



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTORADO EN BIOLOGÍA

PARÁMETROS ESTRUCTURALES DE ENSAMBLES
DE LAGARTIJAS DEL BAJO DE AÑELO,
NEUQUÉN, ARGENTINA

MARÍA VICTORIA BRIZIO

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

Año 2022

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 21 de noviembre del 2016 y el 19 de abril del 2022, bajo la dirección del Dr. Luciano Javier Avila del Instituto Patagónico para el Estudio de Ecosistemas Continentales (IPEEC-CONICET) y del asesor Dr. Sergio Martín Zalba.



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el / /, mereciendo
la calificación de(.....)

RESUMEN

El conocimiento de la diversidad permite comprender la estructura de la comunidad y planificar acciones para la conservación de sus especies, a la vez que se convierte en una herramienta para el monitoreo del buen funcionamiento de un ecosistema. Algunos de los ambientes de la provincia biogeográfica del Monte, como las dunas eólicas móviles, ecosistemas complejos y dinámicos, permiten la vida de una gran variedad de especies de reptiles que las utilizan como lugares de alimentación, refugio, nidificación, o simplemente como un parche heterogéneo. Las mismas presentan adaptaciones fisiológicas, morfológicas y comportamentales que los transforman en especialistas obligados de estos ambientes. Es por eso que esta región puede ser clasificada como uno de los puntos calientes de biodiversidad regional. El objetivo del trabajo fue conocer la estructura y composición de los ensamblajes de lagartijas y analizar si las mismas difieren entre los tres sitios con distinto grado de disturbio. Además, aquí abordamos por primera vez el estudio de la distribución y de la ecología térmica de la lagartija en peligro crítico, *Liolaemus cuyumhue*. Este trabajo se llevó a cabo en las dunas eólicas de la cuenca del Bajo de Añelo, ubicada en el centro este de la provincia de Neuquén, Argentina. La provincia abarca gran parte de una importante cuenca hidrocarburífera en la que se realiza una intensa explotación de petróleo y gas, actividad que coexiste con la cría de ganado. A su vez, nuestros sitios de estudio se encuentran comprendidos dentro de la zona de explotación hidrocarburífera Aguada Pichana, el cual es el segundo yacimiento gasífero más importante de esta cuenca y tercero a nivel nacional. Para este trabajo se colocaron 24 trampas de caída en tres sitios de médanos dentro del Bajo de Añelo que fueron relevadas mensualmente en primavera-verano durante tres años. Se inspeccionaron los hábitats probables de *L. cuyumhue*, se estimó un índice de densidad poblacional en tres de los sitios donde se encuentra la especie; se estudiaron los parámetros más relevantes de la fisiología térmica para estimar la sensibilidad térmica del rendimiento locomotor, la calidad térmica de su hábitat y los efectos de un aumento de la temperatura ambiental debido al cambio climático. Además, en un sitio se registraron las temperaturas corporales (T_b), temperaturas corporales preferidas (T_{pref}), operativas (T_e) y la sensibilidad térmica de la locomoción a diferentes temperaturas para *L. cuyumhue*. Se registraron un total de 477 individuos de saurios comprendiendo 12 especies diferentes. Se observó el Sitio 3 como el menos perturbado, con mayor riqueza, equitatividad y abundancia relativa de especies y el Sitio 2 como el más perturbado, con valores inferiores de estos parámetros. En cuanto a *L. cuyumhue*, se encontró en 16 localidades. Se hallaron diferencias significativas de la densidad poblacional entre sitios, siendo el Sitio 2 el que tuvo la mayor densidad poblacional y más fuentes de perturbación ambiental. Los resultados de ecología térmica indican que esta lagartija se encuentra actualmente bajo estrés ambiental, y que está

termorregulando por debajo de su T_{pref} para evitar el sobrecalentamiento; un aumento de la temperatura ambiental superior a 3.5 °C afectará fuertemente el uso de microhábitats con exposición solar directa. Finalmente se confirma que *L. cuyumhue* es una especie endémica obligada caracterizada por poblaciones pequeñas, pocos registros de ocurrencia y hábitats limitados. Es por esto que se refuerza la necesidad de protección urgente de todos los hábitats que sustentan sus poblaciones.

ABSTRACT

Knowledge of diversity allows us to understand the structure of the community and plan actions for the conservation of its species, while also becoming a tool for monitoring the correct ecosystem functioning. Some environments of the Monte biogeographical province, such as mobile wind dunes, complex and dynamic ecosystems, allow the life of a great diversity of reptile species that use them as places for food, shelter, nesting, or simply as a heterogeneous patch. They present physiological, morphological and behavioral adaptations that transform them into obligatory specialists of these environments. That is why this region can be classified as one of the regional biodiversity hotspots. The objective of this work was to know the structure and composition of the lizard assemblage and to see if they differ between the three sites with different degrees of disturbance. In addition, here we address for the first time the study of the distribution and thermal ecology of the critically endangered lizard, *Liolaemus cuyumhue*. This work was carried out in the wind dunes of the Bajo de Añelo basin, located in the central east of the province of Neuquén, Argentina. The province covers a large part of an important hydrocarbon basin in which intense oil and gas exploitation is carried out, an activity that coexists with cattle raising. In turn, our study sites are included within the Aguada Pichana hydrocarbon exploitation zone, which is the second most important gas field in this basin and third nationally. For this work, 24 pitfall traps were placed in three dune sites within the Bajo de Añelo, which were surveyed monthly in spring-summer for three years. The probable habitats of *L. cuyumhue* were inspected, a population density index was estimated in three of the sites where the species is found; The most relevant parameters of thermal physiology were studied to estimate the thermal sensitivity of locomotor performance, the thermal quality of its habitat and the effects of an increase in environmental temperature due to climate change. In addition, body temperatures (T_b), preferred body temperatures (T_{pref}), operative temperatures (T_e) and the thermal sensitivity of locomotion at different temperatures were recorded for *L. cuyumhue*. A total of 477 individuals of saurians comprising 12 different species were recorded. Site 3 was observed as the least disturbed, with greater richness, evenness and relative abundance of species and Site 2 as the most disturbed, with lower values of these parameters. As for *L. cuyumhue*, it was found in 16 localities. Significant differences in population density were found between sites, with Site 2 having the highest population density and the most sources of environmental disturbance. Thermal ecology results indicate that this lizard is currently under environmental stress, and that it is thermoregulating below its T_{pref} to avoid overheating; an increase in environmental temperature greater than 3.5 °C will strongly affect the use of microhabitats with direct sun exposure. Finally, it is confirmed that *L. cuyumhue* is an obligate endemic species characterized by small populations, few occurrence records, and

limited habitats. Therefore, the need for urgent protection of all the habitats that sustain their populations is reinforced.

AGRADECIMIENTOS

A mis viejos y hermanos por estar siempre apoyándome en mi trabajo. A Her por su incontable apoyo y empuje para seguir adelante y superarme día a día.

A Barbu y Frida cuya compañía peluda incondicional en estas últimas semanas y sus salidas obligatorias me ayudaron a mantener la cordura.

A todas mis amigas que siempre estuvieron en cada etapa de mi vida acompañándome, Lu, Delfi, Vicky, Ailu.

A mis compañeros del grupo LARREA (Laboratorio de Restauración y Rehabilitación Ecológica) por el acompañamiento mutuo que nos hemos dado a lo largo de estos años. En especial a Emi que fue una gran consejera durante todo el proceso.

A todas las personas que me acompañaron durante estos años al campo, asistiéndome en trabajos de fuerza, planillas, o simplemente con mates y charlas, espero no olvidarme de nadie: Agus, Emi, Naty, Gime, Flor, Ramón, Ceci, Javi, Damian, Joaco, Nico, Fran, Jorgelina, Stefi.

A mis directores por confiar en mí y ayudarme crecer. En particular a Daniel, por permitirme realizar la tesis en su grupo y brindarme las herramientas necesarias para ello. A Luciano cuya mentoría me ha hecho aprender muchísimo a lo largo de estos años y me ha despertado una gran fascinación por los reptiles.

A todos los compañeros del GHP (Grupo de Herpetología Patagónica), y en especial a Mariana, que a pesar de las distancias me han acompañado en diferentes momentos y su puerta siempre estuvo abierta para mí.

A Nora Ibargüengoytía por permitirme realizar los experimentos de termorregulación en el INIBIOMA. A Facu y Jime por explicarme, tenerme paciencia y asistirme en todos los experimentos y en la escritura del trabajo.

A Rodri por su buena predisposición y ayuda siempre, y por el esfuerzo que hizo para que podamos realizar los primeros experimentos de termorregulación.

A Federico Kacoliris y Mauricio Akmentis por confiar en mí y ayudarme en la presentación de la Fundación Rufford, gracias a la cual financiamos gran parte de las campañas.

A Juan Carlos Acosta y Graciela Blanco por haberme asistido en los comienzos cuando tenía dudas acerca del diseño experimental.

Al departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia que siempre estuvo a disposición para poder facilitar todo lo que se pudiera. En particular a Sergio Zalba por aceptar ser mi asesor durante esta etapa y a Lucas Figueroa por su buena predisposición.

A mis compañeros de la Licenciatura, que a pesar de las distancias siempre estamos presentes para ayudarnos en lo que fuera y en especial a Tavito, ya que con él atravesamos y nos acompañamos esta etapa final de escritura.

Al personal de Total Austral S.A. que siempre tuvo la mejor predisposición para habilitarnos el ingreso al Yacimiento y asistirnos en lo que fuera necesario.

Al personal de Fauna de la provincia de Neuquén por concedernos el permiso necesario para trabajar con una especie amenazada.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1 : DIVERSIDAD DE LAGARTIJAS DE LAS DUNAS DEL BAJO DE AÑELO	17
INTRODUCCIÓN	18
HIPÓTESIS	21
MATERIALES Y MÉTODOS	22
Área de estudio	22
Relevamientos de campo	32
Análisis de la estructura del ensamble	33
Análisis de datos ambientales	35
RESULTADOS	41
Composición taxonómica del ensamble de lagartijas del Bajo de Añelo	41
Clasificación de las especies encontradas en el Bajo de Añelo	59
Análisis de la estructura del ensamble	60
Análisis de datos ambientales	76
DISCUSIÓN	82
CAPÍTULO 2 : DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y POTENCIAL DE <i>LIOLAEMUS CUYUMHUE</i> Y CALIDAD DEL HÁBITAT	87
INTRODUCCIÓN	88
HIPÓTESIS	92
MATERIALES Y MÉTODOS	93
Área de estudio	93
Relevamientos de campo	93
Análisis de datos	94
RESULTADOS	98
DISCUSIÓN	104
CAPÍTULO 3 : VULNERABILIDAD AL CALENTAMIENTO GLOBAL DE <i>LIOLAEMUS CUYUMHUE</i>	107
INTRODUCCIÓN	107
HIPÓTESIS	110

MATERIALES Y MÉTODOS	111
Trabajo de campo	111
Temperaturas corporales preferidas	113
Efectos de la temperatura corporal sobre el rendimiento locomotor.....	114
Tolerancia térmica.....	116
Temperaturas operativas, efectividad de la termorregulación y vulnerabilidad al calentamiento global	117
Análisis estadístico.....	118
RESULTADOS.....	120
Medidas corporales y su relación con el rendimiento locomotor.....	120
Temperaturas de campo	120
Curva de rendimiento térmico.....	121
Efecto de la temperatura en la velocidad de carrera.....	123
Fisiología térmica de <i>L. cuyumhue</i> , efectividad de la termorregulación y vulnerabilidad frente al calentamiento global	124
DISCUSIÓN	125
CONCLUSIONES GENERALES	129
PROPUESTA DE CONSERVACIÓN PARA <i>LIOLAEMUS CUYUMHUE</i>	131
BIBLIOGRAFÍA.....	133

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Lista de reptiles con su respectivo estado de conservación según lista roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2020): LC (Preocupación menor), ND (Sin datos), DD (Datos insuficientes), VU (Vulnerable), CR (Críticamente amenazada) y AHA (Asociación Herpetológica Argentina, 2012): NA (no amenazado), VU (vulnerable), A (Amenazada), IC (insuficientemente conocido).....	59
Tabla 1.2. Tabla con el número de individuos total encontrados por especie por sitio.....	61
Tabla 1.3. Ajuste de los modelos de distribución de abundancia de especies para cada sitio. Los valores en negrita indican el modelo seleccionado.	64
Tabla 1.4. Resultados por sitio de abundancia relativa (individuos/trampa), índice de Shannon, índice de Simpson, índice de Pielou y Números de Hill. La P indica el valor de probabilidad para prueba estadística.	65
Tabla 1.5. Abundancia relativa y comparaciones estadísticas de cada especie por sitio. Los resultados significativos están indicados en negrita. La H indica el valor del estadístico y la P el valor de probabilidad para prueba estadística.	65
Tabla 1.6. Disimilitud entre ensambles de cada sitio. Por debajo de la diagonal se informa el porcentaje de disimilitud entre sitios y significancia estadística (ANOSIM); por encima de la diagonal se informa qué especies son responsables de la disimilitud y el porcentaje acumulado que contribuye a la diferencia.	67
Tabla 1.7. Abundancias relativas de cada especie para cada mes entre sitios y en general sin distinguir entre especies. Se presentan valores promedios \pm error estándar, estadístico de prueba y significancia (Kruskal Wallis y Wilcoxon; post-hoc Holm, $P < 0.05$). Los meses en los que los datos fueron insuficientes para realizar una comparación estadística están indicados con un asterisco (*).La H indica el valor del estadístico y la P el valor de probabilidad para prueba estadística.	69
Tabla 1.8. Índice de condición corporal de cada especie, agrupado en adultos y juveniles, en los tres sitios de muestreo. Se presentan media \pm error estándar, estadístico de prueba (F) y significancia (P) (Anova o Kruskal Wallis; pos-hoc Holm, $P < 0.05$).	76
Tabla 1.9. Porcentajes de la cobertura del suelo estimados por trampa/sitio.	77
Tabla 1.10. Resultados de los análisis de laboratorio de granulometría del suelo e interpretación del índice de rugosidad (SGSI). Siguiendo Ji et al. (2017) se considera rugosidad baja a los valores entre 0-0.15, moderada entre 0.15-0.30 y alta mayor a 0.30.....	78
Tabla 1.11. Se indica un estimativo del número de vehículos que circulan por día por cada sitio de muestreo. En la última fila se indica el valor promedio por día \pm el error estándar.	80
Tabla 1.12. Tabla de correlaciones entre variables. En negrita se indican las que fueron significativas.	80

