

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

Gustavo J. Scrocchi, Claudia Szumik

— Editores —

89

Liolaemus pacha 'Lagartija'

Cecilia I. Robles, Viviana I. Juárez Heredia, Ana G. Salva, Luciana Vivas



Los estudios de la naturaleza tucumana, desde las características geológicas del territorio, los atributos de los diferentes ambientes hasta las historias de vida de las criaturas que la habitan, son parte cotidiana del trabajo de los investigadores de nuestras Instituciones. Los datos sobre estos temas están disponibles en textos técnicos, específicos, pero las personas no especializadas no pueden acceder fácilmente a los mismos, ya que se encuentran dispersos en muchas publicaciones y allí se utiliza un lenguaje muy técnico.

Por ello, esta serie pretende hacer disponible la información sobre diferentes aspectos de la naturaleza de la provincia de Tucumán, en forma científicamente correcta y al mismo tiempo amena y adecuada para el público en general y particularmente para los maestros, profesores y alumnos de todo nivel educativo.

La información se presenta en forma de fichas dedicadas a especies particulares o a grupos de ellas y también a temas teóricos generales o áreas y ambientes de la Provincia. Los usuarios pueden obtener la ficha del tema que les interese o formar con todas ellas una carpeta para consulta.

**Fundación Miguel Lillo
CONICET – Unidad Ejecutora Lillo**

Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina
www.lillo.org.ar

Dirección editorial:

Gustavo J. Scrocchi – Fundación Miguel Lillo y Unidad Ejecutora Lillo
Claudia Szumik – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Editoras Asociadas:

Patricia N. Asesor – Fundación Miguel Lillo
María Laura Juárez – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Diseño y edición gráfica:

Gustavo Sanchez – Fundación Miguel Lillo

Editor web:

Andrés Ortiz – Fundación Miguel Lillo

Imagen de tapa:

Ejemplar macho de *Liolaemus pacha* en la Ruta Provincial 307, km 98.5, Amaicha del Valle, Tucumán. Fotografía: Viviana Juárez

Derechos protegidos por Ley 11.723

Tucumán, República Argentina

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

G. J. Scrocchi, C. Szumik, P. N. Asesor, M. L. Juárez

— Cuerpo editorial —

89

‘Lagartija’ *Liolaemus pacha*

Cecilia I. Robles¹

Viviana I. Juárez Heredia¹

Ana G. Salva^{1,2}

Luciana Vivas¹

¹ Instituto de Ecología, Comportamiento y Conservación,
Dirección de Biología Integrativa, Fundación Miguel Lillo.

² CONICET (Tucumán).

Clase Reptilia
Orden Squamata
Familia Liolaemidae

Liolaemus pacha Juárez Heredia, Robles y Halloy, 2013

Los lagartos o lagartijas son reptiles que constituyen un grupo cuya diversidad, diferencias y amplias distribuciones geográficas y ecológicas los convierten en sujetos excelentes para investigaciones comparativas. Se han empleado para estudiar una amplia gama de preguntas biológicas relacionadas con la evolución, la ecología, el comportamiento, la fisiología y la morfología, investigando una variedad de escalas espaciales y temporales, desde el individuo hasta la comunidad (Bels *et al.*, 2019).

El caso del género de lagartos *Liolaemus* (Wiegmann, 1834) es emblemático y representativo, ya que es el segundo género de tetrápodos más diverso en todo el mundo, con 288 especies descritas hasta el momento (Bulacios Arroyo *et al.*, 2021; Uetz *et al.*, 2022, Abdala *et al.* Eds. 2021). La distribución del género abarca gran parte de la región oeste de Sudamérica, desde el norte de la cordillera de los Andes del Perú hasta Tierra del Fuego

en el extremo sur de Argentina. Se pueden encontrar integrantes de esta familia también en gran parte de Bolivia, Chile, Perú y Uruguay, así como en el sur de Paraguay y las costas del sureste de Brasil (Abdala *et al.* 2021). Tienen una predominante distribución andino-patagónica, y el 64% de sus especies ocurren en Argentina (Nori *et al.*, 2021), distribuidas en las regiones fitogeográficas del Monte, Chaco, Espinal, Prepuna, Puna, Altoandina y Patagonia (Etheridge y De Queiroz, 1988). Altitudinalmente, se distribuye desde las costas del Atlántico hasta los 5400 m snm (Ubalde-Mamani *et al.*, 2021). En esta amplia distribución, las especies de *Liolaemus* muestran una gran variedad de características como: ocupar diversos sustratos, estar asociadas a distintas especies de plantas, tener dietas variadas y diferentes patrones reproductivos (Ramírez Pinilla, 1991; Martínez Oliver y Lobo, 2002). Este particular género, es objeto de investigaciones desde los últimos años, donde no sólo se destacan los numerosos estudios sistemáticos y taxonómicos, sino también desde el área de la etología, biogeografía, parasitología, anatomía, fisiología y conservación.

El género fue descrito por Arend Friedrich August Wiegmann (1802 - 1841), médico y filólogo alemán de la Universidad de Leipzig, especializado en mastozoología y herpetología de Argentina y Chile. Etimológicamente, el término genérico *Liolaemus* se origina en dos palabras del idioma griego, *lio* que significa 'liso' y *laemus* (de *laimos*) que se traduce como 'garganta'.

