

Ecología trófica de *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina

María Paula Cabrera¹, Gustavo José Scrocchi Manfrini^{1,2}

¹ Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, Tucumán, Argentina.

² Unidad Ejecutora Lillo. Fundación Miguel Lillo - CONICET. Tucumán, Argentina.

Recibido: 15 Mayo 2019

Revisado: 27 Septiembre 2019

Aceptado: 10 Marzo 2020

Editor Asociado: S. Valdecantos

doi: 10.31017/CdH.2020.(2019-021)

ABSTRACT

Trophic ecology of *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Sauria: Liolaemidae) in Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. Diet studies are essential to understand the ecological and evolutionary phenomena that influence animals, because they provide information on the species interactions with the environment and with other organisms. We described the trophic ecology of *Liolaemus espinozai* from Campo El Arenal (Catamarca, Argentina), type locality of the species, using the stomach contents of males and females. We determined the importance of each prey item, trophic amplitude and diversity, and similarity of stomach contents between males and females; the stomach volume was compared intra and intersexually and we evaluated the relationship between the size of the individual and preys. We determined a total of 3151 preys grouped into 17 trophic categories. The population is generalist and insectivorous, feeding mainly on ants (formicids); the trophic amplitude is low, with large fluctuations throughout the year. There is no relationship between body and head size of lizards and prey size. Males and females share about 80% of the diet, so there would be competition for food. The differences observed in the different periods would be due to a different activity pattern between sexes

Key words: Diet; Trophic ranging; Stomach contents.

RESUMEN

El estudio de la dieta es fundamental para entender los fenómenos ecológicos y evolutivos que actúan en los animales, ya que brinda información sobre las relaciones de las especies con el ambiente y con otros organismos. Se describe la ecología trófica de una población de *Liolaemus espinozai* de Campo El Arenal (Catamarca, Argentina) localidad tipo de la especie. Con base en el análisis del contenido estomacal de machos y hembras, se determinó la importancia de cada ítem presa, la amplitud y diversidad trófica y la semejanza del contenido estomacal entre los sexos, en diferentes épocas del año; además, se comparó el volumen del contenido estomacal intrasexual e intersexual y se evaluó la relación entre el tamaño del individuo con el de la presa. Se determinó un total de 3151 presas agrupadas en 17 categorías tróficas. La población estudiada es generalista e insectívora, alimentándose principalmente de hormigas (formicidos); presenta una amplitud trófica baja, con grandes fluctuaciones a lo largo del año. No existe relación entre el tamaño del cuerpo y de la cabeza de los individuos con el volumen de las presas consumidas. Machos y hembras comparten alrededor del 80% de la dieta, por lo que existiría competencia por el alimento. Las diferencias observadas en las distintas épocas se deberían a un patrón de actividad distinto entre ellos.

Palabras clave: Dieta; Amplitud trófica; Contenido estomacal.

Introducción

La dieta de las lagartijas puede variar entre diferentes grupos taxonómicos, entre distintas especies simpátricas (Vitt y Zani, 1998), dentro de una misma especie de manera temporal (Halloy *et al.*, 2006; Semhan *et al.*, 2013), o entre poblaciones de la misma especie (Vitt *et al.*, 1997; Cossovich *et al.*, 2011), y puede estar en íntima relación con la abundancia del recurso alimentario, la competencia

(Valdecantos, 2011), las condiciones del hábitat y el crecimiento poblacional de una especie (Aun *et al.*, 1999), pudiendo, además, variar con las estaciones (Valdecantos *et al.*, 2012). Existe una gran cantidad de evidencias sobre los factores ecológicos relacionados con la dieta, pero ésta también puede estar relacionada con limitantes históricos - filogenéticos propios de la especie, aunque los trabajos sobre este

Autor para correspondencia: mpaucab@yahoo.com

aspecto son escasos (Vitt *et al.*, 1999; Pérez - Barbería y Gordon, 2001; Espinoza *et al.*, 2004; Vitt y Pianka, 2004; Cossovich *et al.*, 2011).

El estudio del nicho trófico permite conocer aspectos relacionados con el espectro nutricional de una población, incluyendo la comparación de las preferencias de los subgrupos sexuales y etarios, y también las variaciones estacionales. Además, permite conocer características comportamentales en la obtención de los recursos (Aun *et al.*, 1999; Teixeira-Fialho *et al.*, 2003). Dentro del nicho trófico, es importante distinguir entre los de los diferentes individuos y los de toda la población (Putman y Wratten, 1984). Una población con un nicho estrecho debe, necesariamente, estar compuesta por individuos con nichos estrechos y especializados, mientras que una población con nicho amplio puede incluir individuos con nichos estrechos o amplios, o una combinación de ambos (Amundsen *et al.*, 1996).

Existen dos componentes separados que contribuyen a la amplitud total de nicho de una población: primero, cada individuo muestra variación en el uso de recursos (denominado componente intra fenotipo, CIF), y segundo, hay variación en el uso de recursos entre individuos (componente entre fenotipos, CEF) (Roughgarden, 1972, 1974; Giller, 1984; Pianka, 1988; Wootton, 1990). La suma de los dos componentes se combina para formar la amplitud total del nicho (Giller, 1984). Una población con un alto componente entre fenotipos estaría compuesta por individuos especializados con poca o ninguna superposición en el uso de recursos, mientras que una población con un componente dentro de fenotipo alto, estaría compuesta de generalistas, cada uno explotando una amplia gama de recursos en superposición (Giller, 1984; Pianka, 1988). Especies que ingieren presas al azar entre las disponibles, son considerados generalistas, mientras que especies que seleccionan porciones específicas del espectro de disponibilidad son especialistas (Vitt y Caldwell, 2014).

Aunque la mayoría de las lagartijas son predadores de pequeños animales, y raramente consumen material vegetal, existen varias especies omnívoras y algunas que son exclusivamente herbívoras (Cooper y Vitt, 2002). No existe un criterio estricto para calificar a las especies según su régimen alimentario; sin embargo, autores como Cooper y Vitt (2002) y Espinoza *et al.* (2004), en base al volumen de vegetales hallados en la dieta, adoptaron las siguientes definiciones: del 0 al 10%, insectívoro; del 10% al 70%, omnívoro; y del 70% al 100%, herbívoro.

Diversos autores observaron diferencias entre machos y hembras de distintas especies (Pérez Mella-do y De la Riva, 1993; Perry y Garland, 2002; Halloy *et al.*, 2006; Castro *et al.*, 2013). Las condiciones climáticas también pueden influir en la actividad reproductiva (Vitt y Carvalho, 1992; Smith *et al.*, 1995) y estos cambios estacionales en los patrones reproductivos, pueden estar acompañados de cambios estacionales en la dieta, ya que los requisitos energéticos deberían cambiar según su estado reproductivo (Semhan *et al.*, 2013); así, los sexos pueden divergir en la selección de los microhábitats usados para el forrajeo, especialmente en épocas en las que las hembras se encuentran grávidas (Barden y Shine, 1994; Semhan *et al.*, 2013). En muchos casos, las diferencias en la dieta se han asociado además, a las divergencias sexuales en el tamaño de la cabeza (e.g., *L. scapularis*, García *et al.*, 1989; *L. wiegmanni*, Aun *et al.*, 1999; *L. multimaculatus*, Vega, 1999; *L. quilmes*, Halloy *et al.*, 2006; *L. pseudoanomalus*; Kozykariski *et al.*, 2011; *L. crepuscularis*, Semhan *et al.*, 2013; *L. ramirezae*, Semhan y Halloy, 2016).

El género *Liolaemus* posee más de 270 especies válidas (Abdala y Quinteros, 2014; Abdala *et al.*, 2016; Verrastro *et al.*, 2017; Aguilar-Puntriano *et al.*, 2019). Dentro del género se encuentra una de las mayores diversidades de formas y adaptaciones ecológicas, exhibiendo numerosas especializaciones morfoanatómicas, fisiológicas, etológicas y reproductivas, lo que hace del género un blanco de estudio desde variadas ópticas de la biología (Cei, 1986, 1993; Ávila *et al.*, 2000; Morando, 2004; Abdala, 2005; Quinteros, 2011, 2012, 2013; Scrocchi *et al.*, 2010; Abdala *et al.*, 2012 b, c). Las especies que lo constituyen habitan a diferentes altitudes (desde el nivel del mar hasta más de 5000 msnm), en diferentes sustratos (arborícolas, arenícolas, saxícolas), asociados a distintas especies de plantas, y con variación en modalidades reproductivas (incluso entre especies relacionadas), encontrando vivíparas u ovíparas. En cuanto a la dieta, pueden ser omnívoras (e.g. *L. koslowskyi*, Aun y Martori, 1998; *L. elongatus*, Quatrini *et al.*, 2001; *L. umbrifer*, O'Grady *et al.*, 2005; *L. cuyanus*, Moreno Azocar y Acosta, 2011), carnívoras (e.g., *L. bibroni*, Belver y Avila, 2002; *L. quilmes* y *L. ramirezae*, Halloy *et al.*, 2006; *L. pseudoanomalus*, Kozykarisky *et al.*, 2011), o herbívoras (e.g., *L. lutzae*, Rocha, 2000; *L. poecilochromus*, Valdecantos *et al.*, 2012; *L. eleodori*; Astudillo *et al.*, 2015). En algunas especies la alimentación fluctúa entre la herbivoría, omnivoría y carnivoría, en coincidencia con los

diferentes estadios ontogenéticos, sexo o estaciones del año (e.g., *L. poecilochromus*, Valdecantos, 2011; *L. crepuscularis*, Semhan *et al.*, 2013; *L. eleodori*; Astudillo *et al.*, 2015).

