a mean of two eggs. The data suggest that *Liolaemus occipitalis* is a species that reaches maturity early, presents multiple clutches per season, and its reproductive strategy is adjusted to the environmental conditions of the sand dunes and beaches from the southern extreme of Brazil.

**Keywords:** reproductive cycle, seasonality, sandbank vegetation, *Liolaemus*.

## INTRODUCCIÓN

En algunos estudios sobre reproducción de lagartos, Pianka & Parker (1975) se refieren a las tácticas reproductivas como una estrategia de las especies para maximizar su sobrevivencia y reproducción. Diferentes estrategias reproductivas son observadas en diferentes especies de lagartos. Algunas especies tienen maduración temprana, corta expectativa de vida y alta fecundidad. Otras viven por algunos años como adultos reproductivos, tienen puestas pequeñas y pocas veces por estación (Tinkle, 1967; Tinkle *et al.*, 1970). Aunque las estrategias reproductivas tengan base genética, son también controladas por factores ambientales (Fitch, 1980). La estrategia reproductiva de una especie es determinada por un conjunto particular de condiciones ambientales (Tinkle *et al.*, 1970) y como resultado, involucra un conjunto grande de adaptaciones (Fitch, 1980) en la historia de vida de un organismo. Para evitar riegos en fases críticas de su vida, una especie debe reproducirse en el momento en que las condiciones climáticas son favorables y los recursos alimentarios tienen los beneficios máximos. La importancia de los distintos factores ambientales difiere entre las especies de regiones tropicales y templadas.

Un importante indicador de la biología reproductiva de una especie es la determinación de su ciclo reproductivo. En regiones de clima temperado, las variaciones de la temperatura y el fotoperíodo, a lo largo del año, inciden sobre el ciclo reproductivo de las especies de reptiles ovíparos, resultando en un ciclo reproductivo estacional, y pudiendo, en el caso de grandes variaciones, determinar un receso reproductivo.

*Liolaemus occipitalis* BOULENGER, 1885, es un pequeño lagarto que habita las dunas costeras del extremo sur de Brasil y el norte de la costa atlántica del Uruguay (Verrastro *et al.*, 2006). El tamaño corporal medio de machos es de 60,2 mm y de las hembras, 53,2 mm (Verrastro & Krause, 1994). Tiene un patrón de coloración críptica con su ambiente, confundiendo con el sustrato donde vive. Como estrategia de escape y termorregulación construye cuevas o se entierra en la arena superficial (Verrastro & Bujes, 1998). Presenta dimorfismo sexual marcado, siendo los machos significativamente mayores que las hembras (Verrastro, 2004). En el trabajo de Verrastro & Krause (1999) fue estudiado el ciclo reproductivo de machos de esta especie sin haberse abordado la reproducción de las hembras. Los autores concluyeron, que los machos de *L. occipitalis* poseen un ciclo reproductivo estacional, entre setiembre y marzo, con un período de refractancia en febrero. Ese ciclo estuvo significativamente y negativamente relacionado con la variación de la temperatura y el fotoperíodo anual.

El objetivo del presente estudio fue caracterizar el ciclo reproductivo y la estrategia reproductiva de las hembras del lagarto *Liolaemus occipitalis* en una región de clima templado de Brasil. Fueron propuestas las siguientes preguntas para llegar a este objetivo: ¿cuál es ciclo reproductivo de las hembras? ¿el ciclo reproductivo de las hembras coincide con el de los machos? ¿en qué tamaño las hembras llegan a la madurez sexual? ¿Cuál es la relación entre la reproducción de las hembras y los factores climáticos de la región que habita? ¿La biología reproductiva de esta especie es semejante a otras especies del mismo género, y/o de los lagartos de regiones templadas de América del Sur?

## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en las dunas de la playa Jardim do Édem-Cidreira/RS/Brasil (30° 40' S y 50° 10' O). En ese local, el suelo es arenoso, con dunas móviles, siendo 7 a 9% del terreno cubierto por vegetación herbácea. El clima es del tipo templado como definido por Maluf (2000). La precipitación media anual es de 1323 mm, sin estación seca característica. La temperatura media anual es de 20°C (Hasenack & Ferraro, 1989).

La captura de 133 hembras fue realizada manualmente, durante el período de enero de 1996 a diciembre de 1997. Los lagartos fueron pesados vivos (en gramos, precisión 0,1g) e inmediatamente sacrificados con anestésico Citanest 3%. Antes de proceder a la fijación, fueron hechas las medidas del tamaño corporal (distancia entre la punta del hocico y la cloaca – LHC), con calibre de 0,1mm de precisión. Todos los individuos fueron depositados en la colección científica del Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

En laboratorio los animales fueron disecados en la lupa estereoscópica, y retiradas las gónadas (ovarios) del lado derecho. Fueron confeccionadas láminas histológicas en parafina, con cortes de 8 $\mu$ , y teñidos con hematoxilina-eosina. Las láminas fueron utilizadas para determinar los estadios reproductivos. Los huevos fueron contados y medidos. La actividad gonadal mensual fue analizada usando el tamaño del ovario, el número y el tamaño de los folículos en vitelogénesis y maduros, tamaño y número de los huevos (Dunham, 1981; 1982; Vitt, 1982; 1983; Rocha, 1992; Vitt & Breitenbach, 1993). Para la determinación de los estadios reproductivos, las hembras fueron divididas en tres categorías, siguiendo a Licht & Gorman (1970): Categoría I (no reproductivas), y Categoría II (reproductivas no ovígeras), con folículos en vitelogénesis o maduros, Categoría III (reproductivas ovígeras), con huevos en los oviductos. La presencia de folículos en vitelogénesis y huevos en los oviductos fueron considerados indicativos de actividad reproductiva (Gorman & Licht, 1974; Ramirez-Pinilla, 1991a). Las variables reproductivas fueron testadas por análisis de variancia (Kruskal-Wallis) y correlacionadas con los datos climáticos de temperatura, precipitación y fotoperíodo a través del test de correlación de Spearman (Zar, 1984; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993).

El tamaño de la hembra más pequeña con huevos en oviductos, fue considerado el límite para determinación de la edad en que llegan a la maduración sexual.