Tabla 2.1. Variables ambientales disponibles en WorldClim Bioclimes. Las variables resaltadas en negritas son las que finalmente se utilizaron para el modelo.	95
Tabla 2.2. Resultados del análisis de correlación utilizado para seleccionar variables ambientales. Las correlaciones significativas se indican en negrita.....	96
Tabla 2.3. Coordenadas de los puntos de muestreo con y sin presencia confirmada.	98
Tabla 2.4. Estimación de densidades de <i>L. cuyumhue</i> para los tres sitios estudiados; índice de densidad expresado en individuos por hectárea y fuentes de perturbación registradas en cada sitio. Las letras (a, b) indican diferencias significativas entre sitios (test de Tukey's post hoc $P < 0.05$).	100
Tabla 2.5. Desempeño de los 10 mejores modelos. El modelo seleccionado para armar el mapa de distribución potencial está indicado en negrita. Evaluamos el rendimiento de MNE con la tasa de omisión (OR10 %), el área de prueba máxima bajo la curva del operador del receptor (AUCTest) para los modelos promediados y el criterio de información de Akaike corregido (AICc).	101
Tabla 3.1. Medianas de las temperaturas operativas \pm error estándar y valores mínimos y máximos de todos los modelos discriminados por microhábitat en el que se ubicó cada uno..	120
Tabla 3.2. Márgenes de seguridad térmica (MST) de carreras cortas (CC) y carreras largas (CL), y los índices de tolerancia al calentamiento (TC) de <i>Liolaemus cuyumhue</i> bajo diferentes valores de T_e (valores medios de todos los modelos, valores medios de los modelos de sombra y valores medios de modelos al sol).	124

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Ubicación del Bajo de Añelo en la provincia del Neuquén con superposición de los puntos de muestreo. Sistema de referencia: coordenadas planas Gauss-Krüger, Posgar 98 faja 2.	22
Figura 1.2. Afloramientos rocosos de la formación Huincul dentro del área de estudio.	25
Figura 1.3. Dunas de nuestros sitios de estudio originadas por la erosión de la Formación Huincul.	26
Figura 1.4. Fotografía del sistema de dunas presentes en el Sitio 1.	28
Figura 1.5. Imagen aérea del Sitio 1, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.	29
Figura 1.6. Imagen aérea del Sitio 2, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.	30
Figura 1.7. Imagen aérea del Sitio 3, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.	31
Figura 1.8. Trampas de caída del Sitio 1. Se pueden apreciar las cercas de deriva de 5 m que forman la estructura en cruz.	32
Figura 1.9. Estructura de madera con cuatro tacos que cubría cada tarro de caída evitando el sobrecalentamiento de las lagartijas en el interior.	33
Figura 1.10. Vista del software online DroneDeploy con el ortomosaico del Sitio 2.	37
Figura 1.11. Ortomosaico del Sitio 2 con las parcelas delimitadas alrededor de las trampas de caída.	37
Figura 1.12. Flujo de trabajo para la obtención de las parcelas circulares con la herramienta QGIS.	38
Figura 1.13. Interfaz del programa Sample Point con la imagen de la trampa 1 del Sitio 2. Las cruces amarillas indican los puntos a clasificar.	39
Figura 1.14. Fotografía de un macho adulto de <i>Liolaemus cuyumhue</i> . Tomada por M.V. Brizio.	42
Figura 1.15. Fotografía de un macho adulto (izquierda) y hembra adulta (derecha) de <i>Liolaemus grosseorum</i> . Tomadas por L.J. Avila.	43
Figura 1.16. Fotografía de un macho adulto de <i>Liolaemus goetschi</i> . Tomada por L.J. Avila. ..	44
Figura 1.17. Fotografía de un macho adulto (izquierda) y de una hembra adulta (derecha) de <i>Liolaemus darwini</i> . Tomadas por L.J. Avila.	44
Figura 1.18. Fotografía de un macho adulto de <i>Liolaemus gracilis</i> . Tomada por L.J. Avila.	45
Figura 1.19. Fotografía de un macho adulto de <i>Liolaemus cuyanus</i> . Tomada por L.J. Avila. ..	46
Figura 1.20. Fotografía de un macho adulto de <i>L. quinterosi</i> . Tomada por M.V. Brizio.	47
Figura 1.21. Fotografía de un adulto de <i>Aurivela longicauda</i> . Tomada por L.J. Avila.	48
Figura 1.22. Fotografía de un adulto de <i>H. underwoodi</i> . Tomada por M.V. Brizio.	49

Figura 1.23. Fotografía de un adulto de <i>Homonota horrida</i> . Tomada por L.J. Avila.....	50
Figura 1.24. Fotografía de un adulto de <i>Leiosaurus bellii</i> . Tomada por M.V. Brizio.....	51
Figura 1.25. Fotografía de un adulto de <i>Pristidactylus fasciatus</i> . Tomada por M.V. Brizio.....	52
Figura 1.26. Fotografía de un juvenil de <i>Erythrolamprus sagittifer</i> . Tomada por M.V. Brizio.	53
Figura 1.27. Fotografía de un adulto de <i>Philodryas trilineata</i> . Tomada por M.V. Brizio.	54
Figura 1.28. Fotografía de un adulto de <i>Pseudotomodon trigonatus</i> . Tomada por M.V. Brizio.	55
Figura 1.29. Fotografía de un adulto de <i>Micrurus pyrrhocryptus</i> . Tomada por M.V. Brizio. ...	56
Figura 1.30. Fotografía de un adulto de <i>Bothrops ammodytoides</i> . Tomada por M.V. Brizio. ..	57
Figura 1.31. Fotografía de un adulto de <i>Bothrops neuwiedi</i> . Tomada por M.V. Brizio.	58
Figura 1.32. Fotografía de un adulto de <i>C. chilensis</i> . Tomada por M.V. Brizio.....	59
Figura 1.33. Curvas de acumulación de especies basadas en muestras (trampas), para cada uno de los sitios. Se puede observar que sólo el Sitio 1 alcanza una asíntota con respecto al número de especies encontradas.....	61
Figura 1.34. Curvas de completitud de la muestra que indica que tanto el Sitio 1 como el 3 alcanzan una asíntota con respecto al número de individuos total.....	62
Figura 1.35. Curvas de rango-abundancia de ensambles de los tres sitios. Se graficó para cada sitio la abundancia relativa de cada especie en escala logarítmica en función del rango de especies ordenadas de mayor a menor abundancia.	63
Figura 1.36. Curvas de rarefacción basada en individuos para cada orden de los números de Hill: $q=0$ riqueza, $q=1$ índice de Shannon, $q=2$ índice de Simpson; para cada sitio de muestreo....	64
Figura 1.37. Dendrograma resultante del índice de similitud de Jaccard para los tres sitios relevados.	66
Figura 1.38. Variaciones mensuales de la abundancia (lagartijas/trampa) en los tres sitios de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal Wallis, pos-hoc Holm, $P < 0.05$).	68
Figura 1.39. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de <i>Homonota underwoodi</i> entre sitios de muestreo.	71
Figura 1.40. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de <i>Liolaemus grosseorum</i> entre sitios de muestreo.	72
Figura 1.41. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de <i>Liolaemus cuyumhue</i> entre sitios de muestreo.	72
Figura 1.42. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de <i>Aurivela longicauda</i> entre sitios de muestreo.	73
Figura 1.43. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de <i>Liolaemus goetschi</i> entre sitios de muestreo.....	73

Figura 1.44. Estructura demográfica de <i>Liolaemus cuyumhue</i> , <i>L. grosseorum</i> y <i>L. goetschi</i> para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.....	74
Figura 1.45. Estructura demográfica mensual de <i>Liolaemus cuyumhue</i> para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.....	74
Figura 1.46. Estructura demográfica mensual de <i>Liolaemus grosseorum</i> para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.....	75
Figura 1.47. Estructura demográfica mensual de <i>Liolaemus goetschi</i> para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.	75
Figura 1.48. Gráfico de cajas que visualiza la diferencia de la cobertura vegetal entre sitios y lados.	78
Figura 1.49. En los gráficos se indican las temperaturas medias máximas ambientales y edáficas por sitio y lado donde fueron medidas en cada ocasión de muestreo. Las curvas discontinuas indican valores faltantes por error del dispositivo de medición.	79
Figura 2.1. Ejemplar macho adulto de <i>Liolaemus cuyumhue</i>	89
Figura 2.2. Ambiente de dunas con escasa cobertura vegetal donde se encuentra a <i>Liolaemus cuyumhue</i>	90
Figura 2.3. Mapa indicando el Bajo de Añelo y las áreas de concesión con actividad hidrocarburífera en escala de azules. Los puntos rojos indican los pozos y minas petroleras. ...	91
Figura 2.4. Búsqueda activa de ejemplares de <i>Liolaemus cuyumhue</i>	93
Figura 2.5. Distribución de <i>Liolaemus cuyumhue</i> . Los círculos negros muestran los puntos visitados, los círculos blancos los datos de presencia confirmada y los romboides amarillos muestran los puntos de los sitios de muestreo de densidad. El polígono gris indica el área de extensión y los rojos las áreas de ocupación.	102
Figura 2.6. Mapa de distribuciones geográficas potenciales predichas para <i>L. cuyumhue</i> elaborado utilizando los registros de presencia y las variables climáticas.	103
Figura 3.1. Individuo colectado en campo.	111
Figura 3.2. Individuos de <i>Liolaemus cuyumhue</i> marcado y colocado en bolsa individual.....	112
Figura 3.3. Bolsas individuales conteniendo a los 20 ejemplares utilizados en los experimentos.	113
Figura 3.4. Liberación de un ejemplar de <i>Liolaemus cuyumhue</i> en el mismo sitio donde había sido capturado.	113
Figura 3.5. Terrarios individuales con gradiente térmico donde estimamos la T_{pref} de la especie.	114
Figura 3.6. Carril de carreras con fotocélulas cada 15 cm a lo largo de toda la pista (1.2 m).	116

Figura 3.7. Terrario donde se realizaron los experimentos de TC_{max} .	117
Figura 3.8. Temperaturas microambientales (T_e) de modelos posicionados al sol (línea gris claro) y modelos posicionados a la sombra (línea gris oscuro) durante el período de actividad diurna de <i>Liolaemus cuyumhue</i> . La temperatura crítica máxima (TC_{max}), la temperatura crítica mínima (TC_{min}), la temperatura óptima durante CC (T_oCC) y CL (T_oCL) y la media T_e se indican con líneas horizontales. Además, se muestran los índices de tolerancia al calentamiento (TC, línea de puntos) y del margen de seguridad térmica (MST, líneas rojas), así como el rango del punto de ajuste de la temperatura preferida (T_{pref} , rectángulo gris) y la temperatura corporal media por hora de captura (T_b , círculos vacíos).	121
Figura 3.9. Curvas de rendimiento térmico para carreras cortas (SR) y carreras largas (LR) para <i>Liolaemus cuyumhue</i> . Las líneas punteadas verticales representan la amplitud del rendimiento (B_{80}) en CC y CL. Las barras grises representan la distribución de frecuencia porcentual de todas las temperaturas operativas (T_e) entre las horas de actividad. La barra gris clara representa el rango del punto de ajuste de las temperaturas corporales preferidas (T_{pref}) obtenidas en el laboratorio.	122
Figura 3.10. Gráficos de caja que indican la mediana, percentil 25 y 75, y extremos de las velocidades máximas de carreras cortas y carreras largas de <i>Liolaemus cuyumhue</i> en los cinco tratamientos de temperatura (22, 28, 33, 36 y 39,5 ° C). Las letras (a, b, c, d) indican diferencias entre los tratamientos de temperatura (prueba post hoc de Tukey $P < 0.05$).	123

ESTRUCTURA DE LA TESIS

Para aportar un orden coherente al manuscrito, se comienza en el capítulo I, con una lista de todas las especies de reptiles avistadas en el Bajo de Añelo. Luego se analizará el efecto potencial de los disturbios antrópicos sobre los ensamblajes de lagartijas de los ambientes de médanos del Bajo de Añelo y se identificarán las especies más abundantes de estos ensamblajes.

A partir de estos resultados, se decidió enfocar el esfuerzo de trabajo en la especie endémica y poco conocida *Liolaemus cuyumhue*. La misma, es una especie dominante en la mayoría de los sitios que habita, además de que tiene una asociación estricta con los ambientes de interés. Por estos motivos consideramos que podría funcionar como especie paraguas para conservar estos ambientes. Además, creemos necesario ampliar los conocimientos sobre esta especie. Dicho esto, en el Capítulo II nos enfocamos en ampliar la información sobre la distribución de *L. cuyumhue*, estimar su distribución potencial y su densidad poblacional en los tres sitios de estudio. El estudio de su distribución contribuiría a identificar estos ambientes de extrema riqueza y poder priorizar los esfuerzos de conservación adecuadamente.

Finalmente, a partir de los resultados obtenidos en ambos capítulos y a la necesidad de conocer los requerimientos térmicos de *L. cuyumhue*, estudiamos su sensibilidad frente a la conocida crisis del calentamiento global, y si la extensiva degradación de su hábitat podría estar actuando en sinergia con esta crisis y empeorar su estado de conservación, actualmente crítico.