Liolaemus espinozai es una especie de tamaño mediano (58 mm de longitud hocico-cloaca-LHC, 49,5-62,8 mm [Cabrera y Scrocchi, 2012]), cuya distribución se encuentra restringida a Campo El Arenal, provincia de Catamarca, Argentina; es insectívora, alimentándose principalmente de hormigas (Abdala, 2005). Es ovípara y se reproduce durante primavera-verano (Cabrera, 2017).

El objetivo de este estudio es determinar la composición de la dieta de *Liolaemus espinozai* y la amplitud y diversidad del nicho trófico, discriminado por épocas y estaciones; evaluar si existen diferencias entre machos y hembras en las frecuencias y volúmenes de los ítems dieta consumidos, y en el volumen de contenido estomacal en las distintas épocas y estaciones; estimar la relación entre el tamaño de los individuos y el de las presas, tanto a nivel poblacional, como separado por sexos.

Materiales y métodos

El sitio de estudio está ubicado en Campo El Arenal (27°07'04.9" S; 66°13'04.4" W, 2462 m s.n.m.), departamento Andalgalá, provincia de Catamarca, Argentina. Es una región con comunidades arbustivas y cardonales (Danielle y Natenzon, 1994), comprendida en las provincias fitogeográficas del Monte y Prepuna (Cabrera, 1976); la vegetación herbácea es pobre y el suelo tiene una alta proporción de superficie desnuda; el clima es desértico, con inviernos secos y veranos cálidos, con marcada amplitud térmica diaria. Las precipitaciones son muy escasas y exclusivamente en verano, el promedio anual oscila entre 100-200 mm anuales.

Se analizaron los estómagos de machos (69) y hembras (51) adultos (mayores a 45 mm [Cabrera, 2017]), colectados desde diciembre del 2007 a diciembre de 2009 (sólo durante los meses que se encuentran en actividad, desde octubre a mayo); el número de estómagos analizados se justifica por las comparaciones mensuales y estacionales que se realizan entre los sexos. Se los capturó con lazo y se los sacrificó rápidamente con tiopental sódico, para evitar el sufrimiento de los animales y la digestión de las presas; los ejemplares fueron depositados en la Colección Herpetológica del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo. En el laboratorio, se

confirmó el sexo de los individuos y se les midió LHC (longitud hocico-cloaca), LCAB (longitud cabeza), ANCAB (ancho cabeza) y ALCAB (alto cabeza); se les extrajo el estómago, y el contenido estomacal se conservó en alcohol etílico al 70%.

Las presas fueron identificadas con lupa estereoscópica, hasta el nivel de orden o familia, se las midió con ocular micrométrico y se calculó el volumen con la fórmula de una esfera elipsoide (Dunham, 1983), $V = 4/3\pi(a/2)(b/2)^2$ (en mm³), en donde a= largo y b= ancho.

La dieta se analizó calculando la frecuencia de ocurrencia ($FO = Ne/NTe$, donde Ne es el número de estómagos con determinado ítem, y NTe es el número total de estómagos), y el volumen (V) de cada ítem presa, para machos y hembras anualmente y separado en épocas (las cuales a su vez, se corresponden con las estaciones del año): pre-reproductiva (otoño-invierno), de abril a agosto; reproductiva (primavera), de septiembre a diciembre; post-reproductiva (verano), de enero a marzo (Cabrera, 2017).

Para conocer la contribución de cada categoría de alimento a la dieta, se calculó el Índice de Importancia Relativa (IRI) propuesto por Pinkas *et al.* (1971): $IRI = \%FO (\%VO + \%N)$, donde %N expresa la importancia numérica, %VO representa la importancia volumétrica, que da una idea del aporte nutricional de cada ítem presa, y %FO expresa la proporción de estómagos conteniendo una categoría de presa específica. Para calcular la jerarquía de las presas en la dieta se aplicó al valor de IRI el índice de jerarquización (DJ), que toma el valor más alto del IRI y calcula el porcentaje de todos los demás valores a partir de él. Si el porcentaje del ítem presa se encuentra incluido entre el 100% y 75% se lo considera fundamental; entre el 75% y 50%, secundario; entre 50% y 25% accesorio, y si está por debajo del 25% se lo considera accidental (Montori, 1991). Esto se realizó para cada sexo, anualmente y por épocas y estaciones.

Para determinar si son insectívoros, herbívoros u omnívoros se siguió a Cooper y Vitt (2002) y Espinoza *et al.* (2004), en base al volumen de vegetales hallados en la dieta; además, se tuvo en cuenta también la frecuencia de ocurrencia.

Para analizar la especialización de la dieta de manera gráfica, se aplicó el Método de Costello modificado (Amundsen *et al.*, 1996) (Fig. 1). Este análisis se basa en la representación en dos dimensiones de los diferentes tipos de presas en la dieta, en un eje la abundancia específica de cada presa y

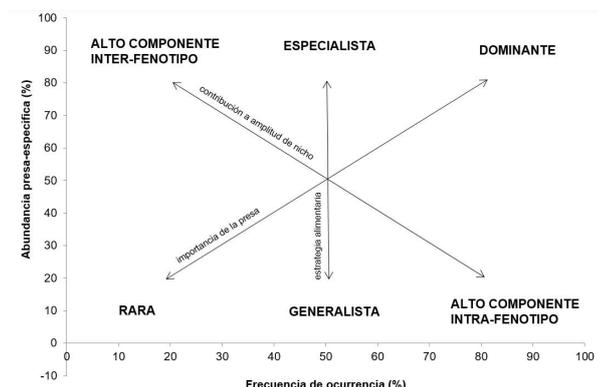


Figura 1. Gráfico de Costello modificado. Diagrama explicativo para la interpretación de la estrategia de alimentación, la contribución de amplitud del nicho y la importancia de la presa.

en el otro la frecuencia de ocurrencia (%FO). Este permite evaluar la estrategia alimentaria (generalista/especializado), la importancia de la presa (rara/dominante) y el componente que contribuye de mayor forma a la amplitud de nicho (componente entre fenotipo, CEF/componente intra fenotipo, CIF) (de la Rosa-Meza *et al.*, 2013).

Para amplitud de nicho, además del análisis gráfico, se calculó el Índice de Levins estandarizado: $B_A = B - 1/n - 1$, donde $B = 1/\sum p_j^2$ que es la medida de la amplitud de nicho; n es número de ítems presa; y p_j es la proporción de cada ítem presa en la dieta; este índice varía de 0 (cuando la población usa un solo recurso) a 1 (cuando la población utiliza los diferentes recursos en iguales proporciones) (Feinsinger y Spears, 1981; Krebs, 1989); se compararon los resultados de este índice con el gráfico de Costello modificado. Para determinar la importancia de los ítems alimentarios, se calculó el índice de Simpson.

Se analizó el grado de semejanza entre los contenidos estomacales de machos y hembras mediante el coeficiente de similitud de Jaccard: $S_j = a/a+b+c$; donde a = número de ítems compartidos por ambos sexos; b = número de ítems presentes únicamente en un sexo; c = número de ítems presentes únicamente en el otro sexo. Se comparó el volumen estomacal mensual y estacional de machos y hembras entre ellos y dentro de cada sexo, aplicando la prueba U de Mann-Whitney (Zar, 1999).

Para evaluar la relación del tamaño del depredador con respecto al de las presas, se realizaron regresiones entre el volumen máximo de las presas en relación a la longitud de la cabeza, altura máxima de la cabeza, ancho de la cabeza y longitud hocico cloaca de los depredadores, teniendo en cuenta a la población completa, como también discriminando

por sexos para ver si estos presentan diferencias.

En todas las pruebas el nivel de significación empleado fue 0.05 y se trabajó con el programa Statistica 9 (StatSoft Inc., 2009).

Resultados

Se determinó un total de 3151 presas agrupadas en 17 categorías tróficas (Tabla 1). Al considerar la representación gráfica dada por el Método de Costello modificado (Fig. 2), se puede observar que las hormigas [himenópteros formícidos (Fm)] se encuentran en más del 90% de la población (Fig. 2A), con los valores más altos de frecuencia de ocurrencia (%FO) y de abundancia presa-específica, además del máximo volumen (%VO) (Tabla 1), y con un IRI que supera el 75%, por lo que se la considera de categoría fundamental (Tabla 1). El resto de las categorías fueron ingeridas sólo ocasionalmente, con IRI menor al 25% (Tabla 1); aun así, los coleópteros (Col), arañas (Ar) y larvas (Lv) tienen %FO que superan el 20% de la población, mientras que el resto quedan agrupadas como presas raras en la esquina inferior izquierda del gráfico, con baja abundancia y %FO (Fig. 2A).