El tamaño de la puesta de cada hembra fue estimado a través del conteo del número de huevos en los oviductos (Tinkle, 1967; Jackson & Teleford, 1974). Fue realizado el análisis de regresión entre el tamaño de la prole y el tamaño de la hembra para verificar el efecto del tamaño sobre la fecundidad.

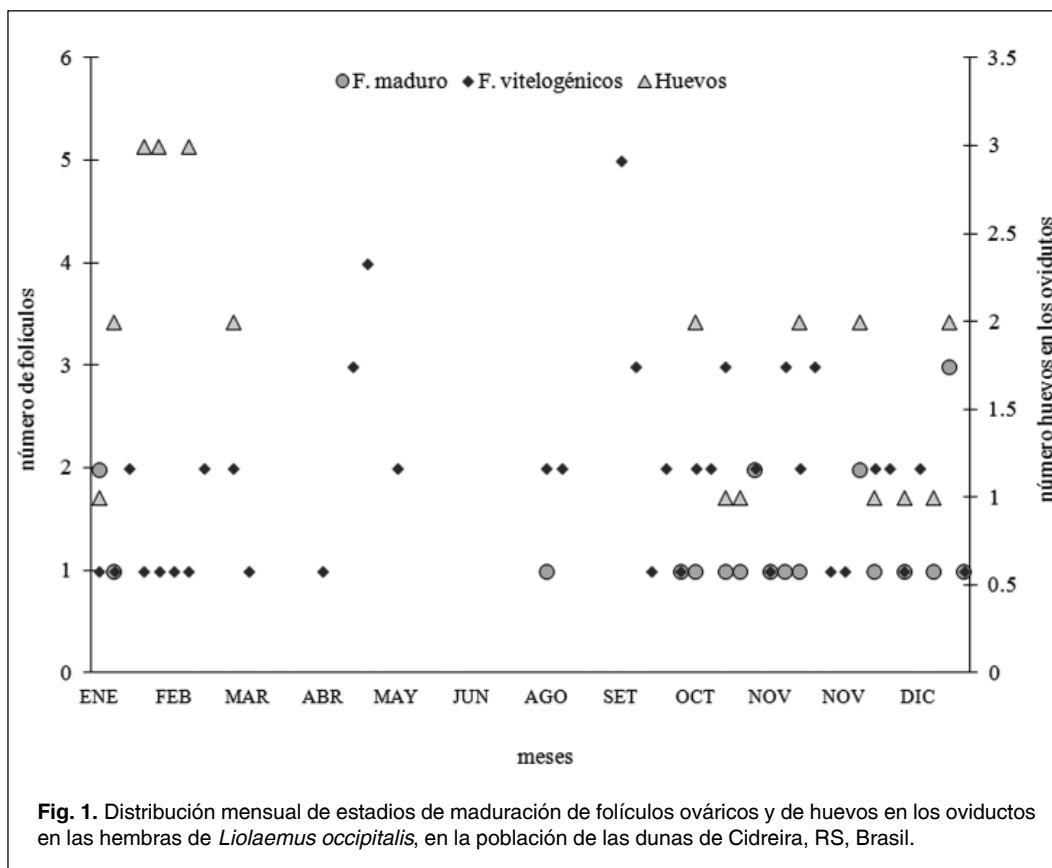
Se consideraron las estaciones como: otoño a los meses de marzo, abril y mayo, invierno a los meses de junio, julio y agosto, primavera a los meses de setiembre, octubre y noviembre, y verano a los meses de diciembre, enero y febrero.

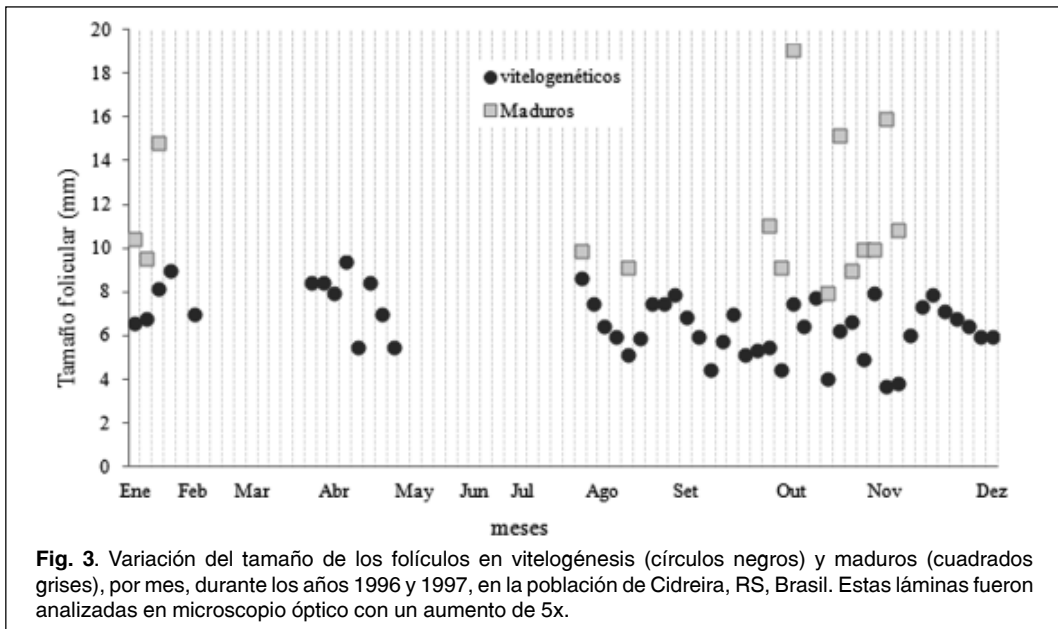
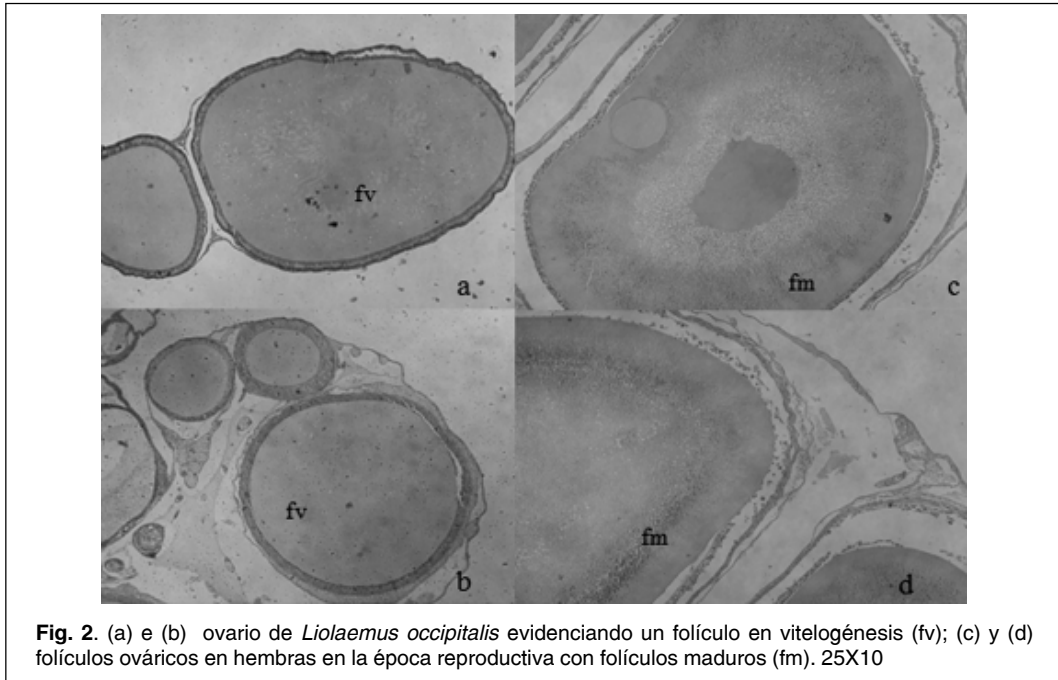
Los datos climáticos fueron solicitados en el 8° Distrito de Meteorología do Rio Grande do Sul, correspondientes a la Estação Meteorológica de Tramandaí/RS. Se utilizaron las temperaturas mensuales (°C), la precipitación (mm) y el fotoperíodo (horas/día) para los dos años de estudio.