CAPÍTULO 1 : DIVERSIDAD DE LAGARTIJAS DE LAS DUNAS DEL BAJO DE AÑELO

Divulgación de resultados:

Brizio MV, Avila LJ y Pérez DR. 2017. Diversidad de lagartijas en ambientes arenosos de la cuenca endorreica de Añelo, Neuquén, Argentina. V Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad. Se recibió el premio al mejor trabajo modalidad póster en la categoría estudiante de posgrado.

Brizio MV, Pérez DR y Avila LJ. 2018. Herpetofauna del Bajo de Añelo, Neuquén, Argentina. XIX Congreso Argentino de Herpetología.

INTRODUCCIÓN

En los últimos 500 años, los seres humanos han desencadenado una ola de extinciones, amenazas y disminución de la biodiversidad que puede ser comparable, tanto en velocidad como en magnitud, con las cinco extinciones masivas anteriores de la historia de la Tierra (Barnosky *et al.* 2011). Diversas actividades antrópicas han tenido un efecto negativo sobre los organismos, como la degradación y modificación de hábitats, sobreexplotación de recursos naturales, introducción de especies invasoras y cambio climático global, entre otros factores estresantes (Brook *et al.* 2008; Hoekstra *et al.* 2005; Sinervo *et al.* 2010). Como consecuencia, podemos observar una disminución global de las poblaciones de vertebrados (Gibbons *et al.* 2000; Beebee y Griffiths 2005; Light y Marchetti 2007; Beebee *et al.* 2009; Jones y Cresswell 2010; Hoffman *et al.* 2011), con una pérdida total del 58% en su abundancia global desde 1970 (WWF 2016; Ceballos *et al.* 2017), de la cual el 15% corresponden a especies de reptiles (IUCN 2021).

Los reptiles juegan un papel importante en los sistemas naturales, como depredadores, presas, herbívoros, dispersores de semillas y especies comensales; sirven como bioindicadores ambientales, y sus asociaciones de microhábitats, a menudo específicas, proporcionan el sistema de estudio ideal para ilustrar los procesos biológicos y evolutivos que subyacen a la especiación (Raxworthy *et al.* 2008; Read 1998). Los reptiles generalmente tienen rangos de distribución más estrechos que otros vertebrados como aves y mamíferos (Anderson y Marcus 1992), lo que los hace más susceptibles a los procesos de amenaza; sin embargo, debe tenerse en cuenta que existe una marcada variación en el tamaño del rango entre diferentes clados de reptiles, por lo que las generalizaciones y comparaciones pueden no ser válidas universalmente [por ejemplo, los tamaños de rango de las serpientes son generalmente más grandes que los de las lagartijas (Anderson y Marcus 1992)]. Esta combinación de requisitos de rangos a menudo pequeños y nichos estrechos hace que los reptiles sean susceptibles a los procesos de amenaza antropogénica y, por lo tanto, son un grupo de preocupación para la conservación (Kacoliris *et al.* 2020). Los reptiles están inmersos en esta crisis global de biodiversidad, que se expresa en el declive y extinciones locales de muchas especies. Actualmente se reconocen dos principales causas de pérdida de biodiversidad en este grupo, el avance de las especies invasoras y de la agricultura, que culminan en la pérdida y fragmentación del hábitat (Gibbons *et al.* 2000; Rey Benayas y Bullock 2012; Courchamp *et al.* 2017; Brizio y Pérez, 2021). Además, debido a que la mayoría de las especies de reptiles son sedentarias y tienen una baja capacidad de movimiento, presentan una aptitud limitada para responder a estos disturbios y desplazarse entre parches de hábitat (Pianka 1986; Sarre 1995; Fischer *et al.* 2004, 2005).

La fragmentación del hábitat es un proceso a través del cual un paisaje se divide en una serie de parches más pequeños y aislados, separados por un hábitat inadecuado y siempre se asocia con la

pérdida del hábitat (Fahrig 2003). La fragmentación también puede alterar factores como la radiación solar, el viento y los regímenes hidrológicos, alterando perpetuamente el paisaje (Saunders *et al.* 1991). La modificación del hábitat, incluida la fragmentación, la pérdida y los cambios a pequeña escala en el microhábitat, también ha contribuido a la disminución de especies (Gibbons *et al.* 2000; Gardner *et al.* 2007; Whitfield *et al.* 2007; Leavitt y Fitzgerald 2013; Walkup *et al.* 2017). Además, las especies especialistas son sumamente susceptibles a la alteración del hábitat debido en parte a su dependencia a uno o pocos tipos de hábitat (Hibbitts *et al.* 2009) y su adaptación a un entorno relativamente estable (Futuyma y Moreno 1988).

En particular los reptiles del noroeste de Patagonia se ven fuertemente amenazados por el proceso de fragmentación. Las principales amenazas que derivan en este proceso son las actividades extractivas, como la minería y la explotación hidrocarburífera (Fiori *et al.* 2003; Avila 2016). Nuestra área de estudio comprende una de las mayores operaciones de extracción de petróleo y gas de Argentina, siendo una de las principales proveedoras de estos productos del país (Ferrante y Giuliani, 2014). A su vez, los estudios sobre los efectos que tiene esta actividad sobre las poblaciones de lagartijas han ido en aumento (Smolensky y Fitzgerald 2011; Walkup *et al.* 2017; Young *et al.* 2018). Desafortunadamente, en la Patagonia los peligros y problemas de conservación de las lagartijas aún no están siendo abordados en profundidad (Kacoliris *et al.* 2020). El escenario actual con un incremento en la frecuencia y magnitud de las amenazas, sumado a la escasa presencia de áreas protegidas que abarquen las distribuciones de las especies amenazadas (Corbalán *et al.* 2011), hace que la situación de las lagartijas sea muy preocupante (Kacoliris *et al.* 2020). Bajo este contexto, el conocimiento de la biodiversidad de un área específica es un paso fundamental para evaluar y planificar acciones de conservación contra las amenazas locales y globales actuales (Krebs 2008).

Un ensamble puede presentar patrones en su estructura que reflejen adaptación a determinadas interacciones ecológicas o relaciones entre los nichos de sus especies (uso, segregación y competencia por los recursos), variación temporal de las condiciones ambientales, características del hábitat e incluso puede ser influenciada por las perturbaciones del hábitat (Pelegri *et al.* 2013; Mesquita *et al.* 2015; Walkup *et al.* 2017). La diversidad, como una propiedad emergente de las comunidades, permite aproximarnos al conocimiento de los ecosistemas y comparar la productividad o estabilidad de los procesos internos de todo el sistema, aportando elementos como la relación y respuesta de las especies al medio (Pielou 1975; Chapin *et al.* 2000). El conocimiento de la diversidad permite comprender la estructura de la comunidad y planificar acciones para la conservación de sus especies, a la vez que se convierte en una herramienta para el monitoreo del buen funcionamiento de un ecosistema (Magurran 1988, 2005; Moreno 2001; Medina-Rangel 2011). Además, el análisis de la diversidad es una herramienta importante para estimar los efectos

de las actividades antropogénicas en las comunidades ecológicas y comparar sus efectos en diferentes hábitats (Urbina-Cardona *et al.* 2008).

El monitoreo de la diversidad biológica consiste en medir y muestrear algunas variables ecológicas y en particular especies a lo largo del tiempo y comparar los resultados obtenidos con los ya existentes en el campo científico. Básicamente el monitoreo provee información, ya sea con objetivos científicos o de gestión en la toma de decisiones, acerca del estado de ciertas variables, una especie o un conjunto de especies y de las tendencias de esos estados (Yoccoz *et al.* 2001; Acosta 2013). Así, si los parámetros de diversidad evaluados varían en el tiempo dentro de un rango esperado de valores, el monitoreo puede continuar sin cambios sustanciales en el manejo. A nivel poblacional, la abundancia (el número absoluto de individuos) y densidad (número de individuos por unidad de área) de una especie, son los principales parámetros de interés en los programas de monitoreo de poblaciones y manejo de vida silvestre (Kacoliris *et al.* 2009, Ferregueti *et al.* 2018). Esto se debe a que la abundancia es un atributo variable en tiempo y espacio, principalmente en poblaciones que viven en zonas áridas o semiáridas con estacionalidad marcada por las precipitaciones y la temperatura (Cabrera y Scrocchi 2014).

En general, las poblaciones de reptiles de la provincia biogeográfica del Monte, distrito Austral, son particularmente numerosas en los ambientes no alterados (Cabrera 2021). Algunos de los ambientes, tales como las dunas eólicas móviles, ecosistemas particularmente complejos y dinámicos, permiten la vida de una gran variedad de especies que las utilizan como lugares de alimentación, de refugio, de nidificación, o simplemente como un parche heterogéneo (Gallardo, 1992; Del Vecchio *et al.* 2019; Maccherini *et al.* 2020). Estas especies, entre ellas los reptiles, presentan adaptaciones fisiológicas, morfológicas y comportamentales que los transforman en especialistas obligados de estos ambientes, algo muy raro en otros sectores del Monte Austral (Grootjans *et al.* 2008; Kacoliris *et al.* 2009). Es por eso que la zona de estudio puede ser calificado de uno de los puntos calientes de biodiversidad regional (Morando y Avila 2020). En la zona del Bajo de Añelo de la provincia de Neuquén, el desarrollo de una red de plataformas de pozos y sus caminos de conexión aísla a las poblaciones y altera los procesos geomorfológicos subyacentes que mantienen las formaciones de dunas eólicas mediterráneas (Ryberg *et al.* 2015). Salvo por aportes parciales en forma de descripciones de especies y notas biológicas, no existen publicaciones científicas sobre la Herpetofauna de esta zona en las que se evalúen los cambios producidos por la degradación de hábitats, es una línea de investigación de gran valor por su importancia en términos de conservación y gestión de la fauna en áreas perturbadas. Por esta razón, en el presente capítulo se propone evaluar cambios en la estructura de los ensambles de lagartijas, en respuesta a sitios con diferentes grados de perturbación, estudiando la dinámica estructural de los mismos.

HIPÓTESIS

Los ensambles de lagartijas de ambientes arenosos de la cuenca endorreica del Bajo de Añelo que habitan sitios con diferentes grados de perturbación, exhiben diferencias en sus parámetros estructurales.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar el efecto de la perturbación del hábitat sobre los ensambles de lagartijas de ambientes arenosos de la cuenca endorreica del Bajo de Añelo.

Objetivos específicos

- 1- Determinar la riqueza, diversidad, equitatividad y abundancia relativa de los ensambles de lagartijas en diferentes sitios.
- 2- Describir y comparar los patrones de actividad estacional de cada especie entre sitios.
- 3- Determinar la proporción de sexos y grupos etarios por especie y su variación temporal en cada sitio.
- 4- Describir la variación en la condición corporal por especie entre sitios.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

☞ Ubicación

El trabajo se llevó a cabo en la cuenca del Bajo de Añelo, ubicada en el centro este de la provincia de Neuquén, Argentina (37.4° to 38.5° S y 68.4° to 69.8° O; Figura 1.1). La cuenca comprende la zona más baja de la provincia (230 m a.s.l.) con un área aproximada de 9,000 km² dentro de la Región del Monte (Roig *et al.* 2009). A su vez, nuestros sitios de estudio se encuentran comprendidos dentro de la zona de explotación hidrocarburífera Aguada Pichana, en concesión de Total Austral S.A.

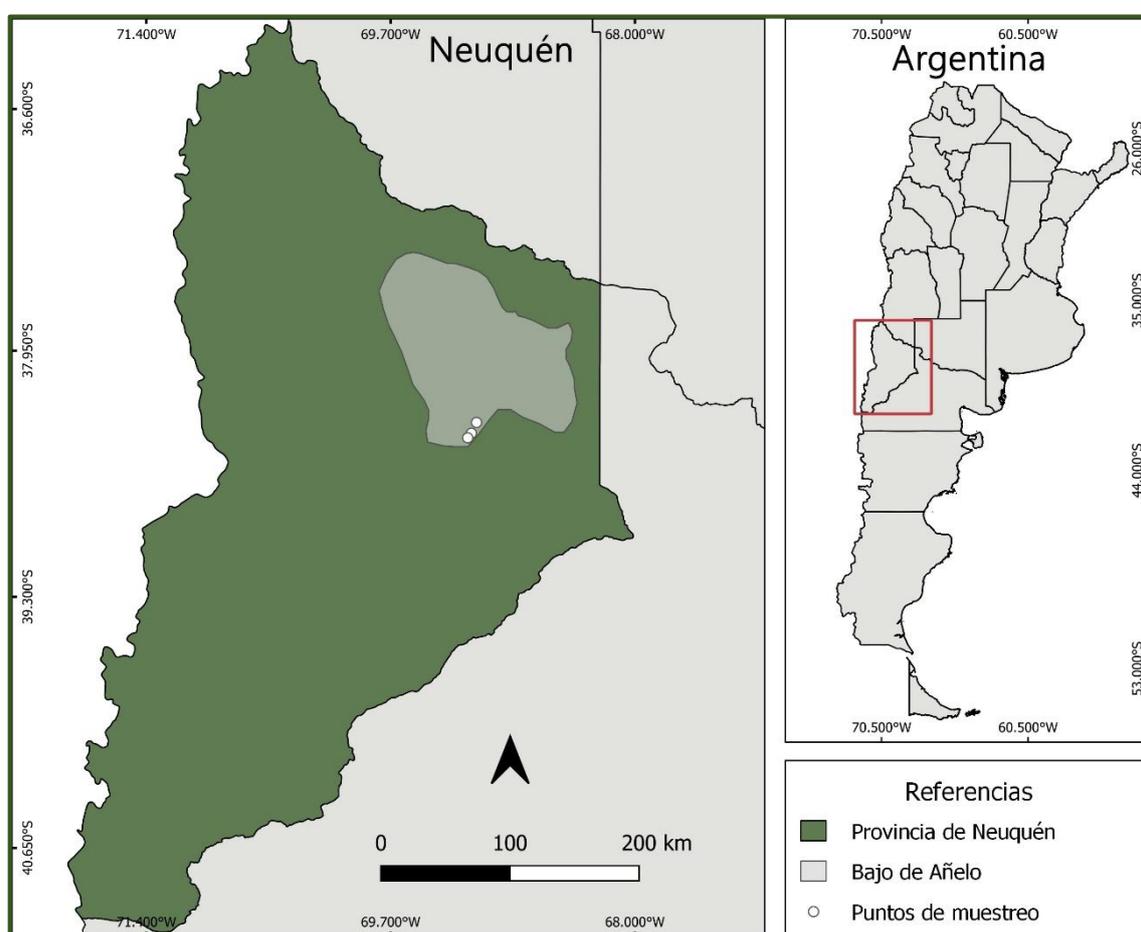


Figura 1.1. Ubicación del Bajo de Añelo en la provincia del Neuquén con superposición de los puntos de muestreo. Sistema de referencia: coordenadas planas Gauss-Krüger, Posgar 98 faja 2.