Cuando se observa la %FO por épocas-estaciones (Figs. 2B a 2D), las hormigas continúan encontrándose en más del 90% de la población y sus IRIs siguen siendo los más altos (Tabla 1), pero se encuentran diferencias en la abundancia presa-específica y en el volumen; así, en otoño-invierno (época pre-reproductiva) el valor máximo de abundancia presa-específica y volumen corresponde a ortópteros (ver Fig. 3B y Tabla 1); en primavera (época reproductiva), los mayores valores de ambos parámetros corresponden a formícidos (Fig. 3C y Tabla 1); y en el verano (época post-reproductiva), la mayor abundancia es de hemípteros mientras que el mayor volumen es de formícidos (Fig. 3D y Tabla 1). El resto de las categorías presentaron un IRI menor al 25% (Tabla 1), y porcentajes de FO menor al 50%. Los colémbolos (Cll), frutos (Fr), isópodos (Is), lepidópteros (Le), neurópteros (Ne), pupas (Pu), partes vegetativas (Pv) y semillas (Se) se encontraron siempre agrupados en la esquina inferior izquierda, siendo considerados presas raras (Figs. 2B a 2D). En ninguna época del año, así como tampoco cuando se considera el año completo, el volumen ni la frecuencia de ocurrencia de los vegetales superaron el 7%.

La amplitud trófica de la especie es baja y muestra grandes fluctuaciones a lo largo del año, pre-

Tabla 1. Categorías tróficas con sus respectivos valores anual y por épocas: FO (frecuencia de ocurrencia), VO (volumen de presa), IRI (Índice de Importancia relativa) y Cat (categoría alimentaria: F, fundamental; S, secundaria; A, accesoria y a, accidental). Valores de los índices de Simpson. En negrita se indican los valores máximos.

Categoría trófica	Anual			Pre-reproductiva			Reproductiva			Post-reproductiva		
	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat
ácaro	17,6	0,4	0,2	a	17,6	0,1	0,1	a	16,1	0,4	0,2	a
arácnido	21,8	2,4	0,9	a	11,7	0,5	0,1	a	24,2	5,3	1,3	a
colémbolo	3,4	0,01	<0,01	a	5,9	0,01	0,01	a	30,6	24,2	5,8	a
coleóptero	27,7	14,1	3,5	a	17,6	7,9	1,3	a	-	-	-	-
díptero	7,6	1	0,1	a	-	-	-	-	7,7	1,2	0,1	a
formícido	94,1	30,1	84,2	F	88,2	10,1	74,5	F	91,9	50,1	89,8	F
fruto	1,7	0,21	0,01	a	-	-	-	-	3,2	0,8	0,01	a
hemíptero	25,2	12,7	4,4	a	29,4	11,2	3,0	a	12,9	1,7	0,2	a
himenóptero	8,4	1,02	0,1	a	11,7	2,3	0,3	a	9,7	0,1	0,1	a
isópodo	0,8	<0,01	0,01		-	-	-	-	-	-	-	-
larva	30,2	12,7	3,7	a	29,4	9,7	2,7	a	22,6	12,8	2,4	a
lepidóptero	1,7	0,5	0,01	a	-	-	-	-	1,6	1,4	0,01	a
neuróptero	4,2	0,9	0,04	a	-	-	-	-	4,4	1,3	0,1	a
ortóptero	17,6	20,4	3	a	35,3	58,2	17,7	a	3,2	0,4	0,0	a
parte vegetativa	1,7	0,34	0,01	a	-	-	-	-	-	-	-	-
pupa	0,8	0,01	<0,01	a	-	-	-	-	1,6	0,6	<0,01	a
semilla	5,1	3,1	0,1	a	11,7	0,8	0,1	a	1,6	0,3	0,01	a
Índice de Simpson (Dsi)	0,33				0,17				0,23			
												0,43

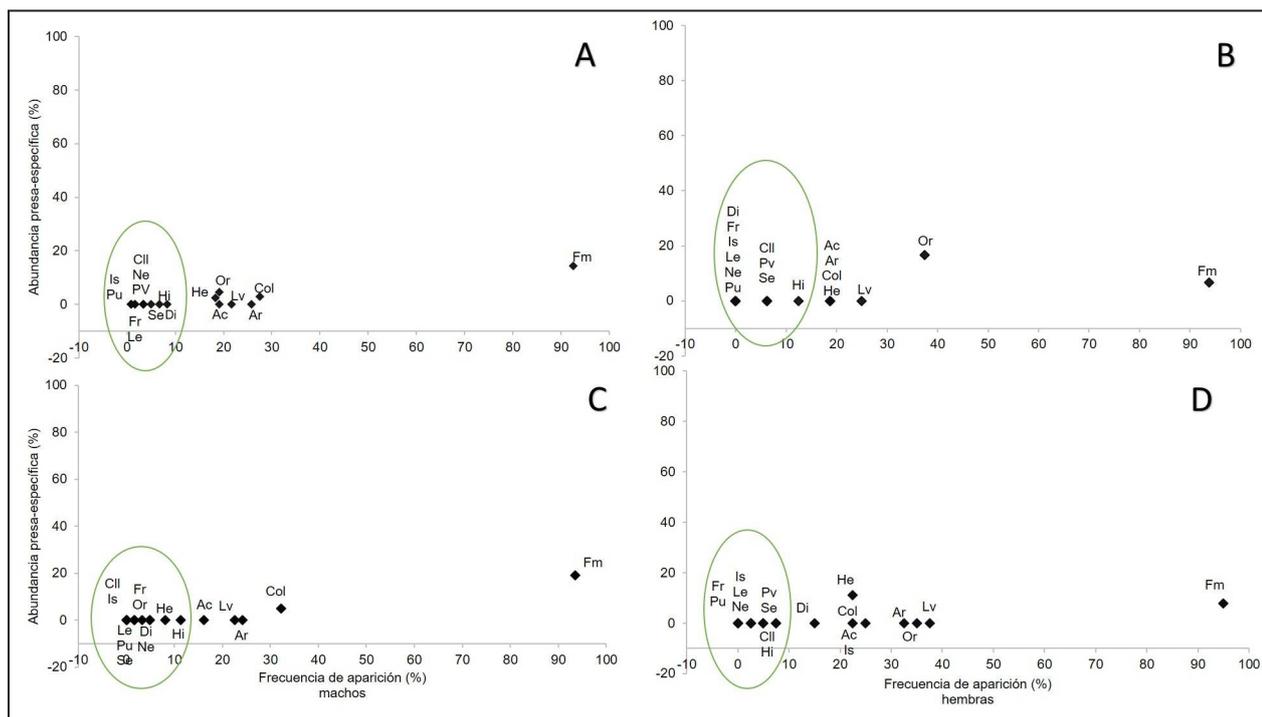


Figura 2. Gráfico de Costello modificado. Presas raras encerradas en elipse. Ac (ácaro), Ar (arácido), Cll (colémbolo), Col (coleóptero), Di (díptero), Fm (formícido), Fr (fruto), He (hemíptero), Hi (himenóptero), Is (isópodo), Lv (larva), Le (lepidóptero), Ne (neuróptero), Or (ortóptero), PV (parte vegetativa), Pu (pupa) y Se (semilla). A: Anual. B: época pre-reproductiva. C: época reproductiva. D: época post-reproductiva.

sentando: anualmente (BA=0,43), en otoño-invierno (época pre-reproductiva) (BA=0,095), en primavera (época reproductiva) (BA=0,225) y en verano (época post-reproductiva) (BA=0,678). Por otro lado el índice de Simpson fue bastante bajo (Tabla 1).

La frecuencia de ocurrencia (%FO), abundancia presa-específica y volumen anuales más altos en machos y hembras pertenecen a hormigas (Fig. 3A) y presentan valor de IRI superior al 75% (Tabla 2), mientras que el resto de las presas fueron ingeridas sólo ocasionalmente cuyo IRI fue menor a 25%, por lo que son consideradas de categoría accidental; aun así, los coleópteros, arañas y larvas y en menor grado ortópteros (Or) y ácaros (Ac) tienen un porcentaje FO que supera el 20% de la población, mientras que el resto quedan agrupados como presas raras en la esquina inferior izquierda del gráfico, con bajo porcentaje FO y abundancia presa-específica (Fig. 3A).

En machos, en todas las épocas-estaciones los formícidos son los de mayor frecuencia (%FO) (Figuras 3B a D), pero tanto la abundancia presa-específica como el volumen presentan diferencias: en la época pre-reproductiva los ortópteros tienen los valores más altos tanto en abundancia presa-específica como volumen; en la época reproductiva tanto abundancia como volumen máximos

corresponde a formícidos, mientras que para la época post-reproductiva la mayor abundancia corresponde a hemípteros y el máximo volumen a formícidos. Por otro lado, mediante cálculo del IRI, en machos los formícidos son un ítem fundamental y el resto accidental en primavera y verano (épocas reproductiva y post-reproductiva), mientras que en otoño-invierno (época pre-reproductiva) aparecen además ortópteros como accesorio (Tabla 3). En el gráfico de Costello, en todas las épocas estudiadas se observa a los formícidos en la esquina inferior derecha (Fig. 3B a D); en la época pre-reproductiva (otoño-invierno), además de los ortópteros que están presentes en casi el 50% de la población, también coleópteros supera el 20% de ocurrencia, mientras el resto queda muy cerca de la esquina inferior izquierda con frecuencias muy bajas (Fig. 3B); en la época reproductiva (primavera) (Fig. 3C), arañas, coleópteros y larvas superan el 20% de ocurrencia y el resto son raras (margen inferior izquierdo); en la época post-reproductiva (verano) (Fig. 3D), larvas, arañas, coleópteros, ortópteros y hemípteros (He) tienen frecuencias de ocurrencia que superan el 30%, mientras el resto aparecen como presas raras (margen inferior izquierdo).