Liolaemus pacha fue descrita por primera vez por Viviana Isabel Juárez Heredia, investigadora de comportamiento animal en la Fundación Miguel Lillo de Tucumán, Argentina y colaboradores en 2013. Etimológicamente, *pacha* proviene de las lenguas indígenas Quechua y Aimara, y se refiere a la "madre tierra" o Pachamama. La localidad tipo de esta especie es el km 98,5 de la Ruta Nacional 307, en un sitio llamado Los Cardones, en Amaicha del Valle, a 2725 msnm (Juárez Heredia *et al.*, 2013). La especie es conocida solo en la localidad tipo.

Nombre común

No posee.

Categoría de conservación

No evaluada (NE) (Abdala *et al.*, 2021).

Descripción

Liolaemus pacha pertenece al clado de *L. darwini* dentro del subgénero *Eulaemus* (Etheridge 1993, 1995; Abdala, 2007, Abdala *et al.* Eds., 2021).

A esta especie se la conocía originalmente como *L. darwini* (Bell, 1843) y luego fue redesignada como *L. quilmes* (Etheridge, 1993). Richard Emmett Etheridge (1929-2019) nació en Houston, Texas, la vocación de Richard se determinó temprano en la vida al encontrar una serpiente preñada cerca de su casa. Asistió a la Universidad de Houston y estudió herpetología en la Universidad de Tulane. Obtuvo la Licenciatura en ciencias en 1951 y al año siguiente asistió a la Universidad de Michigan, donde recibió su maestría en ciencias en un año. Recibió su doctorado en la Universidad de Michigan, Ann Arbor en 1959. Se retiró como profesor emérito en 1992.

Raymond Ferdinand Laurent (1917-2005), nacido en Bélgica, fue investigador de la Fundación Miguel Lillo y el primer presidente de la Asociación Herpetológica Argentina. Antes de radicarse en Argentina, fue investigador en el Museo Real para África Central en Tervuren y en el Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard, y exploró la diversidad de anfibios y reptiles en Ruanda, Uvira y Katanga (República Democrática del Congo). En 1964 se instaló en San Miguel de Tucumán (Argentina) y fue un investigador destacado del CONICET, la Fundación Miguel Lillo y la Universidad Nacional de Tucumán. Se distinguió por sus numerosas publicaciones que contribuyeron al conocimiento de la biodiversidad, tanto de África como de Sudamérica, reforzando las bases para entender algunas clasificaciones e hipótesis filogenéticas (Fabrezi *et al.*, 2014). Fue Laurent, quien, con su vasta experiencia y mirada crítica, propuso que la población de lagartijas del Km 98 (Los Cardones), Amaicha del Valle, era morfológicamente distinta a *L. quilmes*. Esta inquietud fue transmitida a su hija Monique Halloy, reconocida etóloga y herpetóloga de la Fundación Miguel Lillo (Robles y Juárez Heredia, 2016), quien motivó a Juárez Heredia y colaboradores, a estudiarla y definirla como una nueva especie. De esta manera, se realizó un análisis detallado sobre diferentes poblaciones de esta especie, y se determinaron diferencias tanto en la morfología como en el patrón de coloración. *Liolaemus pacha* es una especie ovípara, los machos son un poco más grandes que las hembras (66 mm vs 61 mm) y más coloridos (Etheridge, 1993; Halloy, 1996) (Figura 1). La región dorsal y lateral de la cabeza son de color castaño claro, con algunas manchas negras y marrones. Tiene una línea negra que cruza los ojos verticalmente. Dorsalmente, el cuerpo tiene 8 pares de manchas paravertebrales de forma subcuadrangular, de color negro, alternas con manchas blancas alargadas (Lámina 1A). Las escamas de esta región son imbricadas y quilladas. También presentan una línea vertebral y bandas dorsolaterales discontinuas de color amarillo. Tanto machos como hembras presentan manchas pre-escapulares. Los laterales del cuerpo son de color rojizo con numerosas escamas blancas y celestes (Figura 1). Ventralmente, los machos pueden presentar en la región gular una coloración amarilla y/o naranja o ser inmaculada. La región de la cloaca presenta poros precloacales de color naranja (Lamina 2).



Figura 1. Hembra (arriba) y macho (abajo) de *Liolaemus pacha*, km 98.5, Los Cardones, Amaicha del Valle, Tucumán, Argentina. Fotografías: V. Juárez Heredia.