**RESULTADOS**

La hembra de menor tamaño registrada para *Liolaemus occipitalis* con actividad reproductiva fue de 40,7 mm de LHC. Pero la hembra más pequeña con huevos en oviductos tuvo un tamaño de 45,3 mm de LHC, y tenía un huevo. Este tamaño fue considerado el límite entre adultas y jóvenes.

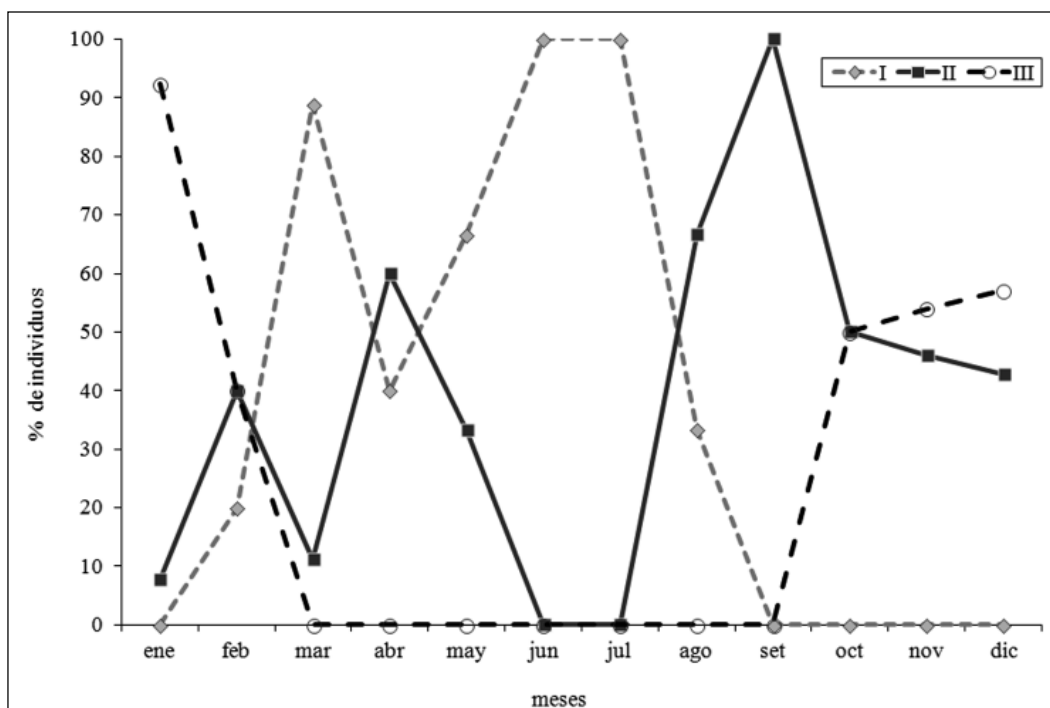
El número de hembras reproductivamente activas varió durante el año, indicando una estación reproductiva bien marcada. Las hembras tuvieron mayor incidencia de folículos en vitelogénesis de abril a noviembre, con folículos maduros (yemados), de setiembre a enero, y con huevos en oviductos, a partir de octubre (Fig. 1). De acuerdo con el análisis histológico de las gónadas, fue constatada la presencia de folículos ováricos maduros entre setiembre y enero. Desde octubre a enero fue verificada la presencia simultánea de folículos ováricos en vitelogénesis y huevos en los oviductos. Los folículos ováricos en vitelogénesis fueron observados durante todo el año, con excepción del mes en agosto (Fig. 2).





Fue constatado que los mayores folículos maduros ocurrieron entre los meses de octubre y enero. El tamaño medio de los folículos maduros fue de 11,75 mm, y de los folículos en vitelogenénesis fue de 6,6 mm (Fig. 3). Se verificó una diferencia significativa entre los meses de los dos años de estudio (KW = 42,08;  $p < 0,0001$ ).

Las hembras reproductivas fueron encontradas entre agosto y abril (mayo) en los dos años de estudio. Las hembras no reproductivas (categoría I) fueron encontradas en una frecuencia de 100% en los meses de invierno (junio y julio). Las hembras reproductivas ovígeras (categoría III) fueron encontradas en los meses de octubre a enero, siendo 90% de las hembras colectadas en el mes de enero (Fig. 4).