En hembras, en todas las épocas, las hormi-

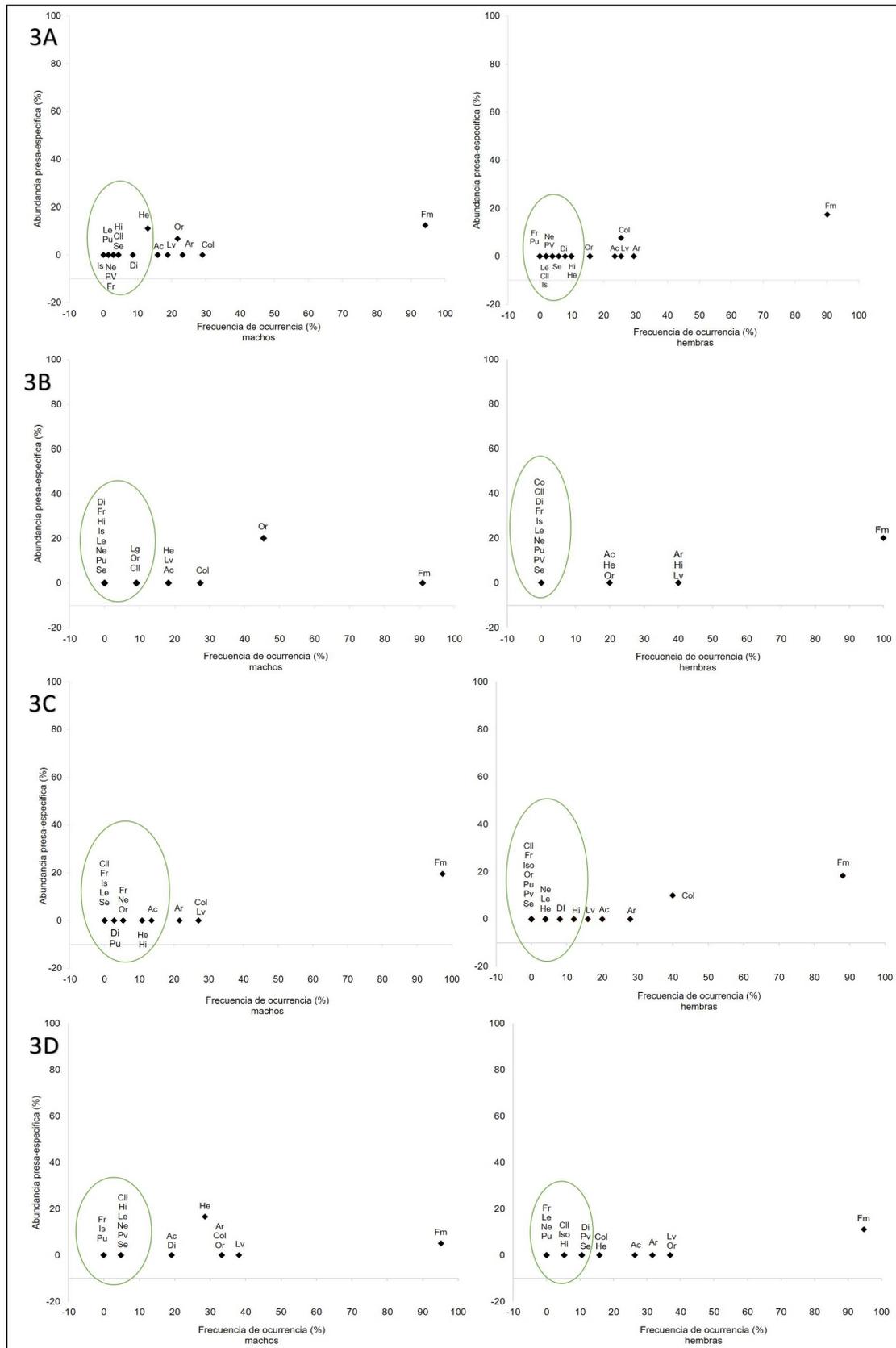


Figura 3. Gráfico de Costello modificado para machos y hembras. Presas raras encerradas en elipse. Ac (ácaro), Ar (arácnido), Cll (colémbolo), Col (coleóptero), Di (díptero), Fm (formicido), Fr (fruto), He (hemíptero), Hi (himenóptero), Is (isópodo), Lv (larva), Le (lepidóptero), Ne (neuróptero), Or (ortóptero), PV (parte vegetativa), Pu (pupa) y Se (semilla). **A:** Anual. **B:** época pre-reproductiva. **C:** época reproductiva. **D:** época post-reproductiva.

Tabla 2. Categorías tróficas en machos y hembras con sus respectivos valores anual: N (número total de presas de cada categoría), FO (frecuencia de ocurrencia), VO (volumen de presa), IRI (Índice de Importancia relativa) y Cat (categoría alimentaria: F, fundamental; S, secundaria; A, accesoria y a, accidental). Valores de los índices de Simpson y Jaccard. En negrita se indican los valores máximos.

Categoría trófica	machos					hembras				
	N	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	N	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat
ácaro	16	14,49	0,18	0,13	a	16	22	0,80	0,35	a
arácnido	29	14,49	2,1	0,44	a	26	32	2,96	1,25	a
colémbolo	3	4,34	0,01	0,01	a	1	26	0,01	1,75	a
coleóptero	34	28,98	17,55	4,50	a	17	2	6,94	0,001	a
díptero	5	7,24	0,59	0,05	a	6	8	1,82	0,15	a
formícido	1379	95,65	28,95	83,79	F	1180	92	32,40	85,33	F
fruto	14	2,90	0,31	0,03	a	-	-	-	-	-
hemíptero	74	27,54	8,01	32,69	a	202	22	22	6,51	a
himenóptero	15	7,25	0,7	0,09	a	9	10	1,65	0,19	a
isópodo	-	-	-	-	-	1	2	0,008	0,001	a
larva	55	31,88	15,61	4,75	a	20	28	6,57	1,84	a
lepidóptero	1	1,45	0,141	0,002	a	1	2	1,15	0,02	a
neuróptero	4	4,35	0,43	0,02	a	2	4	1,97	0,07	a
ortóptero	17	20,29	20,47	3,44	a	11	14	19,80	2,39	a
parte vegetativa	1	1,45	0,32	0,004	a	2	2	0,38	0,01	a
pupa	1	1,45	0,02	0,001	a	-	-	-	-	-
semilla	4	2,90	3,87	0,09	a	5	8	1,53	0,12	a
Índice de Simpson (Dsi)	0,30					0,36				
Índice de Jaccard (Sj)	0,83									

gas son las de mayor frecuencia y abundancia (Fig. 3B a D), siendo siempre un ítem fundamental y el resto accidental (Tabla 3); por otro lado, el ítem con mayor volumen en otoño-invierno (época pre-reproductiva) es hemíptero, en primavera (época reproductiva) el mayor volumen consumido corresponde a formícidos y finalmente en verano (época post-reproductiva), los ortópteros son los más importantes en volumen (Tabla 3). En el gráfico de Costello, en todas las épocas, se observa a los formícidos en la esquina inferior derecha (Fig. 3B a D); en la época pre-reproductiva (otoño-invierno), arañas, himenópteros (Hi) y larvas están presentes en casi el 40% de la población, mientras el resto se observan en el margen inferior izquierdo (Fig. 3B); en la época reproductiva (primavera) (Fig. 3C), solo coleópteros y arañas, están presentes en más del 20% de la población, siendo el resto raras (margen inferior izquierda); en la época post-reproductiva (verano) (Fig. 3D), ácaros, arañas, larvas y ortópteros se encuentran en más del 25% de la población, el resto son raras (margen inferior izquierda).

La amplitud trófica en ambos sexos muestra grandes fluctuaciones a lo largo del año, y se observa

la misma tendencia en machos y hembras. Para hembras los valores son: BA=0,499 anual, BA=0,075 en otoño-invierno (época pre-reproductiva), BA=0,137 en primavera (época reproductiva) y BA=0,776 en verano (época post-reproductiva). En machos los valores registrados son: BA=0,356 anual, BA=0,017 otoño-invierno (época pre-reproductiva), BA=0,265 primavera (época reproductiva) y BA=0,512 en verano (época post-reproductiva). Los valores para el índice de Simpson son bastante bajos, con los máximos valores en el verano (época post-reproductiva) (Tabla 3).

El grado de semejanza entre los contenidos estomacales de machos y hembras, mediante el coeficiente de similitud de Jaccard fue de 0,83, encontrándose para machos 2 ítems que hembras no consumieron (pupa y fruto), mientras que en hembras se encontró un solo ítem alimentario que está ausente en machos (isópodo).

No se encontraron diferencias significativas en el volumen de contenido estomacal entre machos y hembras en ninguno de los meses: enero (Mann-Whitney, U=6, p=0,17); febrero (U=7,5, p=0,54); marzo (U=47, p=0,57); mayo (U=27, p=0,43); oc-

Tabla 3. Categorías tróficas con sus respectivos valores anual y por épocas: FO (frecuencia de ocurrencia), VO (volumen de presa), IRI (Índice de Importancia relativa) y Cat (categoría alimentaria: F, fundamental; S, secundaria; A, accesoria y a, accidental). Valores de los índices de Simpson. En negrita se indican los valores máximos.