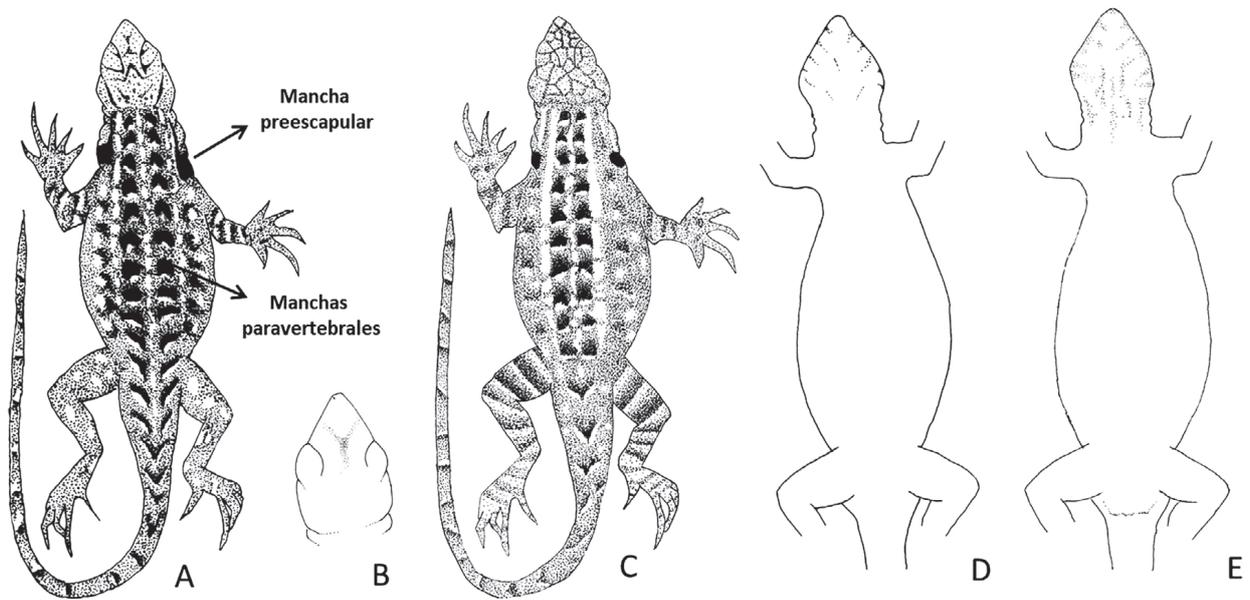


Lámina 1. A) Vista dorsal de *Liolaemus pacha*. B) Marca dorsal en forma de Y en la cabeza de *Liolaemus pacha*. C) Vista dorsal de *Liolaemus quilmes*. D) Vista ventral de *Liolaemus pacha*. E) Vista ventral de *Liolaemus quilmes*. Fotografías modificadas de V. Juárez Heredia et al., 2013.

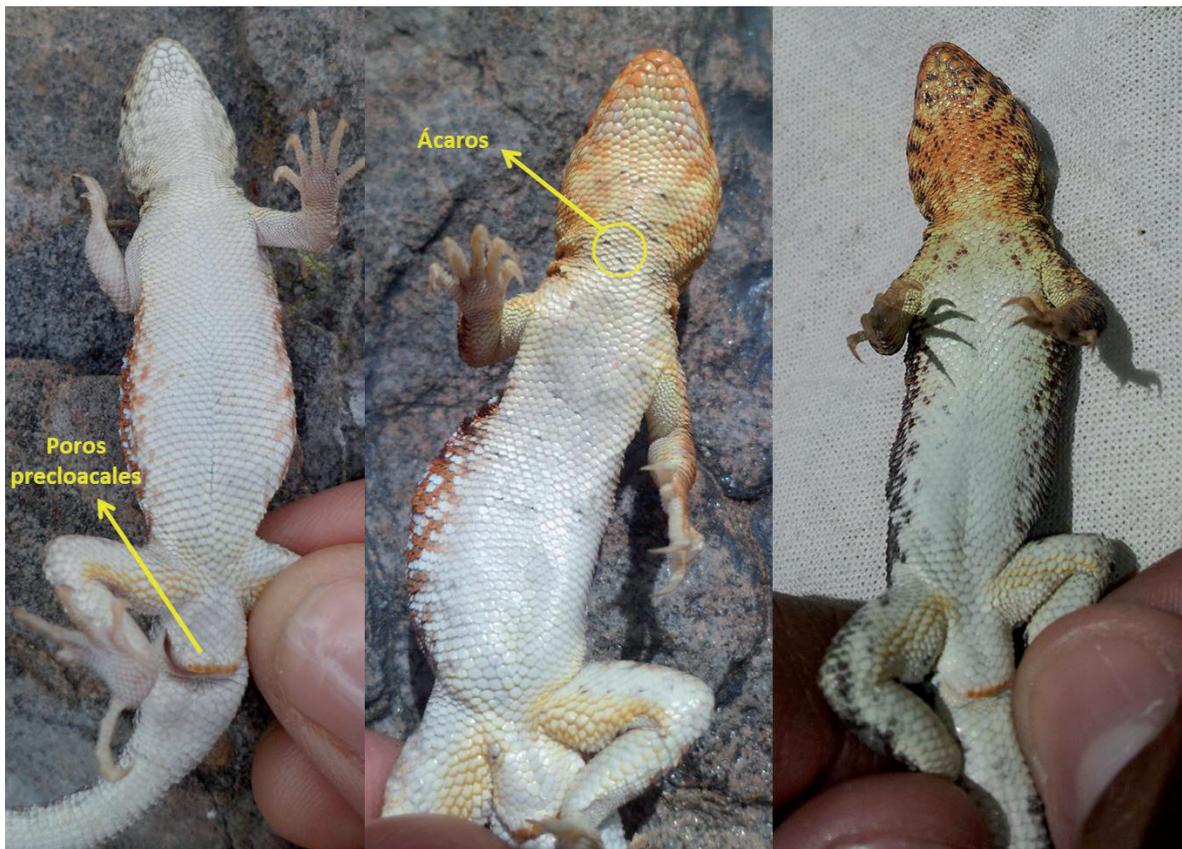


Lámina 2. Tipos de coloración en la región ventral gular de machos de *Liolaemus pacha*: blanco, amarillo y naranja, poros precloacales y ácaros. Fotografía: V. Juárez Heredia.