**Fig. 4.** Frecuencias mensuales de cada clase reproductiva de hembras de *Liolaemus occipitalis*, en la población de Cidreira, RS, Brasil. Triángulos grises: hembras no reproductivas, cuadrados negros: hembras reproductivas no ovígeras, y círculos blancos: hembras reproductivas ovígeras.

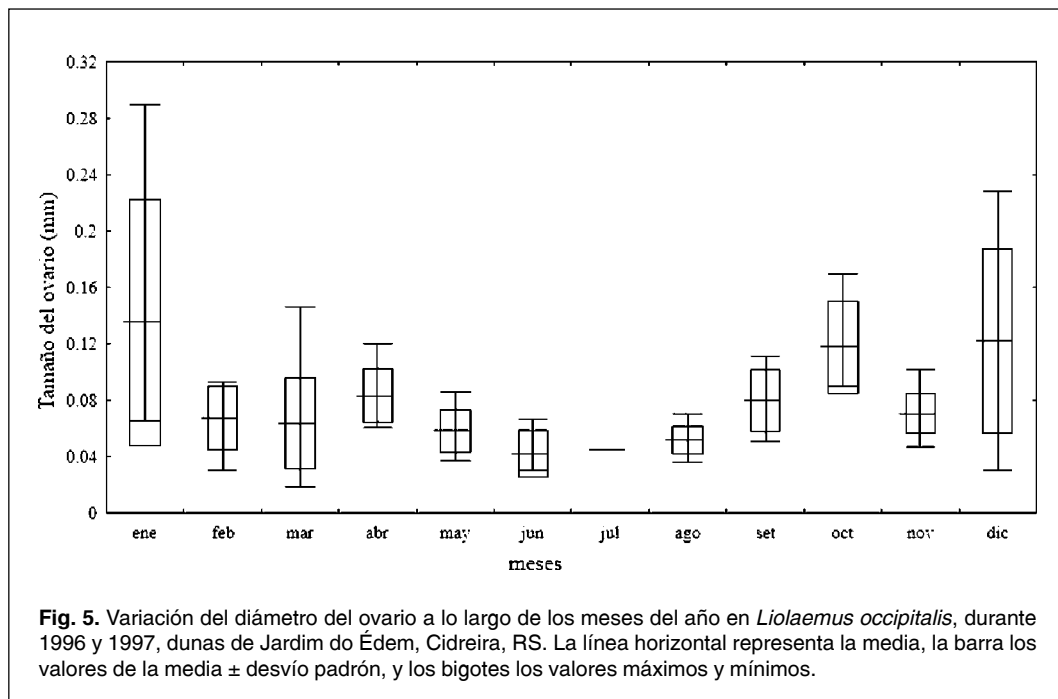
El diámetro de los ovarios varió significativamente entre los meses del año (KW = 54,763;  $p < 0,0001$ ), siendo que los mayores valores fueron registrados entre los meses de octubre y febrero (0,113mm – 0,278mm), lo que coincide con el período de la puesta (Fig. 5). El número de huevos por hembra varió entre uno a tres, con una media de dos. La frecuencia de hembras con un huevo en el oviducto fue de 37,04%, y tenían un LHC medio de 52,35 mm. La frecuencia de hembras con dos huevos fue de 48,14%, y tenían un LHC medio de 52,81 mm. Las

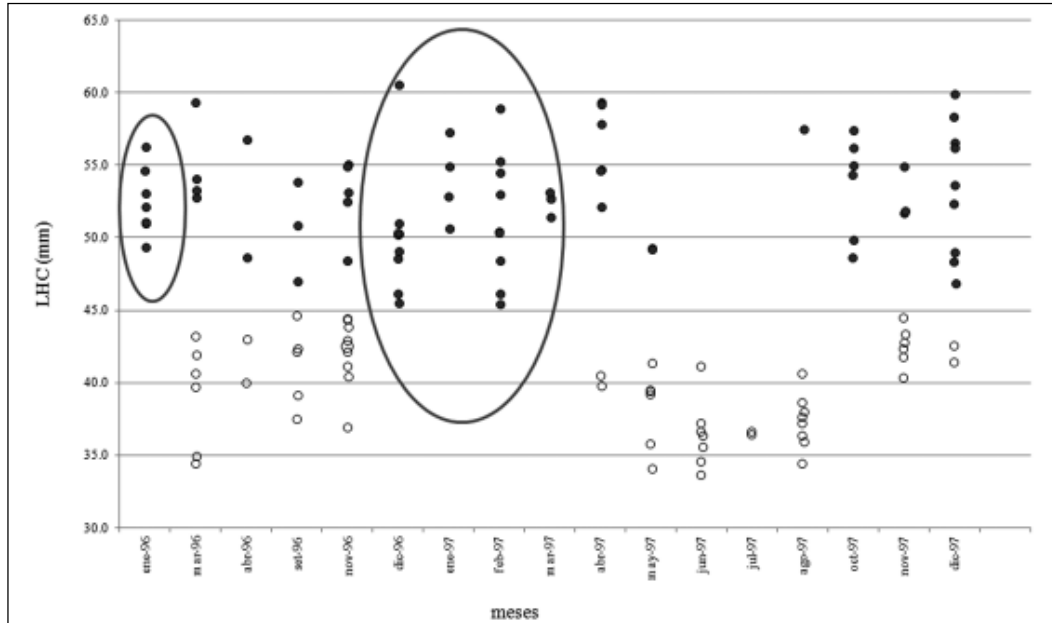
frecuencia de hembras con tres huevos fue de 14,80%, y un LCC medio de 57,30 mm. No existió correlación entre el tamaño de la puesta y el tamaño de la hembra ( $r = 0,3263$ ,  $p = 0,0967$ ,  $n = 27$ ). En el campo se observó la presencia de individuos recién nacidos desde mediados de enero hasta mediados de abril.

No fueron registradas hembras con menos de 30 mm de tamaño corporal. La distribución de tamaños a lo largo del año fue cíclica y marcada, observándose períodos en los cuales solamente fueron encontradas hembras adultas en la población (Fig. 6). Esos meses coinciden con los meses de mayor actividad reproductiva.