Categoría trófica	Pre-reproductiva (otoño-invierno)						Reproductiva (primavera)						Post-reproductiva (verano)												
	machos			hembras			machos			hembras			machos			hembras									
	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat	FO (%)	VO (%)	IRI	Cat					
ácaro	18,18	0,02	0,11	a	16,67	0,21	0,12	a	13,51	0,33	0,14	a	20	0,50	0,28	a	19,05	0,20	0,20	a	21,05	0,90	0,28	a	
arácnido	9,09	0,32	0,05	a	16,67	1,00	0,22	a	21,62	6,24	1,35	a	28	3,24	1,14	a	33,33	0,65	0,53	a	36,84	2,75	1,10	a	
colémbolo	9,09	0,02	0,06	a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,76	0,001	0,01	a	5,26	0,01	0,01	a
coleóptero	27,27	9,9	2,33	a	-	-	-	-	24,32	25,97	4,87	a	40	20,14	6,47	a	33,33	17,16	4,77	a	10,53	3,15	0,3	a	
díptero	-	-	-	-	-	-	-	-	2,70	1,38	0,03	a	8	0,65	0,08	a	19,05	0,48	0,15	a	10,53	2,81	0,25	a	
formicido	90,9	6,87	69,56	F	83,33	22,42	76,20	F	94,59	47,84	89,79	F	88	54,98	90,24	F	95,24	30,15	76,13	F	94,74	25,99	70,1	F	
fruto	-	-	-	-	-	-	-	-	5,41	1,15	0,08	a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
himenóptero	27,27	0,58	0,36	a	33,33	52,13	14,41	a	16,22	2,25	0,38	a	8	0,51	0,05	a	52,39	16,52	9,76	a	47,37	25,15	18,15	a	
himenóptero	-	-	-	-	33,33	11,38	3,93	a	10,81	0,13	0,15	a	8	0,08	0,03	a	4,76	1,49	0,07	a	5,26	0,15	0,02	a	
isópodo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
larvas	18,18	9,77	1,53	a	50	8,88	4,36	a	27,03	12,95	3,14	a	16	12,65	1,52	a	38,10	20,94	7,97	a	36,84	3,67	1,5	a	
lepidóptero	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	4,54	0,13	a	4,76	0,31	0,02	a	-	-	-	a	
neuróptero	-	-	-	-	-	-	-	-	5,41	1,14	0,06	a	4	1,51	0,05	a	4,76	0,26	0,01	a	-	-	-	a	
ortóptero	45,45	71,59	25,99	A	16,66	3,71	0,76	a	5,41	0,56	0,03	a	-	-	-	-	33,33	3,05	1,05	a	31,6	32,75	8,27	a	
parte vegetativa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,76	0,72	0,03	a	5,26	0,65	0,05	a	
pupa	-	-	-	-	-	-	-	-	2,70	0,07	0,004	a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
semilla	9,09	0,91	0,09	a	16,66	0,27	0,04	a	-	-	-	-	4	1,20	0,04	a	4,76	8,05	0,3	a	10,53	2,02	0,21	a	
Índice de Simpson (Dsi)	0,15				0,18				0,26				0,18				0,37				0,46				
Índice de Jaccard (Sj)	0,60								0,65																

tubre (U=2, p=0,075); noviembre (U=75,5, p=0,64); diciembre (U=104, p=0,66); tampoco en las épocas pre-reproductiva (U=27, p=0,43); reproductiva (U=507, p=0,34) y post-reproductiva (U=163,5, p=0,22). Sin embargo, dentro de cada sexo sí se observan algunas diferencias del volumen del contenido estomacal entre algunos meses: las hembras tienen volumen mayor en febrero respecto a noviembre (U=4, p<0,05) y diciembre (U=2, p<0,05), y en mayo respecto a octubre (U=0, p<0,05); en machos los valores son mayores en enero, febrero, marzo y mayo respecto a noviembre (U=4, p<0,05; U=2, p<0,05; U=23, p<0,05; U=28, p<0,05, respectivamente) y diciembre (U=9, p=0,004; U=6, p<0,05; U=53, p<0,05; U=52, p<0,05, respectivamente), y en octubre respecto a noviembre (U=36,5, p=0,042). También se encuentran diferencias entre la primavera (época reproductiva) y el verano (post-reproductiva) en ambos sexos (machos U=170, p<0,05 y hembras U=107,5, p<0,05), con los mayores valores en el verano (post-reproductiva), y entre el otoño-invierno (pre-reproductiva) y la primavera (reproductiva) en machos: (U=118,5, p<0,05) siempre con los menores valores en la primavera (reproductiva). No se encontraron diferencias entre el resto de las épocas-estaciones (pre-reproductiva-reproductiva en hembras: U=52,5, p=0,11) y (pre-reproductiva-post-reproductiva en machos: U=101,5, p=0,88 y en hembras: U=63, p=0,69).

A nivel poblacional, no se encontró relación entre ninguna de las variables del cuerpo medidas en las lagartijas y el volumen de la presa consumida: LHC ($r^2=0.0017$, $p=0.657$), Lcab ($r^2=0.0205$, $p=0.123$), Ancab ($r^2=0.001$, $p=0.727$) y Alcab ($r^2=0.024$, $p=0.095$). Tampoco se encontró en cada sexo: en machos (LHC: $r^2=0,0002$, $p=0,8930$; Lcab: $r^2=0,0029$, $p=0,6639$; Ancab: $r^2=0,006$, $p=0,5304$; Alcab: $r^2=0,001$, $p=0,7379$) y en hembras (LHC: $r^2=0,0001$, $p=0,9312$; Lcab: $r^2=0,006$, $p=0,5924$; Ancab: $r^2=0,0125$, $p=0,4380$; Alcab: $r^2=0,0011$, $p=0,8150$).

Discusión

Los datos indican que la población de *Liolaemus espinozai* estudiada es insectívora y generalista, lo que significaría que las lagartijas podrían alimentarse de cualquier insecto que tengan a su alcance, ante cualquier adversidad.

El 52,4% de las especies del subgénero *Eulaemus* son omnívoras, el 38,1% insectívoras y el 9,5%

son consideradas herbívoras; por otro lado, el 76,9% de las especies de *Liolaemus* sensu-stricto son insectívoras, el 23,1% omnívoras, y no se registran casos de herbivoría (Semhan, 2015). *L. espinozai* pertenece a las pocas especies no omnívoras del grupo *Eulaemus*, al igual que *L. darwinii* (Avila y Acosta, 1993), *L. koslowskyi* (Aun y Martori, 1998), *L. pacha* (Halloy et al., 2006) y *L. grosseorum* (Semhan, 2015), especies estrechamente relacionadas filogenéticamente.

En la mayoría de las especies del género estudiadas, las presas principales son las hormigas. En *Eulaemus* esto se verifica para *L. lutzae* (Rocha, 1989); *L. darwinii* (Avila y Acosta, 1993); *L. quilmes* (de Viana et al., 1994); *L. koslowskyi* (Aun y Martori, 1998; Semhan, 2015); *L. wiegmanni* (Aun y Martori, 1999); *L. pacha* (Halloy et al., 2006), *L. chacoensis* (Acosta y Hernando, 2009); *L. pseudoanomalus* (Kozzykariski et al., 2011); *L. cuyanus* (Moreno Azócar y Acosta, 2011); *L. irregularis*, *L. albiceps* y *L. multicolor* (Valdecantos, 2011); *L. crepuscularis* (Semhan et al., 2013) y *L. laurenti* (Gallardo et al., 2018). Dentro de *Liolaemus* sensu stricto, las hormigas son el alimento más importante para *L. fuscus* y *L. lemniscatus* (Hurtubia, 1973); *L. pictus* (Ortiz, 1974); *L. monticola* (Fuentes e Ipinza, 1979); *L. elongatus* (Videla, 1983; Quatrini et al., 2001), y *L. bibronii* (Videla, 1983; Semhan, 2015); *L. curis* (Nuñez, 1996); *L. yanalco* (Valdecantos, 2011); *L. punae* (Mella et al., 2010) y *L. gracilis* (Semhan, 2015).

Si bien los individuos de la población estudiada de *Liolaemus espinozai* consumen como principal fuente de recurso las hormigas, éstas están siempre ubicadas en la esquina inferior derecha en el gráfico de Costello, es decir que, a pesar de que fueron consumidas por la mayoría de los individuos de la población, su contribución promedio al contenido estomacal de estos fue baja; complementariamente, el índice de dominancia resultó bastante bajo, indicando una estrategia de alimentación generalizada, por lo que no pueden considerarse a los individuos de esta población como especialistas en comer hormigas. El alto componente intra fenotipo (CIF), estaría indicando que la mayoría de los individuos utilizan muchos tipos de recursos simultáneamente, reforzando la suposición que son generalistas. El hecho que en varias especies de *Liolaemus* el grupo de insectos más frecuentemente consumido fueron las hormigas, podría deberse a que una vez localizadas representan un valioso recurso concentrado, ya que se encuentran agrupadas en nidos o agregaciones, lo que permitiría que se minimice el gasto energético

en la búsqueda de alimento.

Liolaemus espinozai presenta un nicho trófico fluctuante a lo largo del año, con sus máximos valores en el verano (época post-reproductiva) en ambos sexos. Por otro lado, el índice de similitud muestra que ambos sexos comparten el 82% de los ítems encontrados, por lo que podría considerarse que existiría una alta competencia por el recurso trófico entre los sexos.