Liolaemus pacha se diferencia de *L. quilmes* principalmente por su tamaño, siendo la primera más grande y robusta. La mancha preescapular (dorso) es más grande que en *L. quilmes* y posee numerosas escamas de color azul claro en los lados del cuerpo y la cola. La marca en forma de “Y” en el hocico, está reducida en *L. quilmes* (Lámina 1B). En *L. pacha* las escamas en el dorso son de color uniforme, mientras que en *L. quilmes* las escamas en el dorso son irregularmente más coloreadas con manchas difusas (Lámina 1A y C). *Liolaemus pacha* tiene puntos ventralmente dispersos en el área de la mandíbula, mientras que en *L. quilmes* la garganta presenta manchas que alcanzan el cuello, y el área ventral es blanca (Lámina 1D y E).

Historia Natural

El ambiente donde habita *L. pacha* pertenece a la región fitogeográfica de Monte y Prepuna, y se caracteriza por presentar un sustrato arenoso, firme, con rocas grandes, arbustos esparcidos y cardones dispersos. Entre las especies vegetales dispersas en el sitio de estudio, se encuentra a *Baccharis salicifolia*, *Austroflourensia fiebrigii*, *Junellia seriphioides*, *Justicia tweediana*, *Fabiana densa*, *Trichocereus atacamensis* (Halloy, 1998; Carrizo y Grau, 2014; www.floraargentina.edu.ar) (Lámina 3).

Liolaemus pacha es una especie dimórfica, es decir, los machos son levemente más grandes que las hembras y más coloridos, mostrando un patrón de manchas azules y amarillas en el dorso y lados del cuerpo sobre un fondo oscuro. Las hembras tienen un patrón de manchas marrones sobre un fondo levemente oscuro (Figura 1). Esta especie comparte el hábitat (simpatría) con *L. ramirezae* (Lobo y Espinoza, 1999), que pertenece al grupo de *Liolaemus alticolor-bibronii* dentro del subgénero *Liolaemus sensu stricto* (Laurent, 1983, Abdala *et al.* Eds., 2021) (Figura 2).

Liolaemus pacha es de hábitos diurnos, ovípara e insectívora, siendo sus principales presas Himenópteros (hormigas), Coleópteros (escarabajos o cascarudos) y Hemípteros (chinchas). Ocasionalmente se registró que comen algunas plantas, según estación y disponibilidad (Halloy *et al.*, 2006; Vicente y Halloy, 2014). En un estudio sobre la longevidad de *L. pacha*, en el sitio Los Cardones, se registró que viven entre 4 y 5 años, e incluso algunos individuos alcanzaron los 9 años de vida (Halloy, 2006).

En un estudio sobre las abundancias relativas a lo largo de 7 años (Robles y Halloy, 2008), se estableció que la población de *L. pacha* del sitio Los Cardones permaneció estable en cuanto a un patrón anual, aunque ocurren variaciones dentro de un año, de una temporada a la siguiente, como lo registran Halloy y Robles (2003), donde la abundancia relativa de machos aumentó durante la temporada reproductiva, mientras que la de las hembras disminuyó. Lo contrario ocurrió durante la estación post-reproductiva. En esos años no se observó un efecto por las precipitaciones.



Lámina 3 (I). Sitio Los Cardones, km 98.5, Amaicha del Valle. Fotografía: G. Salva.

Comunicación animal

La comunicación es un elemento indispensable en contextos muy diversos, como la defensa del territorio, la elección de pareja, la resolución de conflictos, la alimentación o el comportamiento antidepredador (Font *et al.*, 2010). Los lagartos utilizan dos tipos de señales visuales: los patrones de coloración y las posturas y movimientos estereotipados. Estos últimos constituyen señales visuales dinámicas (i.e., basadas en el movimiento). Las señales visuales dinámicas más comunes en los lagartos son los movimientos de cabeceo y los movimientos de pataleo (Font *et al.*, 2010). Los individuos de *L. pacha* se comunican entre sí mediante cabeceos, (movimientos verticales de la cabeza), siguiendo un patrón muy específico, propio de la especie (Martins *et al.*, 2004). Estos despliegues o comportamientos aportan información en cuanto a la identidad de la especie, también transmiten información acerca del individuo, su sexo y estado reproductivo, por ejemplo, son más intensos en presencia de otros machos y en encuentros agresivos. También se observaron pataleos (movimientos de los miembros anteriores) frente a

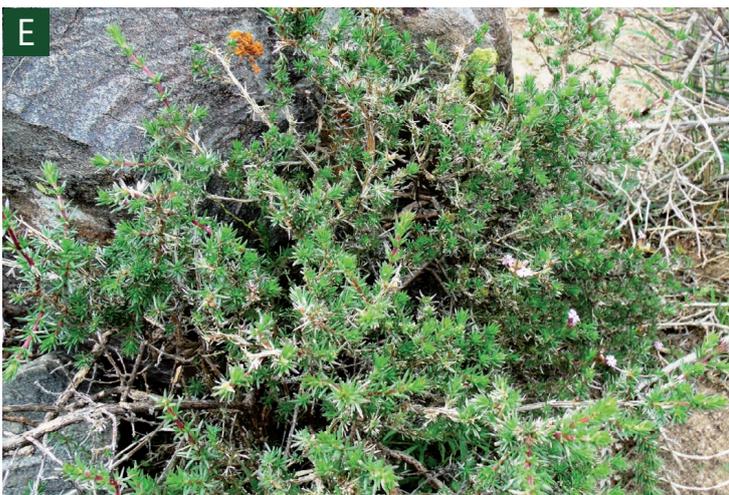


Lámina 3 (II). Especies vegetales presentes en el sitio Los Cardones, km 98.5, Amaicha del Valle: A) *Baccharis salicifolia* (Compositae), B) *Fabiana densa*, C) *Justicia tweediana*, D) *Austroflourensia fiebrigii* E), *Junellia seriphioides*, F) *Trichocereus atacamensis*. Fotografías: L. Vivas.