La provincia de Neuquén abarca gran parte de una importante cuenca hidrocarburífera (Cuenca Neuquina) en la que se realiza una intensa explotación de petróleo y gas, actividad que coexiste con la cría de ganado caprino y en menor medida ovino, bovino y equino (Pérez *et al.* 2010). En la región se encuentran importantes yacimientos de explotación petrolera y gasífera como Loma de la Lata, Aguada Pichana, Aguada San Roque y Loma de las Yeguas (Petroquímica 2018). Entre

éstos, Aguada Pichana es el segundo yacimiento gasífero más importante de la Cuenca Neuquina y tercero a nivel nacional (Petroquímica 2018) con una producción del 31% de la oferta nacional (Petroquímica 2012). Estudios recientes mencionan al área Aguada Pichana como uno de los yacimientos con potencial para la producción de hidrocarburos no convencionales a partir de la formación “Vaca Muerta” (Chebli *et al.* 2011). En Aguada Pichana hasta la actualidad se han perforado más de 370 pozos, de los cuales 73,35% corresponden a explotación convencional. Sin embargo, con la necesidad creciente de gas y de las nuevas prospecciones sísmicas, el desarrollo avanzó hacia el oeste y norte (Bolognani *et al.* 2011). Antes de 2010 el área contaba con 230 pozos perforados de los cuales sólo el 3,48% correspondían a explotación no convencional, mientras que a partir de esa fecha se perforaron alrededor de 150 pozos, de los cuales el 67,11% corresponden a hidrocarburos no convencionales (Instituto Geográfico Nacional), lo cual demuestra un marcado avance de la actividad hidrocarburífera en el área.

☞ Clima

El clima es templado árido a semi árido, con una temperatura media anual de 14.2° C y una precipitación media anual de 137.2 mm, que ocurre principalmente en invierno y primavera (Busso y Bonvissuto 2009). Las precipitaciones son muy variables, tanto anual como interanualmente, con estacionalidad en los meses de invierno, lo que ocasiona un marcado déficit hídrico en los meses de verano incrementado por los vientos de la zona (Paruelo *et al.* 1998; Abraham *et al.* 2009; Morello *et al.* 2012). Predominan los vientos del oeste que se caracterizan no sólo por su persistencia durante todo el año sino también por su intensidad. La velocidad media anual del viento varía entre 15 y 22 km/h. La distribución anual de la velocidad del viento muestra un máximo entre septiembre y enero mientras que el mínimo ocurre en invierno. La frecuencia de días calmos es mayor durante el invierno y raramente ocurren durante primavera y verano (Beltrán 1997).

☞ Vegetación

La vegetación del área de estudio corresponde a la provincia fitogeográfica del Monte Austral. Se presenta en forma de parches, con sectores de alta cobertura vegetal alternados con sectores de suelo desnudo (Bisigato y Bertiller 1997, 2020). La misma presenta características xerofíticas, como plantas con hojas pequeñas, reducidas a espinas o ausentes, cobertura foliar y caulinar cerosa, cutícula engrosada, ciclo anual breve, entre otras (Oyarzabal *et al.* 2018).

Existe una dominancia de la estepa arbustiva de *Larrea divaricata* (jarilla hembra) y *Atriplex lampa* (zampa), formando una matriz en la que aparecen sectores de vegetación de salitrales. Esta estepa arbustiva es típica del Monte, abarca una amplia región y se encuentra preferentemente en piedemontes extendidos de muy poca pendiente (menos de 5%) o en áreas planas (Morello *et al.* 2012). Con respecto a su estructura, el estrato alto es variable (entre 1,2 y 1,5 m), está formado

por *L. divaricata*, *Bougainvillea spinosa* (montenegro), *Monttea aphylla* (matacebo) y *Larrea cuneifolia* (jarilla macho). Los estratos bajo y medio, (de 0.5 a 1.2 m) presentan mayor cobertura, aunque rara vez superan el 40% (Oyarzabal *et al.* 2018). Estos estratos están caracterizados por *A. lampa*, que puede crecer en acumulaciones de arena junto con especies de *Prosopis* (alpataco), *Schinus* (molle), *Lycium* (yaoyin), *Ephedra*, *Baccharis* o aislada en los espacios entre montículos de arena. El estrato inferior (menor a 0.5 m) es de gramíneas, hierbas y arbustos bajos o subarbustos; presenta 10 a 20% de cobertura, que puede aumentar considerablemente por el crecimiento de especies efímeras (Oyarzabal *et al.* 2018). Entre las especies más comunes que integran este estrato se encuentran *Acantholippia seriphioides* (tomillo de campo), *Gutierrezia solbrigii* y *Pappostipa speciosa* (coirón; Morello *et al.* 2012). La vegetación de salitrales se encuentra alrededor de pequeñas depresiones en las que drena el agua de lluvia y se forman lagunas temporales. Consiste en un mosaico formado por estepas arbustivas de *A. lampa* (zampa) y *Suaeda divaricata* (vidriera; Morello *et al.* 2012).

☞ Suelo

De forma localizada se pueden encontrar dunas enanas, producto de fenómenos asociados a la actividad eólica, que en algunos sectores del Bajo de Añelo alcanzan las dimensiones propias de los médanos (Morello *et al.* 2012). Nuestros sitios de estudio se ubican en este ambiente particular del Bajo de Añelo, las dunas eólicas mediterráneas provenientes de la unidad geológica formación Huincul (Cenomaniano superior).

La Formación Huincul se caracteriza por las areniscas de colores claros, que varían del gris al amarillento, bien consolidadas, en estratos gruesos (Figura 1.2, Figura 1.3). Esta formación está constituida por areniscas de grano medio a grueso, que una vez sometidas al ataque de la meteorización comienzan a disgregarse en sus componentes texturales (granos de arena de diversas medidas). Estos componentes, al quedar sueltos comienzan a su vez a sufrir la acción de los vientos y la sequedad del ambiente, casi desprovisto de cobertura vegetal. El viento distribuye los granos de arena produciendo el doble efecto de desgastarlos hacia términos texturales más finos (arenas finas a muy finas) y además seleccionarlos por tamaño. La abundancia de material arenoso suelto y la persistencia de fuertes vientos en ambientes secos, resulta en la formación de acumulaciones arenosas a reparo de la escasa vegetación o afloramientos, o directamente a la formación de un paisaje de dunas. Tanto las dunas como los montículos arenosos están cubiertas por ondulitas. El ambiente de depositación de la Formación Huincul fue netamente fluvial (Rodríguez *et al.* 2007).



Figura 1.2. Afloramientos rocosos de la formación Huincul dentro del área de estudio.



Figura 1.3. Dunas de nuestros sitios de estudio originadas por la erosión de la Formación Huincul.

Los campos de médanos longitudinales presentan una orientación casi en concordancia con los fuertes vientos predominantes en la región, que si bien provienen del oeste-sudoeste, la presencia del macizo volcánico Auca Mahuida los desvía hacia el noreste y sudeste. La arena también tiende a apilarse a sotavento de los arbustos formando depósitos al reparo de la vegetación (Basaldúa 2018).

☞ Características de los sitios seleccionados

Los tres sitios seleccionados comprenden dunas eólicas mediterráneas de la formación Huincul, ambientes muy particulares del Monte Neuquino, de características similares y con presencia de la especie endémica *Liolaemus cuyumhue* (Figura 1.4). Se identificaron diferentes fuentes de perturbación considerando el estado del estrato herbáceo y arbustivo como evidencias del uso del terreno por actividades extractivas. El Sitio 1 se identificó como el sitio más transitado, ya que es atravesado por un camino principal que lleva a varias bases operativas petroleras (Figura 1.5). El Sitio 2 es atravesado por un camino secundario, con menos tránsito, pero además presenta un pozo inactivo interrumpiendo el ambiente (Figura 1.6). El Sitio 3 es atravesado por un camino prácticamente sin uso, y sin ninguna estructura antrópica, funcionando como un sitio control (Figura 1.7). Además, en cada sitio se identificó un lado del camino con dunas más pronunciadas que el otro, acompañando la dirección del viento, en los Sitios 2 y 3 la acumulación de arena se daba en dirección noroeste a sudeste y en el Sitio 1 de norte a sur.



Figura 1.4. Fotografía del sistema de dunas presentes en el Sitio 1.



Figura 1.5. Imagen aérea del Sitio 1, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.



Figura 1.6. Imagen aérea del Sitio 2, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.

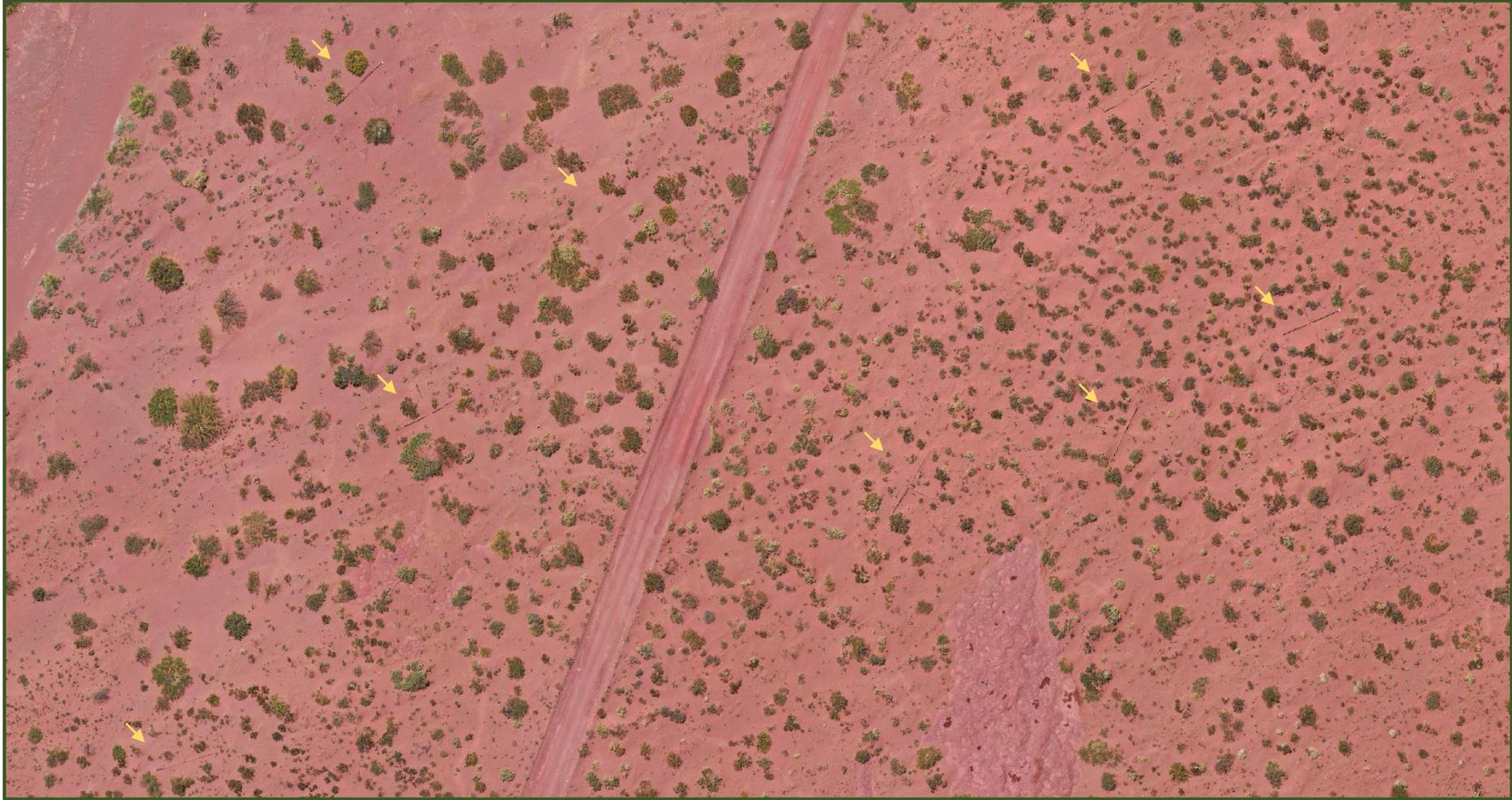


Figura 1.7. Imagen aérea del Sitio 3, donde se pueden apreciar las trampas de caída en cruz señaladas con las flechas amarillas.

Relevamientos de campo

Los relevamientos se realizaron mensualmente en tres periodos, septiembre 2017– marzo 2018, septiembre 2018 – marzo 2019, septiembre 2019 – marzo 2020. En cada sitio se establecieron 8 réplicas, dispuestas al azar, siempre y cuando las condiciones del terreno lo permitieran. Cada trampa consistió en un sistema en cruz, con cuatro chapas de 5 m de largo por 30 cm de alto. Tanto en el centro como en los cuatro extremos de las chapas se colocaron tarros de 20 l enterrados al ras del suelo, contabilizando un total de 40 tarros por sitio (Figura 1.8). Cada tarro se encontraba cubierto por tapas de madera para evitar la radiación directa sobre los individuos atrapados (Figura 1.9). Las trampas se espaciaron y colocaron ~ 25 m de distancia a lo largo de los sistemas de dunas.