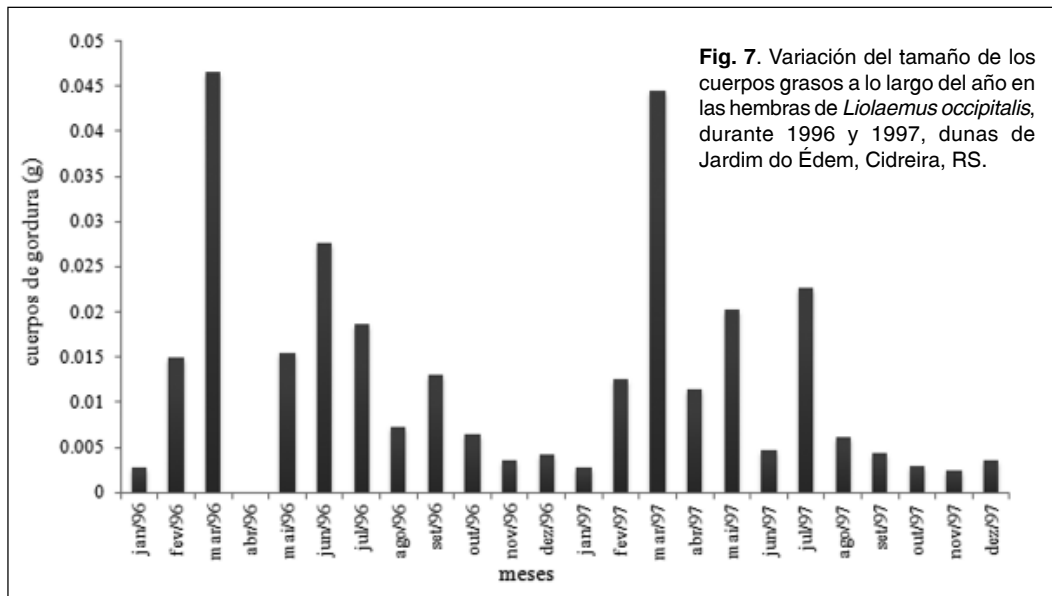
El tamaño de los cuerpos grasos también varió durante el año. El ciclo de éstos varió inversamente con la actividad reproductiva (Fig. 7). La media de la masa de los cuerpos grasos fue mayor durante los meses de otoño-inverno (marzo-julio), cuando la actividad reproductiva es menor. Fueron muy grandes en marzo, y durante el verano se observaron los menores tamaños registrados (Fig. 7).

El primer individuo recién nacido (con cicatriz umbilical), fue colectado el día 21/01/97 (30,8 mm). La variación a lo largo del año del tamaño de los ovarios tuvo una fuerte correlación con la variación de la temperatura ( $r = -0,72$ ;  $p < 0,001$ ) y con el fotoperíodo ( $r = -0,9$ ;  $p < 0,000$ ). No hubo correlación con la precipitación ( $r = -0,13$ ;  $p < 0,6$ ). Se observó también correlación entre la frecuencia reproductiva y la temperatura ( $r = -0,6$ ;  $p < 0,01$ ) y el fotoperíodo ( $r = -0,83$ ;  $p < 0,001$ ). Pero no hubo correlación entre la frecuencia reproductiva y la precipitación ( $r = -0,36$ ;  $p$





**Fig. 6.** Distribución mensual del tamaño corporal (LHC) de las hembras de *Liolaemus occipitalis*, durante 1996 y 1997, dunas de Cidreira, RS. Los círculos resaltan los períodos donde fueron observadas solamente hembras adultas (puntos cerrados = hembras adultas, puntos abiertos = hembras jóvenes).



**Fig. 7.** Variación del tamaño de los cuerpos grasos a lo largo del año en las hembras de *Liolaemus occipitalis*, durante 1996 y 1997, dunas de Jardim do Édem, Cidreira, RS.



< 0,13). Las correlaciones observadas entre la variación del tamaño de los cuerpos grasos y las variables ambientales fueron: fotoperíodo,  $r = -0,6259$ ,  $p < 0,001$ ; precipitación,  $r = -0,4785$ ,  $p = 0,0155$ ; temperatura,  $r = -0,2897$ ,  $p = 0,1601$ .

## DISCUSIÓN

Los datos obtenidos indican que *L. occipitalis* es una especie ovípara, que posee un ciclo reproductivo marcadamente estacional, con actividad reproductiva entre los meses de octubre a febrero. Existió un período de recrudescencia que ocurrió entre marzo y agosto, con un período de receso reproductivo, durante los meses de invierno (junio-julio). El ciclo reproductivo de las hembras de *L. occipitalis* coincide con el ciclo reproductivo de los machos de la especie, verificado por Verrastro & Krause (1999). También fue observado para otras especies de lagartos de regiones templadas en general, y del género *Liolaemus* (Fitch, 1970; Licht & Gorman, 1970; Blanco *et al.*, 2001; Martori & Acosta, 2001; Balestrin *et al.*, 2010; Martori & Aun, 2010). El patrón de actividad estacional es encontrado en la mayoría de las especies ovíparas de lagartos de regiones templadas, con el desarrollo de las gónadas en primavera, y subsecuentemente ovulación, cortejo y cópula (Fitch, 1970; Cuellar & Cuellar, 1977). De la misma forma, ocurre con otras especies ovíparas del género *Liolaemus* de regiones templadas, de bajas altitudes, que tienen reproducción en primavera-verano (*L. kuhlmanni* (Ortiz & Zunino, 1976), *Liolaemus nitidus* (Jacksic & Fuentes, 1980), *L. bisignatus* (Ortiz, 1981), *L. Wiegmanni* (Ramírez-Pinilla, 1991a) y *L. occipitalis*, (Verrastro & Krause, 1999)).

Aunque no se haya confirmado una relación significativa entre el tamaño de la puesta y el tamaño de la hembra, hubo tendencia a que las mayores proles estuvieran asociadas a mayores hembras, como es observado en la mayoría de las especies de lagarto de pequeño porte (Rocha, 1992; Vitt, 1992; Verrastro, 2001; Balestrin *et al.*, 2010; Winck & Rocha, 2012). En esta especie esta relación puede no ser tan marcada debido al dimorfismo sexual por tamaño, siendo que los machos son mayores que las hembras (Verrastro, 2004). Según ese estudio la selección sexual favorece tamaños mayores en machos para competición por recursos, y una alta inversión energética en hembras que se reproducen en la primera estación luego del nacimiento.