Figura 2. *Liolaemus ramirezae*, especie que cohabita con *Liolaemus pacha*, km 98.5, Los Cardones, Amaicha del Valle, Tucumán, Argentina. Fotografía: C. Robles.

distintos contextos sociales, como en el cortejo. Los cabeceos, sumados a la intensidad del mismo y la postura del lagarto, combinados con movimientos de la cola, pueden proporcionar, por ejemplo, información relacionada a la ocupación de un territorio o intención de cortejo (Halloy y Castillo, 2006; Vicente y Halloy, 2015, 2016, 2017).

Territorialidad, estrategias reproductivas y selección sexual

Identificar patrones espaciales y temporales en los animales puede ayudar a entender los orígenes evolutivos y ecológicos de la dispersión, migración o movimientos dentro del hábitat. Estos tipos de estudios pueden además ayudar a conocer posibles estrategias usadas por los sexos y evaluar la presencia de estrategias alternativas.

En los estudios relacionados al uso del espacio, se tienen en cuenta las áreas de acción de los animales, así como sus núcleos, si hubiera. El área de acción es aquella recorrida por una lagartija en el curso de sus actividades diarias, y el núcleo es aquella zona dentro del área de acción que es usada con mayor frecuencia que otras, y que generalmente se solapa menos con áreas de otros individuos de la misma especie. Esos estudios nos permitieron saber que, los individuos de *L. pacha* se caracterizan por:

- Las áreas de acción (lugares por donde los individuos andan y buscan comida, refugio y pareja) de los machos son más grandes que las de las hembras (hasta 6 veces más).
- Tanto machos como hembras se mantienen fieles a un área de acción, cambiando poco sus fronteras a través de los años.
- Las áreas pueden variar según la época reproductiva (primavera) o post reproductiva (verano). En el caso de los machos, sus áreas son más grandes durante la época reproductiva, lo que puede indicar que están buscando hembras para reproducirse. En cambio, para las hembras, se observó un aumento en sus áreas durante la época post-reproductiva. Esto podría indicar que las hembras necesitan alimentarse para reponerse de la oviposición ocurrida generalmente en diciembre.
- Los núcleos de las áreas (aquella porción más frecuentemente usada por el lagarto) de las hembras no se solapan entre sí, mientras que los núcleos de los machos solapan hasta un 23% entre sí. Esto, junto con observaciones en el campo (despliegues y luchas), indica que son muy territoriales.
- Algunos machos con áreas pequeñas, se solaparon con una sola hembra, indicando que son monógamos (tienen una sola pareja). En cambio, machos con áreas más grandes tendían a solaparse con dos o más hembras indicando un sistema poligínico (tener 2 o más parejas) (Halloy y Robles, 2002; Robles y Halloy 2009, 2010).

La selección sexual se refiere a la competencia por pareja entre individuos de la misma especie para mejorar el éxito reproductivo. La elección de la pareja se caracteriza por patrones de comportamiento y atributos morfológicos que hacen que la hembra (o el macho) se aparee con mayor probabilidad con algunos compañeros potenciales más que con otros.

Se realizaron experimentos, para saber si los machos y las hembras seleccionaban sus parejas (Robles, 2010). Por ej. si elegían según el peso (pesados vs livianos), coloración (más coloridos vs menos coloridos), o vecindad (vecinos vs no vecinos) y se demostró que tanto machos como hembras de *L. pacha*, no manifestaron preferencias claras por ninguno de tres parámetros. Si bien, esto podría reflejar diferencias individuales, más allá del parámetro considerado, lo que sí observamos es que los machos estarían invirtiendo en la defensa de un territorio para la atracción de las hembras, mientras que éstas estarían invirtiendo en una paternidad múltiple (aparearse con varios machos). Sin embargo, es importante recordar que



Lámina 4. A) Postura corporal de *Liolaemus pacha* en 4 patas. Fotografía: C. Robles. B) Postura corporal de *Liolaemus pacha* en 2 patas. Fotografía: C. Robles. C) Postura corporal de *Liolaemus pacha* echado. Fotografía: V. Juárez Heredia.

la elección de la pareja podría estar basada en un conjunto de señales, y la interacción de las mismas podría oscurecer la preferencia por señales únicas. Será importante evaluar el aporte de otras variables como recursos que indiquen la calidad del territorio y otros atributos del macho y de la hembra (Robles y Halloy, 2012).