Figura 1.8. Trampas de caída del Sitio 1. Se pueden apreciar las cercas de deriva de 5 m que forman la estructura en cruz.



Figura 1.9. Estructura de madera con cuatro tacos que cubría cada tarro de caída evitando el sobrecalentamiento de las lagartijas en el interior.

En cada muestreo mensual (en primavera y verano) se realizó la apertura de todas las trampas y al tercer día de abiertas fueron revisadas. Antes de finalizar cada campaña, las trampas fueron tapadas hasta el próximo muestreo. Se colectaron datos durante tres años consecutivos. Se tomó registro de especie, sexo, grupos etarios y estado de la cola. Además se registró longitud hocico-cloaca y peso corporal para poder calcular la condición corporal de cada individuo. Finalmente, fueron marcados por medio de corte de falanges (código individual) y liberados.

Análisis de la estructura del ensamble

☞ Composición, abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad

Se calculó el índice de diversidad de Shannon, equitatividad de Pielou, riqueza y abundancia relativa (lagartijas/trampas) para cada uno de los sitios de muestreo. Además, se calculó la abundancia relativa para cada tarro en cada sitio, a partir de lo cual se obtuvo un valor medio \pm error estándar. La abundancia relativa promedio se comparó entre sitios con una prueba de Kruskal Wallis y comparaciones múltiples a posteriori por medio de la prueba de Holm. También se compararon las abundancias relativas de cada especie entre sitios siguiendo la misma metodología de análisis explicada anteriormente. Para cuando sólo comparamos dos sitios utilizamos las pruebas de U de Mann Whitney (Mann y Whitney 1947).

Se calcularon los números de Hill para cada uno de los sitios de muestreo, como: N_0 = riqueza de especies; N_1 = número de especies igualmente abundantes (exponencial (H') donde H' es el índice de Shannon), N_2 = número de especies muy abundantes ($1/\sum p_i^2$, donde $\sum p_i^2$ es el índice de Simpson). Para comparaciones de estos números entre sitios, se realizaron permutaciones con la función *mcpHill* (Hsieh *et al.* 2016), del paquete *simboot* (Scherer y Schaarschmidt 2013). Se realizaron curvas de rarefacción basada en individuos para cada orden (q) de los números de Hill con el paquete *iNEXT* (Hsieh *et al.* 2016); además se realizaron curvas de rarefacción basada en individuos (muestra mínima) y se calculó el número esperado de especies, con las funciones *rarefy* y *rarecurve* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2009). Para estimar la efectividad de los muestreos se realizaron curvas de acumulación de especies basada en muestras para cada sitio, con la función *specaccum* del paquete *vegan* y curvas de completitud de la muestra a partir del número de individuos colectado mediante la función *ggiNEXT* del paquete *iNEXT*. Todos los análisis fueron realizados con el software de R versión 3.6 (R Development Core Team 2019).

Para obtener una representación de los patrones de abundancia y uniformidad de especies de cada sitio, se realizaron curvas de rango-abundancia (Feinsinger 2001), graficando la abundancia relativa logarítmica de cada especie como $\log((N_i/n) / (\sum N_i/\sum n))$, donde n es el número de trampas, contra el rango de especies en orden de mayor a menor abundancia (Urbina-Cardona *et al.* 2006). Se probó si la distribución observada de las abundancias de especies se ajusta a uno de los cuatro modelos mejor conocidos para estudios de diversidad y abundancia de especies, y a su vez recomendados para detectar el grado de perturbación del ecosistema: serie geométrica, serie logarítmica, normal logarítmica y el modelo del palo quebrado (Hill y Hamer 1998; Magurran 2005; Aguirre-Calderón *et al.* 2008; Passos *et al.* 2016). Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) y el criterio de información Bayesiano (BIC) para la selección del mejor modelo (Magurran y McGill 2011), utilizando la función *radfit* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2009).

Se realizó un análisis de agrupamiento utilizando la distancia de disimilitud de Jaccard; como método de agrupamiento jerárquico se utilizó el método de agrupamiento pareado no ponderado con media aritmética (UPGMA), con el fin de realizar comparaciones gráficas de la composición de especies entre los sitios muestreados.

Se utilizó la función *simper* del paquete *vegan* para evaluar la existencia de disimilitud entre ensambles de cada sitio, y a su vez permitió identificar que taxón es el responsable de la disimilitud y en qué porcentaje contribuye a esa diferencia (Clarke 1993). Las disimilitudes detectadas con este método, fueron corroboradas por medio de una prueba ANOSIM, utilizando una matriz de distancia Bray Curtis.

☞ Patrones de actividad del ensamble

Se realizaron comparaciones mensuales de la abundancia relativa general y de la abundancia relativa de cada especie entre sitios. Para estas comparaciones se realizaron pruebas de Kruskal Wallis y comparaciones múltiples *a posteriori* por medio de pruebas de Holm (Holm 1979). La tasa de recaptura en todas las especies fue baja y estos datos no se tuvieron en cuenta en los análisis, por lo que se asumió que los datos entre meses son independientes. Para realizar los análisis antes mencionados se utilizó el software de R versión 3.6 (R Development Core Team 2019).

☞ Proporción de sexos y grupos etarios

Los grupos etarios (adultos y juveniles) se establecieron teniendo en cuenta la talla mínima (longitud hocico cloaca) a la madurez sexual de cada especie capturada. Los individuos adultos se diferenciaron en machos y hembras teniendo en cuenta el dimorfismo sexual en caracteres de coloración, presencia de poros cloacales. En las especies *Aurivela longicauda* y *Homonota underwoodi* no fue posible la identificación de sexo.

Se realizaron tablas de contingencia y pruebas de Chi-cuadrado para evaluar diferencias en la estructura demográfica (proporción de hembras, machos y juveniles) de cada especie entre los sitios de muestreo. Se utilizaron pruebas de Chi-cuadrado para evaluar en cada sitio para cada especie, diferencias en las proporciones mensuales de cada grupo demográfico (Zar 1999; Walkup *et al.* 2017). Cuando no se cumplieron los supuestos de Chi-cuadrado, se realizaron simulaciones de Monte Carlo basadas en 1000 permutaciones. Para realizar los análisis antes mencionados se utilizó la función *chisq.test* del paquete *stats* de R versión 3.6 (R Development Core Team 2019).

☞ Variación de la condición corporal, LHC y peso entre sitios

Se calculó la condición corporal de cada individuo por especie siguiendo el Índice de Masa Escalada (Peig y Green 2009). Este índice se obtiene a partir de la fórmula $M = M_i [L_0 / L_i]^{b_{SMA}}$; en la que M_i y L_i son la masa y longitud de cada individuo respectivamente, L_0 es la longitud promedio de la población y b_{SMA} es la pendiente de la regresión del ln de la masa y LHC (longitud desde el hocico a la cloaca). Se realizaron comparaciones de cada especie entre sitios utilizando pruebas de Anova y cuando no se cumplieron los supuestos de normalidad y heterocedasticidad, de Kruskal Wallis. Además, se realizaron comparaciones múltiples *a posteriori* por medio de Holm. Todos los análisis se realizaron a través del programa R versión 3.6 (R Development Core Team 2019).

Análisis de datos ambientales

☞ Cobertura vegetal

Datos de detección remota

Los datos de vehículos aéreos no tripulados (UAV) se adquirieron en febrero del 2021 (es decir, durante el verano del hemisferio sur), bajo condiciones soleadas y moderadamente ventosas (velocidad media del viento de $25 \text{ km} \cdot \text{h}^{-1}$). Para tomar las fotografías se utilizó un DJI Mavic 2 Pro (297 g y ≈ 31 min de autonomía; DJI, Shenzhen, China) equipado con un sensor RGB de 20 megapíxeles. La cámara, que tiene un obturador mecánico y un rango de apertura ajustable, proporciona una distancia focal equivalente a 28 mm. Se utilizó el software Map Pilot (<https://www.mapsmadeeasy.com/>) para programar la misión de vuelo sobre el soporte experimental, estableciendo una superposición del 80% (tanto en la vuelta frontal como lateral). La operación se llevó a cabo de conformidad con las leyes y regulaciones argentinas (Autoridad Nacional de Aviación Civil (ANAC) 2015). La altitud de vuelo fue de 109 m sobre el nivel del suelo, y la velocidad de vuelo fue de aproximadamente $2.3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Cada sitio fue relevado durante el mediodía con una misión de vuelo diferente. Se tomaron 188 fotografías para el Sitio 1, 168 para el Sitio 2 y 171 para el Sitio 3.

Análisis de imágenes

Las imágenes obtenidas fueron procesadas en la nube a través del software de mapeo DroneDeploy (Figura 1.10). El procesamiento nos permitió generar un ortomosaico por cada sitio. Luego, para estimar la cobertura vegetal, se tomó sobre cada ortomosaico parcelas redondas alrededor de las trampas de caída (Figura 1.11). Cada parcela con un valor de radio de 20 m, cubriendo un área total de 1257 m^2 . Este valor se seleccionó en base al home range estimado para la lagartija *Sceloporus arenicolus* en ambientes de dunas similares (Young *et al.* 2018). La extracción de las parcelas circulares fue posible gracias al software libre Quantum GIS versión 3.20.2. En la Figura 1.12 se puede observar el flujo de trabajo hasta poder obtener las parcelas finales.

Para la obtención de los datos de cobertura se cargaron las 8 imágenes por sitio en el software de uso libre Sample Point versión 1.6. Este programa permite el muestreo puntual de imágenes digitales a partir de una grilla de 225 puntos de clasificación. En el mismo se utilizaron cuatro categorías: pasto, arbusto, roca y suelo desnudo (Figura 1.13). Una vez terminada la clasificación, el mismo programa calcula los porcentajes de cada categoría por imagen.



Figura 1.10. Vista del software online DroneDeploy con el ortomosaico del Sitio 2.



Figura 1.11. Ortomosaico del Sitio 2 con las parcelas delimitadas alrededor de las trampas de caída.

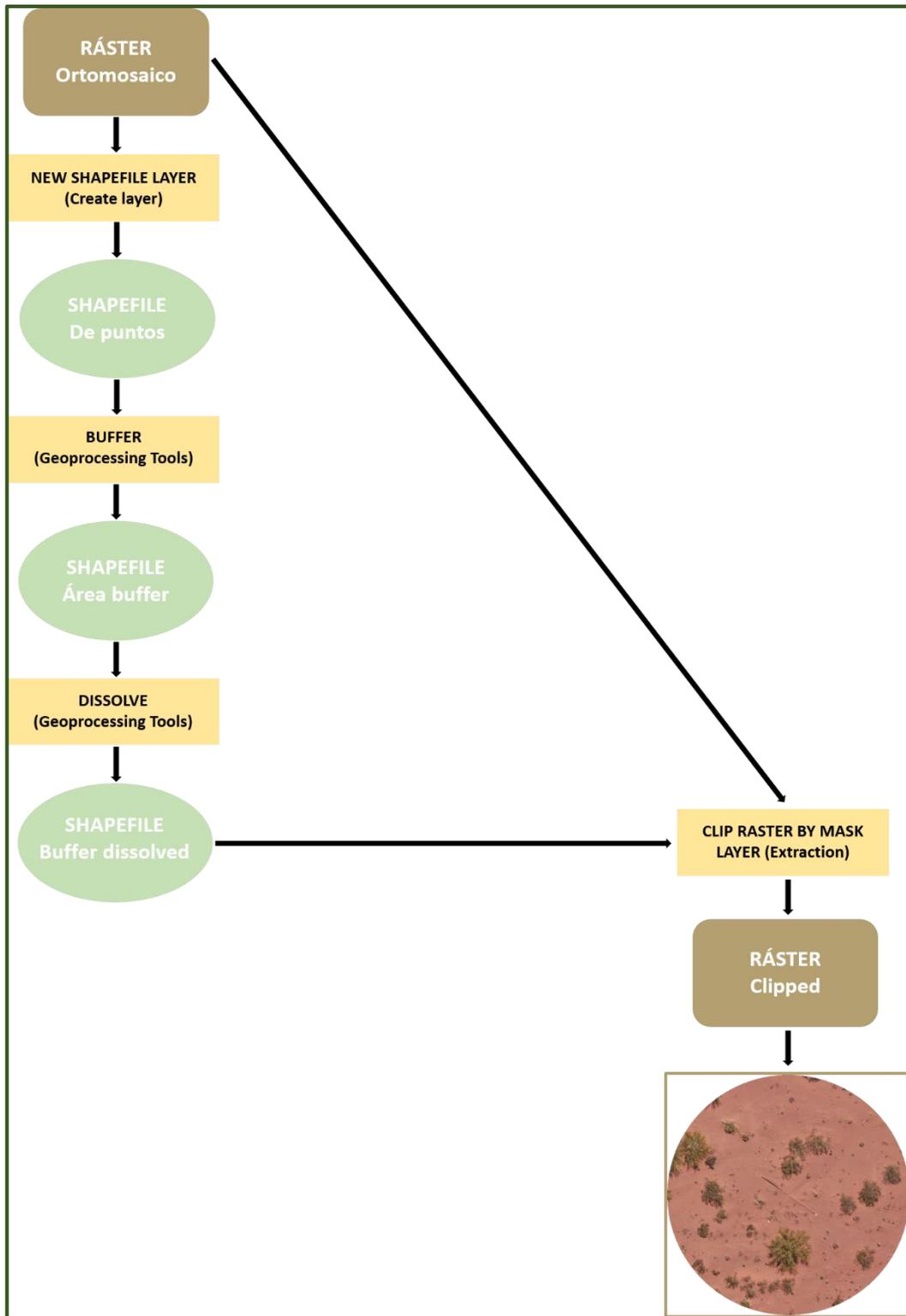


Figura 1.12. Flujo de trabajo para la obtención de las parcelas circulares con la herramienta QGIS.