Algunos estudios revelan que diferencias morfológicas entre los sexos podrían resultar en diferencias en la composición de la dieta (Fitch, 1978; Schoener *et al.*, 1982). El tamaño de las distintas estructuras corporales es el resultado evolutivo de presiones selectivas, que actúan diferencialmente en machos y hembras, y pueden llegar a reducir el solapamiento de nichos y la competencia entre sexos (Pianka, 1982; Villavicencio *et al.*, 2003). Sin embargo, en este estudio no se encontró relación entre el tamaño de las presas consumidas y las variables corporales analizadas, a pesar que los machos tienen la cabeza más grande que las hembras (Cabrera *et al.*, 2013), y esto también estaría reforzando la idea de competencia entre los sexos por el recurso trófico. Existen otras especies donde tampoco se hallaron contrastes entre sexos, por ejemplo en *L. wiegmannii* (Aun *et al.*, 1999), *L. multimaculatus* (Vega, 1999), *L. albiceps*, *L. irregularis* y *L. multicolor* (Valdecantos, 2011), ni en *L. poecilochromus* (Valdecantos *et al.*, 2012). Por otro lado, sí existe evidencia de relación entre el tamaño de las presas más grandes y algunos caracteres morfológicos de la cabeza en algunas especies, como por ejemplo, *L. koslowskyi*, *L. parthenos* y *L. gracilis* (Semhan, 2015).

En la época pre-reproductiva (otoño-invierno), además de las hormigas que son un ítem fundamental en ambos sexos con sus mayores valores de frecuencia de ocurrencia, los machos presentan un alto volumen de ortópteros, por lo que estos aparecen como ítem accesorio, mientras que en hembras el mayor volumen corresponde a hemípteros. Estas diferencias en el volumen de los ítems consumidos podría deberse a un patrón de actividad diferente entre los sexos; según Cabrera y Scrocchi (2012), los machos presentan áreas de acción y distancias promedio recorridas mayores a las hembras, sugiriendo que podrían ser más activos en la búsqueda de alimento, mientras las hembras presentan menor actividad en esta época. En la época reproductiva (primavera), tanto machos como hembras presentan mayor frecuencia de ocurrencia

y volumen de hormigas, siendo estas un ítem fundamental; Martori (2005), sugiere que los machos acompañan a las hembras durante esta época, y a esto podría deberse que no haya diferencias entre los sexos, a diferencia de lo que ocurre en las otras épocas. Por otro lado, en la época post-reproductiva (verano), ambos sexos presentan mayor frecuencia de ocurrencia de hormigas, pero en machos el mayor volumen corresponde a hormigas, mientras que en hembras este corresponde a ortópteros; a pesar de estas diferencias, hormigas sigue siendo el ítem fundamental en la dieta, y el resto accidental. Durante esta época, las hembras tienen mayor actividad de forrajeo, ya que necesitarían reponer el peso perdido luego de la oviposición y antes de entrar en letargo (Cabrera y Scrocchi, 2014), y a esto podría deberse estas diferencias intersexuales en el volumen de los ítems consumidos. Se han informado diferencias en las preferencias de dieta entre machos y hembras en algunas especies de *Liolaemus*, como *L. scapularis* (García *et al.*, 1989), en *L. quilmes* de Salta (De Viana *et al.*, 1994), y en *L. wiegmannii* (Aun *et al.*, 1999). Otros autores no encontraron diferencias entre machos y hembras, por ejemplo en *L. boulengeri* (Acosta *et al.*, 1996) y *L. koslowskyi* (Aun y Martori, 1998).

El mayor volumen de contenido estomacal encontrado en los machos, desde enero a mayo y en octubre respecto a noviembre y diciembre, podría deberse a la actividad de estos (como se mencionó en el párrafo anterior). Para Cabrera y Scrocchi (2014), la mayor actividad de los machos en la época reproductiva podría estar relacionada con la necesidad de estos de definir su territorio y de estar listos para reproducirse antes de la emergencia de las hembras (Stamps, 1983), la que ocurre a fines de octubre y principios de noviembre. Es decir, que durante el mes de octubre y a principios de año, los machos tienen una mayor actividad de forrajeo, mientras que en noviembre y diciembre (época reproductiva), estarían más abocados a la búsqueda de pareja que a la alimentación. Martori (2005), registró algo parecido en *L. koslowskyi* y sugiere que el macho, por acompañar a la hembra, en sus actividades de defensa del territorio reduce su área de influencia y su actividad trófica.

En hembras, el mayor volumen de contenido estomacal observado entre febrero y mayo, respecto al resto de los meses, podría deberse, como se expresó anteriormente, a que estas se alimentarían más para recuperar el peso perdido después de la puesta, antes de la hibernación (Cabrera y Scrocchi, 2014);

además, el bajo volumen de ingesta desde diciembre a enero, se debería a que los huevos ocupan lugar, quitando espacio al estómago (hecho encontrado también en otras especies de *Liolaemus*, como *L. koslowskyi* (Martori, 2005) y *L. crepuscularis* (Semhan *et al.*, 2013).

El mayor valor de amplitud trófica encontrado en el verano (época post-reproductiva), así como también los mayores volúmenes de contenido estomacal en ambos sexos, coincide con la época más lluviosa en el área de estudio y esto podría estar relacionado con una mayor disponibilidad de alimento.

En conclusión, machos y hembras de *Liolaemus espinozai* son oportunistas y generalistas, alimentándose de los insectos que encuentren a su alcance. Aunque no puede considerarse a la especie como especialista en el consumo de hormigas, estas se presentan como un ítem fundamental en la dieta. La gran similitud encontrada en la dieta de ambos sexos, sumado a que se alimentan de presas del mismo tamaño, indicaría que existe competencia entre estos por el recurso trófico; por otro lado, las diferencias observadas en el volumen consumido de ortópteros y hemípteros en la época pre-reproductiva y la reproductiva entre los sexos, dependería de la actividad diferente entre estos y de las de las necesidades energéticas de cada uno.

Agradecimientos

A la Fundación Miguel Lillo por la ayuda financiera y a la Dirección de Fauna de Catamarca por los permisos para el trabajo de campo. A la Colección Herpetológica del Instituto de Herpetología (Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina). A N. Riera y M. Iruzubieta por su ayuda en el trabajo de campo.

Literatura citada

Abdala, C.S. 2005. Una nueva especie del género *Liolaemus* perteneciente al complejo *darwinii* (Iguania: Liolaemidae) de la provincia de Catamarca, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 19: 5-17.

Abdala, C.S.; Acosta, J.L.; Acosta, J.C.; Álvarez, B.B.; Arias, F.; Ávila, L.J.; Blanco, M.G.; Bonino, M.; Boretto, J.M.; Brancatelli, G.; Breitman, M.F.; Cabrera, M.R.; Cairo, S.; Corbalán, V.; Hernando, A.; Ibarguengoytía, N.R.; Kacolibris, F.; Laspiur, A.; Montero, R.; Morando, M.; Pelegrin, N.; Fulvio Pérez, C.H.; Quinteros, A.S.; Semhan, R.V.; Tedesco, M.E.; Vega L. & Zalba, S.M. 2012a. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26 (Supl. 1): 215-248.

Abdala, C.S.; Semhan, R.V.; Moreno Azocar, D.L.; Bonino, M.; Paz, M.M. & Cruz, F.B. 2012b. Taxonomic study and morphology based phylogeny of the patagonian clade *Liolaemus melanops* group (Iguania: Liolaemidae), with the

description of three new taxa. *Zootaxa* 3163: 1-32.

Abdala, C.S.; Díaz Gómez, J.M. & Heredia, V.I.J. 2012c. From the far reaches of Patagonia: new phylogenetic analyses and description of two new species of the *Liolaemus fitzingerii* clade (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3301: 34-60.

Abdala, C. S. y S. Quinteros. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina. Actualización taxonómica y sistemática de Liolaemidae. *Cuadernos de Herpetología* 28: 00-00.

Abdala, C.S., Juárez, R.A.; Baldo, D.G. & Espinoza, R.E. 2016. The first parthenogenetic Pleurodont Iguanian: A new allfemale *Liolaemus* (Squamata: Liolaemidae) from Western Argentina. *Copeia* 104: 487-497.

Acosta, J.L. & Hernando, A.B. 2009. Dieta de una población de *Liolaemus chacoensis* (Squamata: Liolaemidae) en una localidad del chaco semiárido de Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas 2009. Universidad Nacional del Nordeste. Resumen.

Aguilar-Puntriano, C.; C. Ramírez; E. Castillo; A. Mendoza; V.J. Vargas & J.W. Sites Jr. 2019. Three new lizard species of the *Liolaemus montanus* group from Perú. *Diversity* 11: 1-19.

Amundsen, P.A.; Gabler, H.M. & Staldvik, F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48: 607-614.

Astudillo, V.; Acosta, J.C.; Villavicencio, H.J. & Carranza. 2015. Ecología trófica y dimorfismo sexual del lagarto endémico *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) del Parque Nacional San Guillermo, San Juan. *Cuadernos de Herpetología* 29: 27-39.

Aun, L. & Martori, R. 1998. Reproducción y dieta de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993. *Cuadernos de Herpetología* 12: 1-9.

Aun, L.; Martori, R. & Rocha, C. 1999. Variación estacional de la dieta de *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropicuridae) en un agroecosistema del sur de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 13: 69-80.