El tamaño medio de la prole de *Liolaemus occipitalis* fue relativamente bajo comparado con otros lagartos de la Familia y del género *Liolaemus* (Rocha, 1994). Por ejemplo, *L. wiegmanni* coloca una media de 5,4 huevos por puesta, según Ramírez-Pinilla (1991a), y de tres a ocho huevos por postura según Martori & Aun (1997) y, *L. koslowskyi* de uno a 10 huevos por puesta (Martori & Aun, 2010). Como consta en el análisis de Rocha (1994) y Winck & Rocha (2012), los tamaños de las puestas, en muchas especies, están directamente relacionados con el tamaño de la hembra (Vitt & Lacher Jr., 1981; Vitt & Blackburn, 1983; Vitt & Blackburn, 1991; Colli, 1991; Balestrin *et al.*, 2010). En *Liolaemus occipitalis*, además de existir un factor asociado al pequeño tamaño del lagarto, lo que implicaría en menor espacio para la producción de huevos, las posturas de pequeño tamaño podrían estar asociadas a una estrategia vinculada a los ambientes abiertos con altos riesgos de predación y el hábito fosorial (Verrastro & Bujes, 1998; Bujes & Verrastro, 2006). Un bajo número de huevos

evitaría el exceso de masa en las hembras, y mayor agilidad en el desplazamiento. El tamaño de la prole asociada al hábitat también fue constatado en otros estudios de lagartos (Vitt & Goldberg, 1983; Vitt, 1993; Vitt *et al.*, 1997). Esta estrategia también fue verificada para *L. lutzae* (Rocha, 1992) que es una especie de playa, de área abiertas y con hábito fosorial, deposita en promedio dos huevos por puesta, y tiene un tamaño medio en las hembras adultas de 59,9 mm. Por otro lado, Pincheira-Donoso & Tregenza (2011), verificaron que en especies de *Liolaemus* de regiones más frías existen restricciones de selección térmica para el aumento del tamaño del cuerpo y por consiguiente de la postura. Este factor también puede ser un determinante de posturas pequeñas en *L. occipitalis*, cuyo hábitat presenta temperaturas muy bajas durante el invierno. La presencia simultánea de folículos en vitelogénesis y huevos en los oviductos entre octubre y enero, y también, la ausencia de hembras inactivas en el período de setiembre a enero, sugiere que las hembras tienen más de una puesta en la misma estación reproductiva. De esta forma, se verifica que *L. occipitalis* es un lagarto con múltiples puestas. Este hecho estaría compensando las puestas de pocos huevos, aumentando así el potencial reproductivo de la especie. Esa estrategia es observada en otras especies de lagartos de reproducción estacional y de tamaño corporal relativamente pequeño (Van Sluys, 1993; Vitt & Colli, 1994; Pianka & Vitt, 2003; Silva & Araújo, 2008), así como para otras especies del género *Liolaemus* (Ramirez-Pinilha, 1991b; Verrastro, 2001; Rocha, 1992; Martori & Aun, 1997; Vega, 1999; Martori & Aun, 2010).

El hecho de que fueron encontradas solamente hembras adultas durante los meses de mayor actividad reproductiva, junto con la constatación de Verrastro & Krause (1994) que los individuos nacidos en una estación reproductiva alcanzan el tamaño mínimo de la madurez sexual en la primera estación luego de su nacimiento, sugiere que existen hembras reproduciéndose a lo largo de toda la estación reproductiva. También fue constatada la presencia de diferentes tamaños corporales de hembras jóvenes en el mismo mes. Esta estrategia estaría asociada a la maduración sexual en diferentes momentos del período reproductivo, con hembras depositando huevos en puestas tempranas y tardías dentro de la misma estación reproductiva (Rocha, 1992; Van Sluys, 1993; Balestrin *et al.*; 2010).

La relación negativa y significativa entre el aumento del tamaño del ovario y la frecuencia reproductiva con el fotoperíodo y la temperatura, confirman que estos dos factores ambientales fueron determinantes del ciclo reproductivo de las hembras de *Liolaemus occipitalis*. Igualmente fue constatado para los machos de esta especie por Verrastro & Krause (1999). Esto coincide con los estudios realizados en otras especies de lagartos de regiones templadas (Marion, 1982). La temperatura y el fotoperíodo son factores determinantes en el ciclo de vida en las zonas templadas, dada la gran amplitud de variación de estos factores a lo largo del año (Gorman & Licht, 1974). Por otro lado, la precipitación no fue un factor determinante del ciclo reproductivo de las hembras de *L. occipitalis*, así como tampoco para los machos (Verrastro & Krause, 1999). Esto corrobora también lo que se conoce hasta el momento para lagartos de regiones tropicales (Sexton *et al.*, 1971; Marion, 1982; Magnusson, 1987; Rocha, 1992; Van Sluys, 1993).

Los lípidos representan un eficiente mecanismo de acumulación de energía en un pequeño espacio, que puede ser utilizado como fuente energética para el crecimiento, mantenimiento y reproducción (Derickson, 1976). En diferentes vertebrados ectotermos ha sido demostrada la

importancia de los cuerpos grasos en la actividad gonadal, verificándose que el tamaño varía inversamente con el desarrollo folicular de las hembras (Barwick, 1959; Hahn & Tinkle, 1965; Smith, 1968; Lewis & Rose, 1969; Pianka, 1970; Telford, 1970; Fitzpatrick, 1973; 1976; Derickson, 1976).

Las hembras de *Liolaemus occipitalis* evidenciaron una variación marcada en sus cuerpos grasos en ambos años estudiados. El ciclo de los mismos estuvo relacionado negativamente con el fotoperíodo y con la precipitación, inversamente a lo que ocurrió con la actividad reproductiva. Las hembras acumularon grasa durante el período recrudesciente, y al iniciar la estación reproductiva, sufrieron una acentuada disminución, llegando al tamaño mínimo observado en el verano (diciembre-febrero). Fue en ese período que se observaron las primeras posturas. Este hecho sugiere que la gordura estocada en las hembras, fue utilizada en la producción de huevos para la primera postura. La disminución del tamaño de los cuerpos grasos, desde setiembre hasta febrero (mes de la última puesta) sugiere que la grasa acumulada en el período refractario no tiene importancia en la producción de puestas subsecuentes. Varios autores han demostrado que la producción de huevos en los oviductos y la actividad gonadal están vinculadas al ciclo de los cuerpos grasos, y consecuentemente, con las variaciones del alimento en el ambiente (Vitt, 1982; Rocha, 1992; Vrcibradic & Rocha, 1998). Estos parámetros indirectamente están influenciados por el fotoperíodo, la temperatura y la precipitación (Hahn & Tinkle, 1965; Ballinger, 1977; Vitt, 1983; Guillette & Casas-Andreu, 1987), siendo de hecho la nutrición el mayor factor determinante de la reproducción (Ramiez-Pinilla, 1991).