Figura 1.13. Interfaz del programa Sample Point con la imagen de la trampa 1 del Sitio 2. Las cruces amarillas indican los puntos a clasificar.

☞ Datos de temperatura

Para tomar los datos de temperatura ambiental y edáfica se utilizaron *data loggers I-button Termochrom*. Se colocaron 4 *data loggers* por sitio, dos de cada lado del camino. Uno a 5 cm de la superficie del suelo y el otro mínimamente enterrado. Los mismos se programaron para medir diariamente cada 60 minutos, y los datos fueron descargados en campo mensualmente. Finalmente para nuestro análisis se tomaron los datos de temperatura medios máximos comprendidos entre los tres días que las trampas permanecían abiertas.

☞ Transitabilidad

Se midió una variable denominada transitabilidad, expresada en el número de vehículos que transcurren por los sitios por día. Con la finalidad de evaluar si la carga de vehículos que se

presentaba en cada sitio podía tener alguna influencia sobre los ensambles de lagartijas de los mismos, ya que a priori se podía ver una gran diferencia entre sitios, siendo el Sitio 1 un camino principal, el Sitio 2 uno secundario y el Sitio 3 uno prácticamente abandonado.

☞ Análisis de suelos

En muchos estudios de especies arenícolas se tiene en cuenta la granulometría como una característica importante de las dunas, ya que tiene gran influencia es el desempeño locomotor (Ji *et al.* 2017). Por lo tanto consideramos necesario caracterizar la granulometría de la arena por sitio y de cada lado del camino (dirección sureste-noroeste) de los mismos, ya que a priori se evidenciaba una diferencia en la granulometría de los mismos, presentándose los mayores cúmulos de arena de lado noroeste y norte.

Siguiendo a Ji *et al.* (2017) se calculó el ITGA (Índice de Tamaño de Grano de Arena) para representar la granulometría de los lados de cada sitio de la siguiente manera:

$$\text{ITGA: } 2 \times A\% + 1 \times B\% + 0.5 \times C\% + 0.25 \times D\% + 0.05 \times E\%$$

Donde ITGA es el Índice de Tamaño de Grano de Arena de un lado. Los coeficientes 2, 1, 0.5, 0.25 y 0.05 como ponderación del tamaño de grano de arena en diferentes grupos, son los diámetros de los poros del tamiz de diferentes grupos, y A%, B%, C%, D%, E% son proporciones en peso de arena de cada grupo y en cada lado.

A su vez, también se consideró para los análisis el % de arena fina por lado (de 0.25 – 0.05 mm).

☞ Análisis de datos

Se tomaron todas las variables ambientales y el número de individuos registrados y se realizaron regresiones lineales múltiples con el programa R Studio. Las mismas se realizaron a partir de las funciones *lm* y *step* de paquete *stats*. A partir de la función *lm* se generaron los diferentes modelos de regresión lineal múltiple, y con la función *step* se empleó un método paso a paso donde se seleccionó el mejor modelo automáticamente. Esta función emplea criterios matemáticos para decidir qué predictores contribuyen significativamente al modelo y en qué orden se introducen. En este caso, el método paso a paso utiliza el método Akaike (AIC) para determinar si el modelo mejora o empeora con cada incorporación o extracción. El AIC tiende a ser el más restrictivo e introduce menos predictores que otros criterios.

Una vez seleccionado el modelo se testeó la distribución normal de los residuos con el test de Shapiro-Wilk (Shapiro y Wilk 1965), la homocedasticidad de los residuos con el test de Breusch-Pagan (Breusch y Pagan 1979), y se comprobó que no haya multicolinealidad entre los predictores seleccionados.

RESULTADOS

Composición taxonómica del ensamble de lagartijas del Bajo de Añelo

La composición taxonómica del ensamble de lagartijas está integrada por 12 especies de las familias Liolaemidae (7), Leiosauridae (2), Teiidae (1) y Phyllodactylidae (2), que junto a especies de amphisbenidos y serpientes forman una de las comunidades de reptiles más ricas del Monte de Neuquén. Las características generales de las mismas se describen a continuación:

☞ *Liolaemus cuyumhue* Avila, Morando, Pérez y Sites 2009

Es una especie pequeña, con algunas características morfológicas que demuestran su especialización en la utilización del ambiente donde se las encuentra, las dunas vivas de origen eólico. Tiene un largo hocico-cloaca (la medida estándar de tamaño en lagartijas) de hasta 70 mm y su cuerpo es aplanado dorsoventralmente, con la cabeza en forma de pala, hocico truncado y narinas dorsales, adaptaciones que le permiten desplazarse por debajo de la arena (Figura 1.14). Diurnas, terrestres (exclusivamente arenícolas), ovíparas e insectívoras, no poseen como otras lagartijas simpátricas una marcada diferenciación sexual ni en tamaño ni coloración, la cual se confunde fácilmente con el substrato (Avila *et al.* 2009). Su coloración dorsal en cabeza, tronco, cola y extremidades presenta manchas marrones redondeadas y motas de color crema, gris, tostado y marrón rojizo sobre un fondo rojizo. La coloración del fondo varía según la luz ambiental entre una tonalidad amarillo-crema (pleno sol) a una tonalidad rojo-ladrillo (a la sombra). Esta especie es un microendemismo del sistema de dunas mediterráneas de origen eólico en la cuenca del Bajo de Añelo, en la provincia de Neuquén y forma parte de un grupo de lagartijas monofilético de amplia distribución geográfica, el grupo *Liolaemus wiegmanni*, que se encuentra desde las dunas costeras de Rio de Janeiro y Puerto Alegre en Brasil a ambientes similares en Uruguay y Argentina, hasta dunas mediterráneas de Paraguay y Argentina; incluyendo varias especies que pueden ser calificadas de microendemismos y en situación muy vulnerable desde el punto de vista de su conservación (Etheridge 2000; Villamil *et al.* 2019) Es una de las pocas especies de lagartijas de Argentina calificadas como en peligro crítico por las evaluaciones sobre el estatus de conservación realizadas hasta ahora (AHA y UICN).



Figura 1.14. Fotografía de un macho adulto de *Liolaemus cuyumhue*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Liolaemus grosseorum* Etheridge 2001

Es una especie pequeña, con hasta 55 mm de longitud hocico-cloaca; diurna, terrestre, ovípara e insectívora, forma parte de un grupo de lagartijas que se encuentran predominantemente distribuidas latitudinalmente a lo largo del Monte, aunque algunas especies del grupo *Liolaemus darwinii* se encuentran en ecotonos y ambientes de Puna. La característica más distintiva de su coloración es la mancha antehumeral negra, presente solo en machos, que se extiende desde la escápula al pecho y que permite diferenciarla de otras especies similares. Color dorsal de fondo gris claro uniformemente jaspeado de marrón, con rayas longitudinales paravertebrales más claras; entre ellas, hileras de manchas marrón oscuro y motas blancas; en machos grupos dispersos de escamas azules iridiscentes, más notables en flancos y cola (Figura 1.15). Es una especie con un marcado dicromatismo sexual, las hembras son más uniformes y a la vez, muy difíciles de diferenciar de las hembras de *L. darwinii*, especie con la cual *L. grosseorum* es sintópica. Habita en biotopos de médanos, suelos arenosos desnudos y vegetación xerófila achaparrada, siendo mucho más dependiente de la existencia de suelos sueltos que *L. darwinii* (Etheridge 2001).



Figura 1.15. Fotografía de un macho adulto (izquierda) y hembra adulta (derecha) de *Liolaemus grosseorum*. Tomadas por L.J. Avila.

☞ *Liolaemus goetschi* Muller y Hellmich 1938

Es una especie de aspecto robusto, de tamaño mediano y una de las más grandes que se encuentran en la zona de estudio, alcanzando hasta unos 80 mm de largo hocico-cloaca (Figura 1.16). La correcta identificación taxonómica de esta especie es provisoria ya que el grupo al cual pertenece, *Liolaemus melanops*, posee límites de especies poco definidos en la región noroeste de la Patagonia. Las poblaciones del Bajo de Añelo son especies diurnas, terrícolas, insectívoras y presumiblemente ovíparas que tienen una distribución en parches, sin una aparente diferenciación en cuanto a ambiente ocupado. A diferencia de otros liolaémidos del grupo *fitzingerii* que se encuentran en la zona, machos y hembras no tienen un dicromatismo sexual bien marcado y resultan fácilmente confundibles con *L. cuyanus*. Se ha observado una gran variación intra e interpoblacional de los individuos y si bien parece que esta especie podría ser *L. mapuche* (y ha sido citada así por algunos autores), exhibe muchas diferencias con respecto a esta especie que se encuentra al sur del río Neuquén, mientras que esta sólo se encuentra al norte del mismo. Cabeza ancha, lados del cuello con pliegues de escamas granulares. Su coloración es de fondo pardo-oliváceo y patrón de manchas transversas oscuras de borde posterior blanco - amarillento, reflejos celestes, que pueden unirse sobre el dorso en bandas. Manchas oscuras notables delante y atrás del hombro. Flancos y cola con escamas celestes dispersas. Hembra similar patrón atenuado y más pardo; manchas laterales más chicas o no evidentes. Ventralmente presentan manchas melánicas gulares de extensión y forma variables (Cei, 1986).



Figura 1.16. Fotografía de un macho adulto de *Liolaemus goetschi*. Tomada por L.J. Avila.

☞ *Liolaemus darwinii* (Bell 1843)

Es una lagartija pequeña, con tamaños de hasta unos 65 mm de largo hocico-cloaca (Figura 1.17). Junto a *Liolaemus grosseorum*, son los dos representantes del grupo de lagartijas liolaémidas que lleva su nombre en la región. Diurna, terrestre, ovípara e insectívora, machos y hembras tienen una gran diferencia en coloración, particularmente en la temporada reproductiva. La cola y las extremidades son largas. Tienen manchas oscuras con forma de medias lunas sobre las líneas laterales. Se caracterizan por poseer una notable diferencia entre machos y hembras. Los machos son más coloridos, principalmente en primavera como casi todas las especies de la región, con tonalidades rojizas y amarillentas en el dorso y a veces negro en el vientre. También poseen escamas en los costados del cuerpo con tonalidades celestes o azules brillantes. Las hembras tienen coloración más tenue y amarronada.



Figura 1.17. Fotografía de un macho adulto (izquierda) y de una hembra adulta (derecha) de *Liolaemus darwinii*. Tomadas por L.J. Avila.

☞ *Liolaemus gracilis* (Bell 1843)

Lagartija esbelta y pequeña, hasta 55 mm entre hocico-cloaca, con cabeza más más ahusada que otras especies de *Liolaemus* de la región y cola casi del mismo diámetro del cuerpo y muy larga (Figura 1.18). Coloración dorsal variables, generalmente predomina una banda pardusca dorsal con una línea vertebral negra, extendida hasta la cola; a los costados la bordea una estría negra seguida por una banda blanca. Es terrestre, pero con mucha más actividad sobre arbustos que otras especies simpátricas, diurna, ovípara e insectívora, forma parte de un grupo que se encuentra en todo el Monte y en el ecotono Monte-Patagónico, desde los límites de La Rioja-Catamarca hasta el río Chubut. En estos ambientes es el único representante de un grupo grande de lagartijas lioláemidas de amplia distribución geográfica pero relativamente poca variación morfológica, el grupo *Liolaemus alticolor-bibroni*.



Figura 1.18. Fotografía de un macho adulto de *Liolaemus gracilis*. Tomada por L.J. Avila.

☞ *Liolaemus cuyanus* Cei y Scolaro 1980

Es una lagartija robusta y grande, mucho más grande que *Liolaemus goetschi*, con el que es simpátrico y eventualmente confundible a simple vista. Su tamaño alcanza hasta los 90 mm de largo hocico-cloaca y también es encontrado en ambientes con suelos sueltos y arenosos. Al igual que todas las especies mencionadas anteriormente es diurno, terrestre, ovíparo e insectívoro. Con escamas dorso-ventrales más grandes que en otras especies del grupo, posee un patron dorsal muy similar en machos y hembras, que en la región es de fondo rojizo, con un collar humeral negro muy evidente y ausencia de melanismo ventral (Figura 1.19). Las poblaciones de esta especie se distribuyen en forma de "islas" determinadas por los diferentes sistemas de dunas mediterráneas

que se encuentran desde el sur de Catamarca hasta el norte de Neuquén, donde se encuentra su distribución más austral.



Figura 1.19. Fotografía de un macho adulto de *Liolaemus cuyanus*. Tomada por L.J. Avila.

☞ *Liolaemus quinterosi* Ruiz, Quipildor, Bulacios Arroyo, Chafrat y Abdala 2019

Lagarto grande con un largo hocico-cloaca de hasta 89 mm. Cabeza marrón con manchas oscuras irregulares en el dorso y lateral. Coloración de fondo dorsal marrón, con manchas oscuras en la región vertebral (Figura 1.20). Es una especie endémica del Bajo de Añelo, que se observa en afloramientos rocosos de la formación Huincul con predominancia de suelo desnudo (Brizio, observación personal). Especie diurna, vivípara e insectívora, casi siempre observada en ambientes de rocas sedimentarias. La especie era antes considerada como una población austral de *Liolaemus austromendocinus*, pero estudios posteriores demostraron que podría ser una nueva especie (Feltrin, tesis no publicada; Ruiz *et al.* 2019).



Figura 1.20. Fotografía de un macho adulto de *L. quinterosi*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Aurivela longicauda* (Bell 1843)

Lagartija esbelta y muy conspicua por su llamativa coloración, de hasta 70 mm de hocico-cloaca y hasta 150 mm de largo total (Figura 1.21). Tiene coloración dorsal rojiza con líneas longitudinales de color blanquecino o rojizo pálido. La cola es totalmente rojiza. Es una especie típicamente diurna, terrestre, ovípara y a diferencia de todas las otras especies con una estrategia de búsqueda activa de sus presas, que son predominantemente artrópodos, primordialmente insectos. Prefiere ambientes de suelos sueltos, arenosos y abiertos. Su temperatura corporal óptima para esta activos es de alrededor de 39 °C por eso se desplazan en las horas mas cálidas del día, cuando muchas otras especies se encuentran a la sombra para evitar sobrecalentamiento.