Coloración nupcial en hembras

En muchas especies de lagartijas las hembras presentan una coloración llamada nupcial durante la etapa reproductiva. Existe acuerdo en que dicha coloración refleja el estado reproductivo de la hembra, pero no siempre está claro si indica una hembra receptiva, grávida o postoviposición. En un estudio con hembras de *L. pacha*, se investigó si la coloración que se observaba en ellas estaría relacionada con su estado reproductivo (Salica, 2008). Dicha coloración aparece a los costados de la nuca y va desde un amarillo leve a un naranja intenso. Los resultados mostraron que cuando la hembra exhibía una leve coloración amarilla, se encontraba en la etapa vitelogénica (etapa del desarrollo de la gameta femenina, caracterizada por un marcado crecimiento debido a la producción de vitelo) temprana y ocurría a principios de la primavera, en octubre. Luego, la coloración se intensifica pasando a un naranja intenso, coincidiendo con la vitelogénesis tardía y la gravidez. Finalmente se iba perdiendo gradualmente en la etapa posterior a la puesta de los huevos (Halloy *et al.*, 2007; Salica y Halloy 2009).

Ecología térmica y uso del sustrato

La temperatura corporal (T_c) es fundamental para el ciclo de vida de los organismos ectotérmicos (aquellos cuyos procesos metabólicos dependen de la temperatura ambiental como los peces, anfibios, reptiles y artrópodos). Los mecanismos fisiológicos y ecológicos juegan un papel importante al permitir que un individuo obtenga niveles de temperatura apropiados. Se realizó un estudio donde se reportaron las temperaturas corporales en el campo que presenta *L. pacha* (T_c : 34 ± 3 °C) y su relación con las temperaturas ambientales (Robles y Halloy, 2017). El patrón diario observado durante las temporadas primavera-verano del estudio, mostró que la T_c se mantuvo dentro de un rango de 30 a 35°C y fue superior a las temperaturas máximas registradas. Esto indica que esta especie es capaz de modificar su T_c , a través del comportamiento. En el campo, se observó que *L. pacha* utiliza la radiación solar directa y la temperatura del aire y del sustrato como fuentes de calor, a su vez, se observaron diferentes posturas corporales. Durante la mañana estas lagartijas toman la postura echada, apoyando completamente la zona ventral sobre la superficie de la roca, alcanzando temperaturas no

mayores a 33°. En cambio, las posturas en 2 patas y 4 patas fueron más utilizadas durante el mediodía, alcanzando una Tc entre 34° y 36° (datos no publicados) (Lámina 4). Este análisis refleja la capacidad que tiene *L. pacha* de utilizar el comportamiento como parte de su estrategia termoregulatoria. Así, demostramos que los mecanismos conductuales contribuyen a los cambios en la Tc y que estos pueden ser más importantes que los proporcionados por los mecanismos fisiológicos, debido a que la conducta parece ser más plástica que la fisiología (Robles y Halloy, 2017). También estudiamos el uso del microhábitat, específicamente el sustrato donde se encuentran las lagartijas. Teniendo en cuenta las características térmicas, se encontró que *L. pacha* utiliza tanto el suelo como las rocas expuestas directamente al sol como sustrato, y que ambos constituyen fuentes de calor, lo que indicaría que son especies termorreguladoras activas (Vivas *et al.*, 2019).

Eco-parasitología y comportamiento

Los parásitos son frecuentemente factores significativos que influyen en la salud de su hospedador modificando importantes procesos fisiológicos y comportamentales, como ser la distribución espacial, éxito reproductivo y selección sexual (Hamilton y Zuk, 1982).

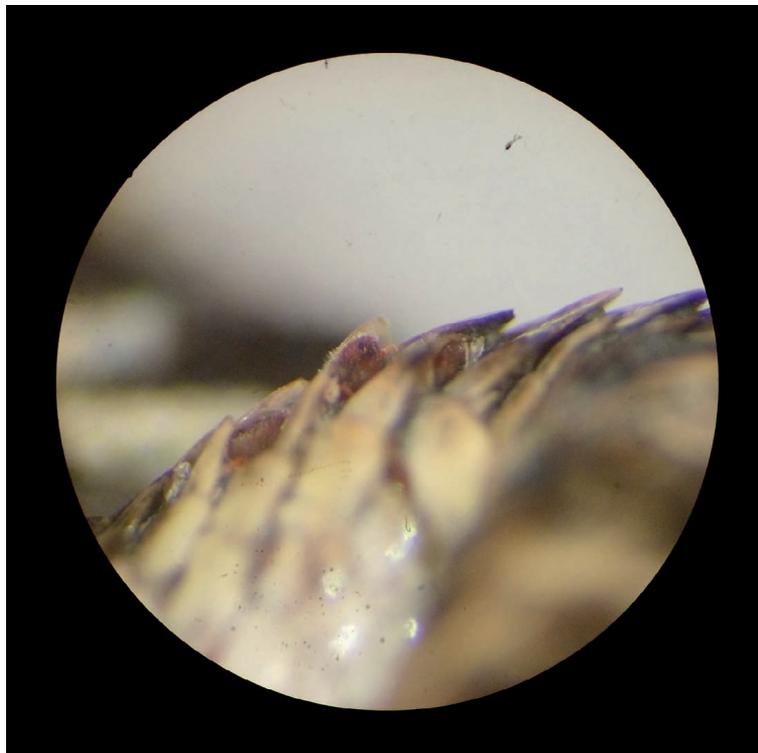


Figura 3. Inserción de ácaros debajo de las escamas del hospedador *Liolaemus pacha*.
Fotografía: V. Juárez Heredia.