Concluyendo, las hembras de *Liolaemus occipitalis* se reproducen entre los meses de setiembre y marzo, lo que coincide con el período reproductivo de los machos de esta especie. La estrategia reproductiva de esta especie está de acuerdo con las predicciones de Tinkle *et al.* (1970) que postula que las respuestas reproductivas están asociadas al tipo de ambiente donde la especie vive, tropical o estacional; al tamaño corporal y al tiempo que demora en alcanzar la madurez sexual. Dentro de esto, *L. occipitalis* se encuadra como una especie de reproducción estacional marcada, con maduración sexual temprana y múltiples puestas. Como fue verificado para lagartos de climas templados, la temperatura y el fotoperíodo son los factores determinantes del ciclo reproductivo.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a los colegas Dr. Paulo Brack y MSc. Rodrigo Caruccio por la ayuda en campo. A Gustavo Scaron por la revisión del texto original. A la *Fundação de Apoio à Pesquisa do Rio Grande do Sul* por el apoyo financiero.

## REFERENCIAS

- Balestrin R. L., Cappellari L. H. & Outeiral A. B. 2010. Biología reproductiva de *Cercosaura schreibersii* (Squamata, Gymnophthalmidae) e *Cnemidophorus lacertoides* (Squamata, Teiidae) no Escudo Sul-Riograndense, Brasil. *Biota Neotropica*, 10(1): 131-139.

- Ballinger R. E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology*, 58: 628-635.
- Barwick R. E. 1959. The life history of the common New Zealand skink, *Leiopisma zealandia* (Gray, 1943). *Transactions and Proceedings of the New Zealand*, 86: 331-380.
- Blanco G., Acosta J. C. & Martori R. 2001. Biología reproductiva de *Liolaemus darwini* en Cauce, San Juan, Argentina. Resúmenes del IV Congreso Argentino de Herpetología. Salta.
- Bujes C. S. & Verrastro L. 2006. Thermal biology of *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Tropicuridae) in the coastal sand dunes of Rio Grande do Sul, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 66(3): 29-41.
- Colli G. R. 1991. Reproductive ecology of *Ameiva ameiva* (Sauria-Teiidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Copeia*, 1991: 1002-1012.
- Cuellar H. S. & Cuellar O. 1977. Refractoriness in female lizard reproduction: A probable circannual clock. *Science*, 197: 495-497.
- Derickson W.K. 1976. Lipid storage and utilization in reptiles. *American Zoology*, 16: 711-723.
- Dunham A. E. 1981. Population in fluctuating environments. The comparative population ecology of the iguanid lizard *Sceloporus meriami* and *Urosaurus ornatus*. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology (University of Michigan)* 158: 1-52.
- Dunham A. E. 1982. Demographic and life history variation among populations of the iguanid lizard *Urosaurus ornatus*: implications for the study of life-history phenomena in lizard. *Herpetologica*, 38(1): 208-221.
- Fitch H. S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. *Miscellaneous Publication - University of Kansas, Museum of Natural History*, 52: 1-247.
- Fitch H. S. 1980. Reproductive strategies of reptiles. *SSAR Contributions to Herpetology* 1. *En: Murphy, J. B. & Collins, J. J. (eds.). Reproductive biology and diseases of captive reptiles.* 25-31p. New York, Society for the Study of Amphibians and Reptiles.
- Fitzpatrick L. C. 1973. Energy allocation in the allegany mountain salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Ecological Monographs*, 43: 43-58.
- Fitzpatrick L. C. 1976. Life history patterns of storage utilization lipids for energy in amphibians. *American Zoologist* 16: 725-732.
- Gorman G. C. & Licht P. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical anolis lizard. *Ecology*, 55: 360-369.
- Guillette L. J. & Casas-Andreu G. 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard, *Barisia imbricata*. *Herpetologica*, 43: 29-38.
- Hahn W. E. & Tinkle D.W. 1965. Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Experimental Zoology*, 158: 70-86.
- Hasenack H. & Ferraro L.W. 1989. Considerações sobre o clima da região de Tramandaí, RS. *Pesquisas*, 22: 53-70.
- Jackson J. F. & Teleford J. R. 1974. Reproductive ecology of the Florida scrub lizard *Sceloporus woodi*. *Copeia*, 1974: 689-694.
- Jaksic F. M. & Fuentes E. R. 1980. Observaciones autoecológicas en *Liolaemus nitidus* (Lacertilia: Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 15: 109-124.