Avila, L.J. & Acosta, J.C. 1993. Notas sobre el comportamiento de *Liolaemus darwinii* (Sauria: Tropicuridae) en el sur de la Provincia de Mendoza. *FACENA* 10: 57-61.

Ávila, L.J.; Montero R. & Morando, M. 2000. Categorización de las lagartijas y anfibios de Argentina: 51- 74. En: Lavilla, E.; E. Richard y G. Scrocchi (eds.). Categorización de los anfibios y reptiles de la República Argentina. Asociación Herpetológica Argentina, Tucumán.

Ávila, L.J.; Martínez, L.E. & Morando, M. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update. *Zootaxa* 3616: 201-238.

Ayarde, H. & Boero, C. 1999. Vegetación y Flora: 33-73. En: Lavilla, E.O. & J.A. González (eds.). Biodiversidad de Agua Rica (Catamarca, Argentina). BHP Copper. Fundación Miguel Lillo. Tucumán.

Ballinger, R.E. 1977. Reproductive strategies: food availability as a source of proximal variation in a lizard. *Ecology* 58: 628-635.

Ballinger, R.E. 1983. Life-history variations: 241-260. En: Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Schoener, T.W. (eds.) Lizard ecology: studies of a model organism. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Barden, G. y R. Shine. 1994. Effects of sex and reproductive mode on dietary composition of the reproductively bimodal scincid lizard, *Lerista bougainvillii*. *Australian Zoologist* 29: 3-4.

Begon, M.; Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. Ecology. Individuals, Populations, and Communities. Sinauer

- Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Belver, L.C. & Ávila, L.J. 2001. Ritmo de actividad diaria y estacional de *Cnemidophorus longicaudus* (Squamata: Teiidae: Teiinae) en el Norte de La Rioja, Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción Chile* 72: 31-36.
- Belver, L.C. & Ávila, L.J. 2002. Diet composition on *Liolaemus bibronii* (Iguania: Liolaemidae) in southern Rio Negro Province, Argentina. *Herpetological Journal* 12: 39-42.
- Cabrera, A.L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Ed. Acme, Buenos Aires.
- Cabrera, M.P. 2017. Historia de Vida de *Liolaemus espinozai* (Sauria: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e I.M.L., Tucumán, Argentina.
- Cabrera, M.P. & Scrocchi, G.J. 2012. Áreas de acción en *Liolaemus espinozai* (Squamata: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 56: 54-65.
- Cabrera, M. P.; Scrocchi, G.J. & Cruz, F.B. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (Sauria: Liolaemidae): Morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger* 252: 299-306.
- Cabrera, M.P. & Scrocchi, G.J. 2014. Patrones de actividad y abundancias de una población de *Liolaemus espinozai* Abdala, 2005 (Iguania: Liolaemidae) en Campo El Arenal, Catamarca, Argentina. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 30: 459-470.
- Castro, S.A.; Laspiur, A. & Acosta, J.C. 2013. Variación anual e intrapoblacional de la dieta de *Phymaturus cf. palluma* (Iguania: Liolaemidae) de los Andes centrales en Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1258-1265.
- Cei, J.M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. *Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie* 4: 1-527.
- Christie, M.I. 1984. Determinación de las prioridades de conservacionistas para la fauna de vertebrados patagónicos. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, Bs. As. *Zoología* 13: 535-539.
- Cooper Jr., W.E. & Vitt, L.J. 2002. Distribution, extent, and evolution of plant consumption by lizards. *Journal of Zoology* 57: 487-517.
- Cossovich, S.; Aun, L. & Martori, R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (Depto. Unión, Córdoba, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 25: 11-19.
- Cuevas, M.F. & Martori, R. 2007. Diversidad trófica de dos especies sintópicas del género *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del sudeste de la provincia de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 21: 7-19.
- Danielle, C. & Natenzon, C. 1994. Las Regiones Naturales de la Argentina: caracterización y diagnóstico: 1-31. *En: El Sistema Nacional de Áreas Protegidas de la Argentina*. APN. Bs. As.
- de la Rosa-Meza, K.; Sosa-Nishizaki, O. & de la Cueva-Salcedo, H. 2013. Feeding habits of the speckled guitarfish *Rhinobatos glaucostigma* (Elasmobranchii, Batoidea) in the southeastern Gulf of California. *Ciencias Marinas* 39: 277-290.
- De Viana, M.L.; Jovanovich, C. & Valdes, P. 1994. Hábitos alimentarios de *Liolaemus darwini* (Sauria: Liolaemidae), en el Valle de Tin Tin, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 42: 379-381.
- Donoso-Barros, R. 1966. *Reptiles de Chile*. Ediciones Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Dunham, A.E. 1978. Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the Iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59: 770-778.
- Dunham, A.E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition: 261-280. *En: Huey, R.B.; Pianka, E.R. & Schoener, T. W. (Eds.). Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Dunham, A.E. & Miles, D.B. 1985. Patterns of covariation in the life history traits of squamate reptiles: the effect of size and phylogeny reconsidered. *The American Naturalist* 16: 231-257.
- Eckhardt, R.C. 1979. The adaptative syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. *Ecological Monographs* 49: 129-149.
- Espinosa, R.E.; Wiens, J.J. & Tracy, C.R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 16819-16824.
- Etheridge, R. & Frost, D.R. 2010. Catalogues of the pleurodont iguanian families: Liolaemidae. Version 1. Disponible en: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/f/Liolaemidae.pdf>>. Último acceso: 19 de mayo de 2010.
- Feinsinger, P. & Spears, E.E. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27-32.
- Fitch, H. 1978. Sexual size differences in the genus *Sceloporus*. *The University of Kansas Science Bulletin* 51: 441-461.
- Fuentes, E.R. 1976. Ecological convergence of lizard communities in Chile and California. *Ecology* 57: 3-17.
- Fuentes, E.R. & Ipinza, J. 1979. A note on the diet of *Liolaemus monticola* (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 13: 123-124.
- Gallardo, G.A.; Barrionuevo, M.J. & Scrocchi, G.J. 2018. Dieta de la lagartija arenícola *Liolaemus laurenti* (Sauria: Liolaemidae) en un bioma de desierto de Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 32: 61-66.
- García, S., J. M. Chani y M. T. De Mandri. 1989. Rasgos particulares en la dieta de *Liolaemus scapularis* Laurent, 1982 (Lacertilia: Iguanidae). *Cuadernos de Herpetología* 4: 1-3.
- Giller, P.S. 1984. *Community Structure and the Niche*. London: Chapman y Hall.
- González, J. 2005. Los insectos en Venezuela. Fundación Bigott. Colección Venezuela N° 11. Caracas, Venezuela.
- Halloy, M.; Robles, C. & Cuzzo, F. 2006. Diet in two syntopic neotropical lizard species of *Liolaemus* (Liolaemidae): interspecific and intersexual differences. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Huey, R.B. & Pianka, R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology* 54: 885-890.
- Jones, S.M.; Ballinger, R.E. & Porter, W.P. 1987. Physiological and Environmental Sources of Variation in Reproduction: Prairie Lizards in a Food Rich Environment. *Oikos* 48: 325-335.
- Kozykariski, M.L.; Belver, L.C. & Avila, L.J. 2011. Diet of the desert lizard *Liolaemus pseudoanomalus* (Iguania: Liolaemini) in northern La Rioja Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 1237-1239.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins

- Publishers, New York.
- Lobo, F.; Espinoza, R.E. & Quinteros, S. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for Liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549: 1-30.
- Martínez Gómez, J. 2013. Historias de Vida: 335-373. En: Gómez de Silva & Oliveras de Ita (eds.). Conservación de Aves. Museo de Historia Natural, México D.F.
- Martori, R.A. 2005. Reproducción y reclutamiento en una población de *Liolaemus koslowskyi* Etheridge 1993 (Tropiduridae, Squamata). Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Físicoquímicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Argentina.
- Martori, R.A.; Juárez, R. & Aun, L. 2002. La taxocenosis de lagartos de Achiras, Córdoba, Argentina: parámetros biológicos y estado de conservación. *Revista Española de Herpetología* 16: 73-91.
- Mella, J., C. Tirado, A. Cortés y M. A. Carretero. 2010. Seasonal variation of prey consumption by *Liolaemus barbarae*, a highland lizard endemic to Northern Chile. *Animal Biology* 60: 413-421.
- Montori, A. 1991. Alimentación de los adultos de *Eoproctus asper* (Dugés 1853) en la montaña media del Pirineo catalán (España). *Revista Española de Herpetología* 5: 23-36.
- Morando, M.; Ávila, L.J.; Baker, J. & Sites, J.Jr. 2004. Phylogeny and phylogeography of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Liolaemidae): evidence for introgression on incomplete lineage sorting. *Evolution* 58: 842-861.
- Moreno Azócar, D.L. & Acosta, J.C. 2011. Feeding habits of *Liolaemus cuyanus* (Iguania: Liolaemidae) from the Monte Biogeographic Province of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology* 45: 283-286.
- Núñez, H. 1996. Autoecología comparada de dos especies de lagartijas de Chile central. *Publicaciones ocasionales del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 50: 5-59.
- Núñez, H.; Marquet, P.A.; Medel, R.G. & Jaksic, F.M. 1989. Niche relationships between two sympatric *Liolaemus* in a fluctuating environment: the "lean" versus "feast" scenario. *Journal of Herpetology* 23: 22-28.
- O'Grady, S.P.; Morando, M.; Ávila, L.J. & Dearing, M.D. 2005. Correlating diet and digestive tract specialization: examples from the lizard family Liolaemidae. *Zoology*, 108: 201-210.
- Ortiz, J.C. 1974. Reptiles del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales. I. Hábitos alimenticios de *Liolaemus pictus pictus*, Dumeril et Bibron (Squamata - Iguanidae). *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Valparaíso* 7: 317-326.
- Perez-Mellado, V. & de la Riva, I. 1993. Sexual size dimorphism and ecology: the case of a tropical lizard, *Tropidurus melanopleurus* (Sauria: Tropiduridae). *Copeia* 1993: 969-976.
- Perry, G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. *American Naturalist* 153: 98-109.
- Perry, G. & Garland, T.Jr. 2002. Lizard home ranges revisited: effects of sex, body size, diet, habitat and phylogeny. *Ecology* 83: 1870-1885.
- Pérez-Barbería, F.J. & Gordon, I. J. 2001. Relationships between oral morphology and feeding style in the Ungulata: a phylogenetically controlled evaluation. *Proceeding of the Royal Society of London* 268: 1023-1032.
- Pianka, E.R. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pianka, E.R. 1982. Ecología evolutiva. Universidad de Texas, Austin.
- Pianka, E.R. 1988. Evolutionary Ecology, 4th edn. New York: Harper Collins.
- Pincheira Donoso, D. 2008. Testing the Accuracy of Fecal-Based Analyses in Studies of Trophic Ecology in Lizards. *Copeia* 2008: 322-325.
- Pinkas, L.; Oliphant, M. & Iverson, Z. 1971. Food habits of albacore bluefin tuna and bonito in California waters. *Department of Fish and Games Fish Bulletin* 152: 1-105.
- Putman, R.J. & Wratten, S.D. 1984. Principles of Ecology. London: Croom Helm.
- Quatrini, R.; Albino, A. & Barg, M. 2001. Variación morfológica y dieta en dos poblaciones de *Liolaemus elongatus* Koslowsky, 1896 (Iguania: Tropiduridae) del noroeste patagónico. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 639-651.
- Quinteros, A.S. 2011. Filogenia morfológica y molecular del grupo *alticolor* (Iguania: Liolaemidae). Evolución de caracteres del dimorfismo sexual. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Tucumán.
- Quinteros, A.S. 2012. Taxonomy of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae), with descriptions of two new species. *Herpetologica* 68: 100-120.
- Quinteros, A.S. 2013. A morphology-based phylogeny of the *Liolaemus alticolor-bibronii* group (Iguania: Liolaemidae). *Zootaxa* 3670: 1-32.
- Reca, A.; Ubeda, C. & Grigera, D. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical* 1: 17-28.
- Rocha, C.F.D. 1989. Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 23: 292-294.
- Rocha, C.F.D. 2000. Selectivity in plant food consumption in the lizard *Liolaemus lutzae* from southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna Environment* 35: 14-18.
- Rocha, C.F.D.; Dutra, G.F.; Vrcibradic, D. & Menezes, V.A. 2002. The terrestrial reptile fauna of the Abrolhos archipelago: species list and ecological aspects. *Brazilian Journal of Biology* 62: 285-291.
- Rocha, C.F.D.; Vrcibradic, D. & Van Sluys, M. 2004. Diet of the lizard *Mabuya agilis* (Sauria: Scincidae) in an insular habitat (Ilha Grande, RJ, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 64: 135-139.
- Roca, V. 1999. Relación entre las faunas endoparásitos de reptiles y su tipo de alimentación. *Revista Española de Herpetología* 13: 101-121.
- Roughgarden, J. 1972. Evolution of niche width. *American Naturalist* 106, 683-718.
- Roughgarden, J. 1974. Niche width: biogeographic patterns among *Anolis lizard* populations. *American Naturalist* 108, 429-442.
- Schoener, T. 1969. Models of optimal size for a solitary predator. *American Naturalist* 103: 277-313.
- Schoener, T. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review in Ecology and Systematics* 2: 103-114.
- Schoener, T.W.; Slade, J.B. & Stinson, C.H. 1982. Diet and sexual dimorphism in the very catholic lizard genus *Leiocephalus* of the Bahamas. *Oecologia* 53: 160-169.
- Scrocchi, G.J.; Abdala, C.S.; Nori, J. & Zaher, H. 2010. Reptiles de la provincia de Río Negro, Argentina. Fondo Editorial Rionegrino, Viedma.
- Semhan, R.; Halloy, M. & Abdala, C. 2013. Diet and reproductive states in a high altitude neotropical lizard, *Liolaemus crepuscularis* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 8: 102-108.

- Semhan, R. 2015. Análisis comparativo de ensambles de lagartos del género *Liolaemus*: factores ecológicos y limitantes históricos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e I.M.L., Tucumán, Argentina.
- Semhan, R. y Halloy, M. 2016. Diet and reproductive states in a high altitude Neotropical lizard species, *Liolaemus ramirezae* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Herpetology* 50: 589-593.
- Sih, A. & Christensen, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61: 379-390.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. Pp. 169-204. *En*: R. B. Huey, E. R. Pianka, & T. W. Schoener (eds.), *Lizard Ecology: Studies of a Model Organism*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Stearns, S.C. 1984. The effects of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of lizards and snakes. *The American Naturalist* 123: 56-72.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press. Oxford.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Teixeira-Fialho, P.F.; Rocha, C.F. & Ribas, S.C. 2003. Relative feeding specialization may depress ontogenetic, seasonal and sexual variation in diet: the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae). *Brazilian Journal of Biology* 63: 321-328.
- Tinkle, D.W. 1972. The dynamics of a Utah population of *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 28: 351-359.
- Turner, F.B.; Hoddenbach, G.A.; Medica, P.A. & Lannom, J.R. 1970. The demography of the lizard *Uta stansburiana* Baird and Girard in southern Nevada. *Journal of Animal Ecology* 39: 505-519.
- Valdecantos S. 2011. Coexistencia entre especies: competencia, agresión o indiferencia en lagartijas de la puna del género *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Liolaeminae). Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Valdecantos, M.S.; Arias, F. & Espinoza, R.E. 2012. Herbivory in *Liolaemus poecilochromus*, a small, cold-climate lizard from the Andes of Argentina. *Copeia* 2012: 203-210.
- Valido, A. & Nogales, M. 2003. Digestive ecology of two omnivorous Canarian lizard species (*Gallotia*, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* 24: 331-344.
- Vega, L. E. 1999. Ecología trófica de *Liolaemus multimaclulatus* (Sauria: Tropicuridae). *Bolletino Museo Regionale Scienze Naturali Torino* 16: 27-38.
- Verrastro, L.; Maneyro, R.; Da Silva, C.M. & Farias, I. 2017. A new species of lizard of the *L. wiegmannii* group (Iguania: Liolaemidae) from the Uruguayan Savanna. *Zootaxa* 4294: 443-461.
- Vidal, M.A. 2007. Variación geográfica en *Liolaemus pictus* (Liolaeminae) del Archipiélago de Chiloé: el rol de las glaciaciones y la insularidad en la divergencia molecular, fisiológica y morfológica. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Vidal, M.A. & Ortiz, J.C. 2003. *Callospistes palluma* (Chilean Racerunner, Iguana Chilena). Cannibalism. *Herpetological Review* 34: 364-365.
- Vidal, M.A. & Labra, A. 2008. *Herpetología de Chile*. Science Verlag, Santiago, Chile.
- Videla, F. 1983. Hábitos alimentarios en iguánidos del oeste árido de la Argentina. *Deserta* 7: 192-202.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C.; Cánovas, G. & Marinero, J. 2003. Variación intrapoblacional en el patrón de actividad estacional de *Liolaemus pseudoanomalus* (Squamata: Tropicuridae) en el centro de San Juan, Argentina. *Nótulas Faunísticas, Segunda Serie* 15: 1-6.
- Villavicencio, H.J.; Acosta, J.C. & Cánovas, M.G. 2005. Dieta de *Liolaemus ruibali* (Iguanidae: Liolaeminae) en la reserva de usos múltiples Don Carmelo, San Juan, Argentina. *Multequina* 14: 47-52.
- Vitt, L.J. & Pianka, E.R. 2007. Feeding ecology in the natural world. The evolutionary consequences of foraging mode: 141-172. *En*: Reilly, S.M.; Mcbrayer, L.D. & Miles, D.B. (eds.). *Lizard ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Vitt, L. J., J. P. Caldwell, P. A. Zani y T. A. Titus. 1997. The role of habitat shift in the evolution of lizard morphology: evidence from tropical *Tropidurus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 3828-3832.
- Vitt, L. J. & P. A. Zani. 1998. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14: 63-86.
- Vitt, L. & Caldwell, J.P. 2014. Foraging ecology and diet. In: *Herpetology. An introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Fourth Edition. Academic Press, San Diego.
- Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. 1995. Ecological observations of the scincid lizard *Mabuya agilis* in a Brazilian restinga habitat. *Herpetological Review* 26: 129-131.
- Vrcibradic, D. & Rocha, C.F.D. 1996. Ecological differences tropical sympatric skinks (*Mabuya agilis* and *Mabuya macrorhyncha*) in Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 30: 60-67.
- Wootton, R.J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. London: Chapman y Hall.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA.