Figura 4. Distribución corporal de los ácaros del género *Neopterygosoma* en la región ventral de *Liolaemus pacha*. Fotografía: V. Juárez Heredia.

Los ácaros de *L. pacha* pertenecen al género *Neopterygosoma* (Fajfer, 2019), se ubican por debajo de las escamas de su hospedador, sin causar daños en la piel ni inflamaciones locales (Juárez Heredia *et al.*, 2020ab) y son de un color naranja oscuro (Figura 3). Se distribuyen principalmente en la zona ventral, en las regiones laterales del vientre y la región gular (Figura 4). Tanto el tamaño corporal como el peso de las lagartijas no modifican la cantidad de ácaros que presentan. Los machos tienden a presentar más ácaros que las hembras (Juárez Heredia *et al.*, 2014, 2020b), lo que podría estar asociado a su comportamiento, ya que los machos ocupan áreas de acción más grandes que las hembras (para forrajear, asolearse y buscar pareja) (Halloy y Robles, 2002), lo que podría aumentar su exposición a estos ectoparásitos. Además, algunas teorías relacionan que el aumento de la testosterona, principalmente durante la temporada reproductiva, deprime la función del sistema inmunológico volviendo más susceptibles a los machos a contraer enfermedades y/o parásitos (Hamilton y Zuk, 1982).

Bibliografía

- Abdala, C. S. 2007. Phylogeny of the *boulengeri* group (Iguania: Liolaemidae, Liolaemus) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 1538: 1-84.
- Abdala, C. S. y L. Ávila. 2016. *Liolaemus pacha*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T56085343A56085346. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T56085343A56085346.en>
- Abdala, C. S., A. Laspiur, G. Scrocchi, R. V. Semhan, F. Lobo y P. Valladares. 2021. Las lagartijas de la familia Liolaemidae. En: Sistemática, distribución e historia natural de una de las familias de vertebrados más diversas del cono sur de Sudamérica, Vol. 2, 250 pp, RIL eds. Universidad de Tarapacá.
- Bell, T. 1843. Part V, Reptiles. In: C. Darwin (ed. and superint.). The zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Smith, Elder & Co., London, vi+55 pp.
- Bels, V. L. y A. P. Russell. 2019. Behavior of Lizards: Evolutionary and Mechanistic Perspectives. CRC Press. Taylor & Francis Group. London New York.
- Bulacios Arroyo, A.L., R. V. Semhan, M.M. Paz, P. Chafrat, y C.S. Abdala. 2021. Descripción, relaciones filogenéticas y estado de conservación de una nueva especie de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) de la Patagonia, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 35.
- Carrizo, J. y A. Grau (eds.). 2014. Plantas silvestres de los Valles Calchaquíes. Guía Visual. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- Cei, J. M. 1993. Reptiles del Noroeste, Nordeste y Este de la Argentina. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie XIV, 949 pp.
- Etheridge, R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Iguania: Tropiduridae) in Northern Argentina. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali*, Torino, 11: 137-199.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tshudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Etheridge, R. E., y K. De Queiroz. 1988. A phylogeny of Iguanidae. En: Phylogenetic Relationships of the Lizards Families: Essays commemorating Charles L. Camp, pp. 283-367. Estes, R., Pregill, G. (eds.), Stanford Univ. Press, Stanford, California.
- Fabrezi, M., V. Abdala y F. Lobo. 2014. El primer Presidente de la AHA: Raymond F. Laurent. *Cuadernos de Herpetología* 28 (1): 5-10.
- Fajfer, M. 2019. Systematics of reptile-associated scale mites of the genus *Pterygosoma* (Acariformes: Pterygosomatidae) derived from external morphology. *Zootaxa* 4603(3):401-440.
- Flora Argentina y del Cono Sur, <http://www.floraargentina.edu.ar/>

- Font, E., P. Carazo, G. Pérez i de Lanuza y D. Barbosa. 2010. Comportamiento y comunicación animal: ¿Qué nos enseñan los lagartos?, *Acta zoológica lilloana* 54 (1–2): 11–34.
- Halloy, M. 1996. Behavioral patterns in *Liolaemus quilmes* (Tropiduridae), a South American lizard. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 32: 43-57.
- Halloy, S. R. 1998. A new and rare, plate shaped Geranium from the Cumbres Calchaquíes, Tucumán, Argentina. *Brittonia* 50(4): 467-472.
- Halloy, M. y C. Robles. 2002. Spatial distribution in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Liolaemidae): Site fidelity and overlapping among males and females. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 38: 118-129.
- Halloy, M. y C. Robles. 2003. Patrones de actividad y abundancias relativas en un lagarto del noroeste argentino, *Liolaemus quilmes*, (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 17: 67-73.
- Halloy, M. 2006. *Liolaemus quilmes* (NCN). Longevity. *Herpetological Review, Natural History Note* 37: 88-89.
- Halloy, M. y M. Castillo. 2006. Forelimb wave displays in lizard species of the genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Herpetological Natural History* 9: 127-133
- Halloy, M., C. Robles y F. Cuezco. 2006. Diet in two syntopic neotropical lizard species of *Liolaemus* (Liolaemidae): Interspecific and intersexual differences. *Revista Española de Herpetología* 20: 47-56.
- Halloy, M., C. Guerra y C. Robles. 2007. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): Ambiguity and keeping males interested? *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 43: 110-118.
- Hamilton, W. D. y M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Juárez Heredia, V., C. Robles y M. Halloy. 2013. A new species of *Liolaemus* from the *darwinii* group (Iguania: Liolaemidae) from Tucumán Province, Argentina, *Zootaxa* 3681 (5): 524–538
- Juárez Heredia, V., N. Vicente, C. Robles y M. Halloy. 2014. Mites in a neotropical lizard, *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to body size, sex and season. *The South American Journal of Herpetology* 9(1):14-19.
- Juárez Heredia, V., A. G. Salva y C. Robles. 2020a. Primer registro de ectoparásitos en cinco especies de lagartijas del género *Liolaemus* (Liolaemidae) y en *Teius teyou* (Teiidae). *Cuadernos de Herpetología* 34 (2): 305-311.
- Juárez Heredia, V., M. D. Miotti, M. B. Hernández, C. Robles y M. Halloy†. 2020b. Distribución corporal e inserción de ácaros (Pterygosomatidae: Neopterygosoma) en la lagartija *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae). *Acta Zoológica Lilloana* 64 (1): 1-12.