Figura 1.21. Fotografía de un adulto de *Aurivela longicauda*. Tomada por L.J. Avila.

☞ *Homonota underwoodi* Kluge 1964

Especie de filodactílido pequeña, la más psamófila del genero, con hasta 50 mm de largo entre hocico-cloaca, quizá con las características morfológicas más diferenciables de otras lagartijas simpátricas (Figura 1.22). Es una especie estrictamente endémica de Argentina, de distribución en parches a lo largo de las áreas más dunícolas del Monte. Especie insectívora y ovípara, su actividad es crepuscular o nocturna y generalmente es mucho más terrestre que otros *Homonota* similares, ocupando refugios bajo piedras, en los aparatos radiculares de ciertos arbustos o cuevas en terrenos arenosos (Ceï, 1986).



Figura 1.22. Fotografía de un adulto de *H. underwoodi*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Homonota horrida* (Burmeister 1861)

Especie con cuerpo mucho más robusto que la especie anterior y más grande, con hasta 60 mm de largo hocico-cloaca (Figura 1.23). Posee una llamativa escamación externa que la hacen difícilmente confundible con otras especies del género, con escamas dorsales piramidales grandes y bien separadas entre ellas. Los últimos estudios sistemáticos del grupo hacen que esta especie sea endémica de Argentina ya que las especies de Bolivia y Paraguay fueron descritas como especies diferentes. En general es encontrada en ambientes de Monte y Chaco, aunque puede encontrarse en forma relictual en ecotonos con otras formaciones biogeográficas. Quizá es la más ubicua de todas las especies de *Homonota*, ocupando diferentes ambientes siendo terrestre en algunos ambientes, arborícola en otros o bien saxícola en ambientes con afloramientos rocosos; es ovípara, insectívora, crepuscular, y nocturna.



Figura 1.23. Fotografía de un adulto de *Homonota horrida*. Tomada por L.J. Avila.

☞ *Leiosaurus bellii* Duméril y Bibron 1837

Estas lagartijas son sin duda una de las más crípticas pero al mismo tiempo más llamativas morfológicamente del ensamble encontrado en la zona de estudio, robustos, de cabeza prominente y bien marcada, cuerpo corto y robusto, extremidades cortas pero delgadas, alcanzan gran tamaño, con ejemplares de hasta 120mm de longitud hocico-cloaca (Figura 1.24). Su escamación y coloración, críptica, son muy particulares y las hace inconfundible con otras especies. Su comportamiento defensivo es muy activo por la cual son consideradas como agresivas, y suelen emitir un bufido de advertencia y morder. Se alimentan de pequeños invertebrados y quizá hasta de otras lagartijas más pequeños, pero en general el grupo parece contar con alguna especialización en alimentarse de coleópteros terrestres. Diurnos, ovíparos y terrestres son poco conocidos y muy difícilmente observados. Una de las dos especies de leiosauridos encontrados en la región junto a *Pristidactylus fasciatus* y al igual que esta estrictamente endémica de ambientes de Monte, raramente encontrada en zonas de ecotonos con otras zonas circundantes.



Figura 1.24. Fotografía de un adulto de *Leiosaurus bellii*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Pristidactylus fasciatus* (D'Orbigny y Bibron 1837)

Lagartija grande, con coloración muy llamativa con hasta 100 mm de largo hocico-cloaca. Especie robusta de cabeza grande, con una notoria mancha antehumeral negra (Figura 1.25). Tienen un marcado dicromatismo sexual con machos de llamativa coloración general del cuerpo verde, que en individuos asoleándose puede llegar a observarse de un brillante amarillo-verdoso mientras que las hembras son menos conspicuas. Diurnas, ovíparas e insectívoras, son generalmente terrestres, pero son observados algunas veces alimentándose o tomando sol sobre arbustos. En general se refugian bajo rocas o cuevas abandonadas de roedores en la base de arbustos, donde pasan gran parte de su tiempo de actividad. (Ceï, 1986).



Figura 1.25. Fotografía de un adulto de *Pristidactylus fasciatus*. Tomada por M.V. Brizio.

Otras especies de lagartijas fueron observadas en ambientes circundantes a la zona de estudio o fueron citadas para la región, una de ellas, *Liolaemus calliston*, una especie recientemente descrita, poco conocida y difícilmente encontrada es otro de los endemismos regionales que se encuentra probablemente en situación de conservación similar a *Liolaemus cuyumhue*. En ambientes cercanos también fueron observados ejemplares de *Salvator rufescens* pero la especie, ni sus llamativos rastros, nunca fueron observados en la zona de trabajo. Un anfisbénido, *Amphisbaena plúmbea*, ha sido citado regionalmente, pero es de difícil hallazgo dada su biología subterránea y quizá con poblaciones casi relictuales dado que se encuentra en los límites suroccidentales de su distribución. La otra Herpetofauna encontrada en el Bajo de Añelo está integrada por una tortuga y una relativamente amplia diversidad de serpientes entre las cuales se hallaron en la zona de estudio las siguientes especies:

☞ *Erythrolamprus sagittifer* (Jan 1863)

Es una serpiente típica del Monte reconocible por su coloración amarillenta clara con manchas subcirculares negras irregularmente dispuestas en el dorso (Figura 1.26). Se alimenta de ranas y lagartijas y tanto la asignación genérica como el estatus específico o subespecífico están en este momento en discusión (Scrocchi 2020).



Figura 1.26. Fotografía de un juvenil de *Erythrolamprus sagittifer*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Philodryas trilineata* (Burmeister 1861)

Ofidio grande y robusto, de más de 1600 mm de longitud hocico cloaca y hasta 1800 mm de longitud total. Cabeza prolongada, distinta del cuello, angostándose hacia el hocico, en cuya punta se destaca una rostral tan alta como ancha, y bien visible desde arriba, convexa y algo sobresaliente en un plano horizontal cefálico (Figura 1.27). Presenta fuertes cambios en su coloración, en los juveniles estrías longitudinales oscuras dorsales, tres como indica el nombre, ocupando cada una tres escamas, parduscas, ocre o marrón, alternadas con bandas claras a veces blanquecinas, de dos escamas; ventralmente de color pardusco pálido o crema, inmaculado o manchado, no muy distinto del de los adultos. La forma adulta lleva a un gran polimorfismo cromático de las escamas, haciéndose la coloración confusa en muchos casos y el patrón dorsal variado. Presentes en habitats xéricos, pero capaces de invadir los más diversos biotopos. Carnívoros voraces comen frecuentemente aves y roedores, además de saurios u otros ofidios. De carácter arisco e irascible, pueden resultar agresivos. Ovíparas. Uno de las pocas especies de dipsáridos de Argentina, es encontrada generalmente sólo en los ambientes semiáridos del Monte, aunque puede encontrarse en ambientes ecotonaes de Chaco Arido. Puede encontrarse hasta casi los 3000 m en la zona preandina (Cei, 1993).



Figura 1.27. Fotografía de un adulto de *Philodryas trilineata*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Pseudotomodon trigonatus* (Leybold 1873)

Ofidio de modesto tamaño, longitud máxima de 450 mm. Cabeza elíptica, chata con cuellos angosto y hocico redondeado (Figura 1.28). Coloración dorsal de fondo parduzco grasáceo, con cabeza algo más oscura en la cual se destaca una banda clara en V postparietal y dos bandas claras oblicuas. En cuerpo y a veces cola, manchas semicirculares oscuras alternadas paravertebrales, unidas en una banda marrón oscuro, ondulata y regular, ribeteada de claro, en los intervalos de la sinusoides hay manchas castaño oscuro más borrosas. Se encuentra en ambientes de Monte, con preferencias por ambientes xéricos. Presenta rasgos de agresividad y muerde con facilidad. Se alimenta de pequeñas lagartijas.



Figura 1.28. Fotografía de un adulto de *Pseudotomodon trigonatus*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Micrurus pyrrhocryptus* (Cope 1862)

Elápidio de tamaño moderado, excepcionalmente 1300 m de longitud total. Inconfundible por su bajo número de tríadas y la composición de las mismas, cuyos anillos negros externos son aproximadamente la mitad del anillo central, y cuyas intertríadas rojas pueden casi alcanzar la longitud de las tríadas (Figura 1.29). En la faz ventral el dibujo puede atenuarse y puede haber manchas negras en las intertríadas. De hábitos subterráneos, se halla más fácilmente desde Marzo a Mayo. No es agresivo y procura huir rápido si es molestado. Su canibalismo se ha comprobado, así como su comportamiento aposemático de defensa bastante raro, enrollándose y escondiendo la cabeza, al tiempo que levanta el extremo de la cola simulando ataques con aquella, que tendría el papel de una falsa cabeza. Es una especie relativamente común en ambientes del centro y norte de Argentina, con su límite de distribución austral en nuestra zona.



Figura 1.29. Fotografía de un adulto de *Micrurus pyrrhocryptus*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Bothrops ammodytoides* Leybold 1873

Es la serpiente más austral del mundo y el único endemismo de serpiente vipérida de Argentina, con su distribución en ambientes principalmente de Monte (Figura 1.30). De tamaño relativamente pequeño para el género, alcanza hasta unos 570 mm de longitud total. Cuerpo grueso, deprimido, con cuello marcado y cabeza subtriangular ancha con fuertes maseteros, ojos de pupila vertical y aspecto hocicudo por la protuberancia rostral, esta última característica le da su nombre común y la distingue de otras *Bothrops* de Argentina. Vulgarmente bien conocida como “yarárá ñata” (Cei, 1993).



Figura 1.30. Fotografía de un adulto de *Bothrops ammodytoides*. Tomada por M.V. Brizio.

☞ *Bothrops diporus* Cope 1862

Serpiente de tamaño mediano, a pesar de su nombre común alcanza los 700 mm de longitud, es decir mucho más grande que la especie anterior (Figura 1.31). Muy agresiva, es la especie que provoca la mayoría de los accidentes ofídicos de Argentina. Presenta una distribución muy amplia en Argentina, ocupando una variedad de ambientes biogeográficos del centro norte de nuestro país. Sin embargo, su hallazgo al sur del Río Colorado es raro y sólo parece encontrarse en la zonas noroeste de Río Negro y Este de Neuquén. Al igual que *Bothrops ammodytoides*, son vivíparas (de allí su nombre común) y tienen hasta 50 crías por vez según algunos registros; ambas especies se alimentan en general de pequeños vertebrados, incluyendo mamíferos, lagartijas, anfibios y ocasionalmente crías de aves, pero muchos aspectos de su biología son poco conocidos. *B. diporus* posee el extremo de su cola de color blanco en ciertas etapas de su ontogenia, más llamativa en los juveniles, la cual puede ser utilizada como señuelo para sus presas.



Figura 1.31. Fotografía de un adulto de *Bothrops neuwiedi*. Tomada por M.V. Brizio.

Algunas especies de serpientes de la familia Leptotyphlopidae fueron citadas o encontradas en ambientes circundantes de la zona de estudio, tales como *Siagonodon borrichianus* o *Epictia australis* pero nunca fueron encontrados u observados dentro del área. Es probable que sus hábitos semisubterráneos las hagan difíciles de hallar. Sin embargo tampoco cayeron en las trampas de caída. Otras especies características del Monte, también encontradas en los alrededores en alguna oportunidad, nunca fueron encontradas, tales como *Xenodon semicinctus*, *Philodryas psammophidea* o *Phalotris bilineatus*.

☞ *Chelonoidis chilensis* (Gray 1870)

Caparazón largo, hasta 280 mm, con media de unos 200-220 mm. Proporciones de la cabeza moderada, hocico más bien corto, con revestimiento córneo maxilar robusto y ganchudo (Figura 1.32). Extremidades fuertemente cornificadas y rugosas, terminadas por uñas negras puntiagudas. La cola más larga en los machos, acaba con un escudete agrandado. El caparazón de lo machos se distingue por el hundimiento medio posterior del plastrón. El caparazón presenta un fondo no muy uniforme amarillento o con varias tonalidades de gris o amarillento-blancuecino. Cabeza, extremidades y cola amarillento sucio o parduscas. Pone y entierra cuidadosamente de 1 a 6 huevos casi esféricos, de hasta 5 cm de diámetro. La incubación dura desde 125 días a casi un año según las condiciones ambientales. Durante el invierno permanecen semienterradas en sus abrigos habituales, generalmente desde marzo a agosto. La alimentación se compone de hojas de gramíneas, plantas suculentas, cucurbitáceas y cactáceas. Esta especie está en creciente peligro

de extinción y solo recientemente fue confirmada para la zona este de la provincia de Neuquén (Brizio *et al.* 2022). Asociada a distintos ambientes pertenecientes mayormente al Chaco, Distrito Occidental y en gran parte del Monte y ambientes ecotonales con el Espinal. La altimetría parece ser un factor limitante para la especie. Se caracterizan por habitar lugares topográficamente planos o con poca pendiente y que en ningún caso sobrepasa los 1.000 m.s.n.m.



Figura 1.32. Fotografía de un adulto de *C. chilensis*. Tomada por M.V. Brizio.

Clasificación de las especies encontradas en el Bajo de Añelo

En la Tabla 1.1 se detallan todas las especies de reptiles encontradas en el Bajo de Añelo y su categoría de conservación según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2021) y la Asociación Argentina de Herpetología (AHA, 2012).

Tabla 1.1. Lista de reptiles con su respectivo estado de conservación según lista roja de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, 2020): LC (Preocupación menor), ND (Sin datos), DD (Datos insuficientes), VU (Vulnerable), CR (Críticamente amenazada) y AHA (Asociación Herpetológica Argentina, 2012): NA (no amenazado), VU (vulnerable), A (Amenazada), IC (insuficientemente conocido).