- Lewis H. L. & Rose F. L. 1969. Effects of fat body acids on ovarian and liver metabolism of *Ambystoma tigrinum*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 30: 1055-1060.
- Licht P. & Gorman G. C. 1970. Reproductive and fat cycles in caribbean *Anolis* lizards. *University of California Publications in Zoology*, 95: 1-52.
- Magnusson W. 1987. Reproductive Cycles of Teiid Lizards in Amazonian Savanna. *Journal of Herpetology*, 21(4): 307-316.
- Marion K. R. 1982. Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: Temperature and photoperiod effects on the testicular cycles of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica*, 38: 26-39.
- Martori R. & Acosta J. C. 2001. Relevamiento reproductivo en un ensamble herpetológico de Albardón, San Juan, Argentina. Resúmenes del IV Congreso Argentino de Herpetología, Salta.
- Martori R. & Aun L. 1997. Reproduction and fat body cycle of *Liolaemus wiegmannii* in central Argentina. *Journal of Herpetology*, 31(4): 578-581.
- Martori R. & Aun L. 2010. Reproducción y variación de grupos de tamaño en una población de *Liolaemus koslowskyi* (Squamata: Liolaemini). *Cuadernos de Herpetología*, 24(1): 39-55.
- Ortiz J. C. 1981. Revision taxonomique et biologic des *Liolaemus* du groupe *nigromaculatus* (Squamata: Iguanidae). Tesis Doctoral. Université Paris VII. France. 438 pp.
- Ortiz J. C. & Zunino S. 1976. Ciclo reproductor de *Liolaemus nigromaculatus kuhlmani*. *Anales Museo Historia Natural Valparaiso*, 9: 127-132.
- Pianka E. R. 1970. Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51: 703-720.
- Pianka E. R. & Parker W. S. 1975. Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, 109(968): 453-464.
- Pianka E. R. & Vitt L. J. 2003. *Lizards: Windows to the Evolution of Diversity*. Univ. of California Press: Berkeley.
- Ramirez-Pinilla M. P. 1991a. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Liolaemus wiegmanni*. *Amphibia Reptilia*, 12(2): 195-202.
- Ramirez-Pinilla M. P. 1991b. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *Journal of Herpetology*, 25(2): 205-208.
- Rocha C. F. D. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 26(1): 17-23.
- Rocha C. F. D. 1994. A ecologia de lagartos no Brasil: status e perspectivas. *En: Nascimento, L. B., Bernardes, A. T., Cotta, G.A. Herpetologia no Brasil*. p:39-57. Belo Horizonte. Pontificia Universidade Católica, Fundação Biodiversitas & Fundação Ezequiel Dias.
- Sexton O. J., Ortleb E. P., Hathaway L. M., Ballinger R. E. & Licht P. 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology*, 52: 201-215.
- Silva V. & A. F. B. Araújo. 2008. *Ecologia dos lagartos brasileiros*. Rio de Janeiro, REDB STYLE – Produções Gráficas e Editorial Ltda. 256 pp.
- Smith R. E. 1968. Experimental evidence for gonadal-fat body relationship in two lizard (*Ameiva festiva*, *A. quadrilineata*). *The Biological Bulletin*, 134: 325-331.

- Teleford S. R. 1970. Seasonal fluctuations in liver and fat body weight of the Japanese lizard *Takydromus tachidromides schlegel*. *Copeia*, 1970: 681-688.
- Tinkle D. W. 1967. The life and demography of the side-blotched lizard *Uta stansburiana*. Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan, 132: 1-182.
- Tinkle D. W., Wilbur H. M & Tilley S. G. 1970. Evolutionary strategies in lizard reproduction. *Evolution*, 24: 55-74.
- Van Sluys M. 1993. The reproductive cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria, Tropiduridae) in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 27(1): 28-32.
- Vega L. 1999. Ecología de saurios arenícolas de las dunas costeras bonaerenses. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata. 102 pp.
- Verrastro L. 2001. Descrição, Estratégia Reprodutiva e Alimentar de uma Nova Espécie do Gênero *Liolaemus* no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. (Iguania: Tropiduridae). Unpubl. Ph.D. Thesis, Univ. Federal de São Carlos, São Paulo, Brasil.
- Verrastro L. 2004. Sexual dimorphism in *Liolaemus occipitalis* (Iguania, Tropiduridae). *Iheringia (Sér. Zoologia)*, 94(1):45-48.
- Verrastro L. & Bujes C. S. 1998. Ritmo de atividade de *Liolaemus occipitalis* Boulenger (Sauria, Tropiduridae) na praia de Quintão, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15(4): 913-920.
- Verrastro L. & Krause L. 1994. Analysis of growth in a population of *Liolaemus occipitalis* Boul. 1885, from the coastal sand-dunes of Tramandaí, RS, Brazil (Reptilia-Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 29(2): 99-111.
- Verrastro L. & Krause L. 1999. Ciclo reprodutor de machos em *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885. (Sauria-Tropiduridae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (1): 227-231.
- Vitt L. J. 1982. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia: Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 3113-3120.
- Vitt L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia*, 1983(2): 359-366.
- Vitt L. J. 1992. Diversity of reproductive strategies among Brazilian lizards and snakes: the significance of lineage and adaptation. p. 135-149. *In: Reproductive Biology of South American Vertebrates* (W. C. Hamlett, ed.). Springer-Verlag, New York.
- Vitt L. J. 1993. Ecology of isolated open-formation *Tropidurus* (Reptilia: Tropiduridae) in Amazonian lowland rain forest. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 2370-2390.
- Vitt L. J. & Blackburn D. G. 1983. Reproduction in the lizard *Mabuya heathi* (Scincidae): a commentary on viviparity in new world *Mabuya*. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 2798-2806.
- Vitt L. J. & Blackburn D. G. 1991. Ecology and life history of the viviparous lizard *Mabuya bistrriata* (Scincidae) in the Brazilian Amazon. *Copeia*, 1991(4): 916-927.
- Vitt L. J. & Breitenbach G. L. 1993. Life history and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). 211-243p. *En: Wright, J. W. & Vitt, L. J. (eds) Biology of Whiptail lizards (Genus Cnemidophorus)*. Oklahoma. Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, USA.
- Vitt L. J. & Colli G. R. 1994. Geographical ecology of a neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 1986-2008.

- Vitt L. J. & Goldberg, S. R. 1983. Reproductive ecology of two tropical iguanid lizards: *Tropidurus torquatus* and *Platynotus semitaeniatus*. *Copeia*, 1983: 131-141.
- Vitt L. J. & Lacher Jr. T. E. 1981. Behavior, habitat, diet and reproduction of the iguanid lizard *Polychrus acutirostris* in the caatinga of Northeastern Brazil. *Herpetologica*, 37: 53-63.
- Vitt L. J., Zani P. A. & Ávila-Pires T. C. S. 1997. Ecology of the arboreal tropidurid lizard *Tropidurus* (= *Plica*) *umbra* in the amazonian region. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1876-1882.
- Vrcibradic D. & Rocha C. F. D. 1998. Reproductive cycle and life-history traits of the viviparous skink *Mabuya frenata* in southeastern Brazil. *Copeia*, 1998: 612-619.
- Winck G. R. & Rocha C. F. D. 2012. Reproductive trends of Brazilian lizards (Reptilia, Squamata): the relationship between clutch size and body size in females. *North-Western Journal of Zoology*, 8(1): 57-62.
- Zar J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 718p.

*Fecha de Recepción: 16 de julio de 2013*  
*Fecha de Aceptación: 28 de octubre de 2013*