- Laurent R. F. 1983. Contribución al conocimiento de la estructura taxonómica del género *Liolaemus* Wiegmann (Iguanidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 1, 15-18.
- Lobo, F. y R. E. Espinoza. 1999. Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae) from Northwestern Argentina: resolution of the purported reproductive bimodality of *Liolaemus alticolor*. *Copeia* 1, 122-140.
- Martínez Oliver, I. y F. Lobo. 2002. Una nueva especie de *Liolaemus* del grupo alticolor (Iguania: Liolaemidae) de la Puna Salteña, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 16 (1):47-64.
- Martins, E. R., A. Labra, M. Halloy y J. T. Thompson. 2004. Large-scale patterns of signal evolution: an interspecific study of *Liolaemus* lizard headbob displays. *Animal Behaviour* 68: 453-653
- Nori, J., R. Semhan, C. S. Abdala y O. Rojas-Soto 2021. Filling Linnean shortfalls increases endemism patterns: conservation and biogeographical implications for the extreme case of *Liolaemus* (Liolaemidae, Squamata) species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 2021, XX, 1-9.
- Ramírez Pinilla, M. P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *Journal of Herpetology* 25: 205-208
- Robles C. y M. Halloy 2008. Seven-year relative abundance in two syntopic neotropical lizards, *Liolaemus quilmes* and *L. ramirezae* (Liolaemidae), from Northwestern Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 22: 73-79.
- Robles, C. y M. Halloy. 2009. Home ranges and reproductive strategies in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae). *South American Journal of Herpetology* 4: 253-258.
- Robles, C.I. 2010. "Territorialidad y selección sexual en lagartos *Liolaemus quilmes*, Liolaemidae, del Valle de Amaicha, Tucumán". Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- Robles, R. y M. Halloy. 2010. Core area overlap in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to territoriality and reproductive strategy. *The Herpetological Journal* 20(4): 243-248.
- Robles, C. y M. Halloy. 2012. Lack of evidence for mate choice in a neotropical lizard, *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): weight, color and familiarity. *Salamandra* 48: 115-121.
- Robles, C. y V. I. Juárez Heredia. 2016. Obituario. *Acta zoológica lilloana* 60 (2): 1-2.
- Robles, C. y M. Halloy. 2017. Thermal ecology of two syntopic lizard species of the genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) in northwestern Argentina. *North Western Journal of Zoology*: e161504.
- Salica, M. J. 2008: Coloración nupcial en hembras de *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae) y su relación con su estado reproductivo. Tesis de grado, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

- Salica, M. J. y M. Halloy. 2009. Nuptial coloration in female *Liolaemus quilmes* (Iguania: Liolaemidae): relation to reproductive state. *Revista Española de Herpetología* 23: 141-149.
- Ubalde-Mamani, M.D., R.C. Gutiérrez, J.C. Chaparro, A.J. Aguilar-Kirigin, J. Cerdeña, W. Huanca-Mamani, S. Cárdenas-Ninasivincha, A. Lazo-Rivera y C. S. Abdala. 2021. *Amphibian & Reptile Conservation* 15(2) [Taxonomy Section]: 172–197 (e287).
- Vicente, N. y M. Halloy. 2014. *Liolaemus pacha*. Diet. *Herpetological Review* 45 (4).
- Vicente, N. y M. Halloy. 2015. Male headbob display structure in a neotropical lizard, *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to social context. *The Herpetological Journal* 25(1), 49-53.
- Vicente, N. S. y M. Halloy. 2016. Chemical recognition of conspecifics in a neotropical lizard, *Liolaemus pacha* (Iguania: Liolaemidae): relation to visual displays, season and sex. *Journal of ethology* 34(3): 329-335.
- Vicente, N. S. y M. Halloy. 2017. Interaction between visual and chemical cues in a *Liolaemus* lizard: a multimodal approach. *Zoology* 125, 24-28.
- Vivas, G. L., C. I. Robles y M. Halloy. 2019. Microhabitat Use and its Relationship with Body Temperature in two Syntopic Lizard Species of the Genus *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae), in Northwestern Argentina. *Basic and Applied Herpetology* 69-80. <https://doi.org/10.11160/bah.160>
- Wiegmann, A. F. A. 1834. Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. Siebente Abhandlung. Amphibien. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosum*, Halle 17: 183–268.