Especies	UICN (2021)	AHA (2012)
Orden Squamata		
Suborden Sauria		
Familia Liolaemidae		
<i>Liolaemus cuyumhue</i> Avila, Morando, Pérez & Sites, 2009	CR	VU
<i>Liolaemus grosseorum</i> Etheridge, 2001	LC	NA
<i>Liolaemus goetschi</i> Muller y Hellmich, 1938	LC	NA

Especies	UICN (2021)	AHA (2012)
<i>Liolaemus darwini</i> (Bell, 1843)	LC	NA
<i>Liolaemus gracilis</i> (Bell, 1843)	LC	NA
<i>Liolaemus cuyanus</i> Cei y Scolaro, 1980	LC	NA
<i>Liolaemus quinterosi</i> Ruiz, Quipildor, Bulacios Arroyo, Chafraat & Abdala, 2019	-	-
<i>Pristidactylus fasciatus</i> (D'Orbigny y Bibron, 1837)	DD	IC
Familia Teiidae		
<i>Aurivela longicauda</i> (Bell, 1843)	LC	NA
Familia Phyllodactylidae		
<i>Homonota horrida</i> (Burmeister, 1861)	-	-
<i>Homonota underwoodi</i> Kluge, 1964	-	NA
Familia Leiosauridae		
<i>Leiosaurus bellii</i> Duméril & Bibron, 1837	LC	NA
Suborden Serpentes		
Familia Dipsadidae		
<i>Erythrolamprus sagittifer</i> (Jan, 1863)	LC	NA
<i>Philodryas trilineata</i> (Burmeister, 1861)	LC	NA
<i>Pseudotomodon trigonatus</i> (Leybold, 1873)	LC	IC
Familia Elapidae		
<i>Micrurus pyrrhocryptus</i> (Cope, 1862)	LC	NA
Familia Viperidae		
<i>Bothrops ammodytoides</i> Leybold, 1873	LC	NA
<i>Bothrops diporus</i> Cope, 1862	LC	NA
Orden Testudines		
Suborden Cryptodira		
Familia Testudinidae		
<i>Chelonoidis chilensis</i> (Gray, 1870)	VU	A

Análisis de la estructura del ensamble

☞ Composición, abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad

En el total de los periodos muestreados se registraron 477 individuos marcados en los tres sitios muestreados (Tabla 1.2). Representando 12 especies correspondientes a las siguientes familias: Leiosauridae (2 especies), Liolaemidae (7 especies), Teiidae (1 especie) y Phyllodactylidae (2 especies). Las abundancias relativas de especies por trampa no presentaron diferencias significativas, salvo por los valores de abundancia de *L. goetschi*, la cual presentó diferencias significativas entre los sitios 2 y 3 ($Z = -3.528$, $P < 0.001$).

Tabla 1.2. Tabla con el número de individuos total encontrados por especie por sitio.

Especie	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
<i>Aurivela longicauda</i>	10	4	12
<i>Homonota underwoodi</i>	37	18	24
<i>Liolaemus cuyanus</i>	1	0	4
<i>Liolaemus cuyumhue</i>	36	47	56
<i>Liolaemus darwini</i>	7	2	10
<i>Liolaemus goetschi</i>	18	5	45
<i>Liolaemus gracilis</i>	4	4	11
<i>Liolaemus grosseorum</i>	45	26	38
<i>Homota horrida</i>	0	2	1
<i>Leiosaurus bellii</i>	0	1	6
<i>Liolaemus quinterosi</i>	0	1	0
<i>Pristidactylus fasciatus</i>	0	0	2

En la Figura 1.33 podemos observar que sólo la curva de acumulación de especies del Sitio 1, presenta una tendencia a estabilizarse y alcanzar la asíntota, lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo fue satisfactorio en este sitio. Para los sitios 2 y 3, las curvas no llegan a estabilizarse, sugiriendo que nuevas especies pueden ser registradas aumentando el esfuerzo de muestreo. De acuerdo a nuestros resultados, para el Sitio 1 se registró el 100% de las especies presentes ($se= 8 \pm 0.500$), para el Sitio 2 el 91% ($se= 10.991 \pm 1.856$) y para el Sitio 3 el 96% ($se= 11.498 \pm 1.317$). En la Figura 1.34 se observa que tanto el Sitio 1 como el 3 alcanzan una asíntota con respecto al número total de individuos.

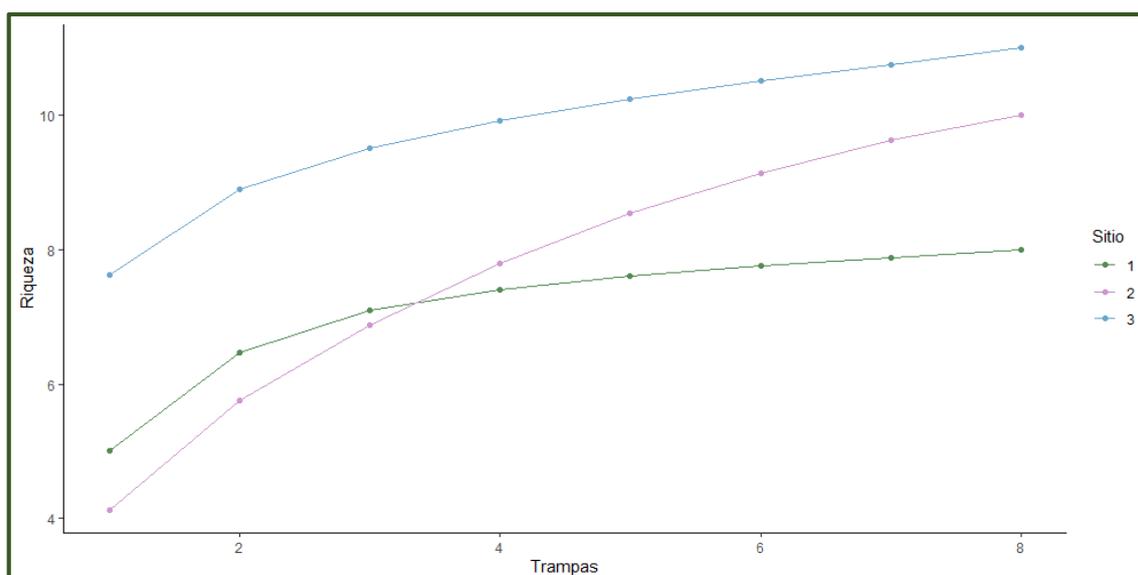


Figura 1.33. Curvas de acumulación de especies basadas en muestras (trampas), para cada uno de los sitios. Se puede observar que sólo el Sitio 1 alcanza una asíntota con respecto al número de especies encontradas.

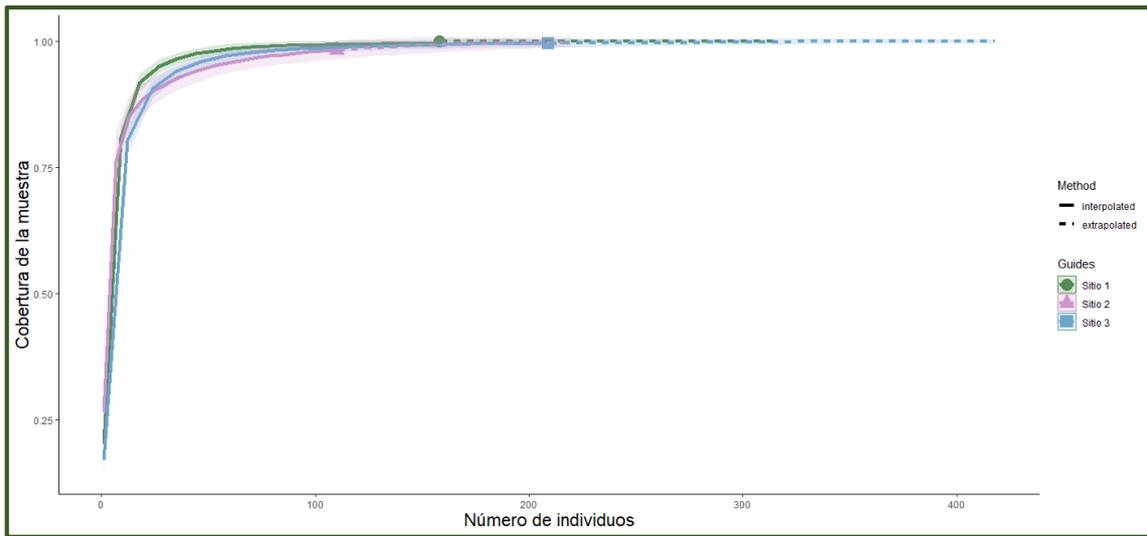


Figura 1.34. Curvas de completitud de la muestra que indica que tanto el Sitio 1 como el 3 alcanzan una asíntota con respecto al número de individuos total.

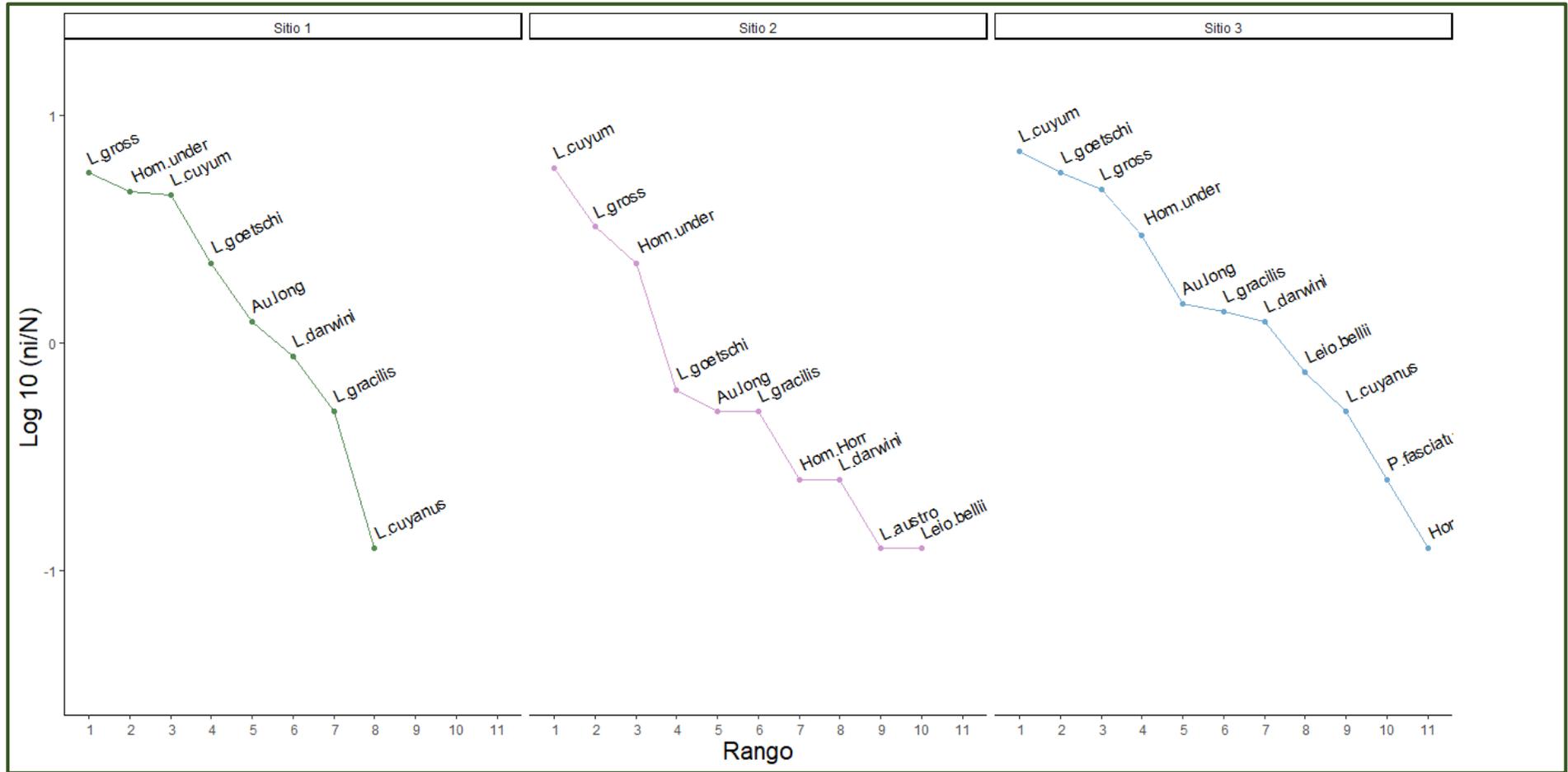


Figura 1.35. Curvas de rango-abundancia de ensambles de los tres sitios. Se graficó para cada sitio la abundancia relativa de cada especie en escala logarítmica en función del rango de especies ordenadas de mayor a menor abundancia.

La distribución de abundancias de la estructura del ensamble se ajustó mejor al modelo de la serie geométrica en los sitios 2 y 3 (Tabla 1.3), con un pequeño número de especies dominantes. En cambio, en el sitio 1, el ensamble se ajustó más al modelo de vara quebrada (Figura 1.35). Además, en los sitios 1 y 2 las especies dominantes fueron las mismas tres especies en diferentes proporciones, *L. cuyumhue*, *L. grosseorum* y *H. underwoodi*; en el sitio 3 *L. goetschi* reemplazó a *H. underwoodi*.

Tabla 1.3. Ajuste de los modelos de distribución de abundancia de especies para cada sitio. Los valores en negrita indican el modelo seleccionado.

	SITIO 1		SITIO 2		SITIO 3	
	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
Vara quebrada	43.7431	43.7431	57.3617	57.3617	55.4453	55.4453
Log normal	53.2156	53.3745	44.4330	45.0382	63.5212	64.3170
Serie logarítmica	49.6639	49.9022	44.0319	44.9396	56.8303	58.0240
Serie geométrica	45.9368	46.0162	41.4891	41.7917	52.9438	53.3417

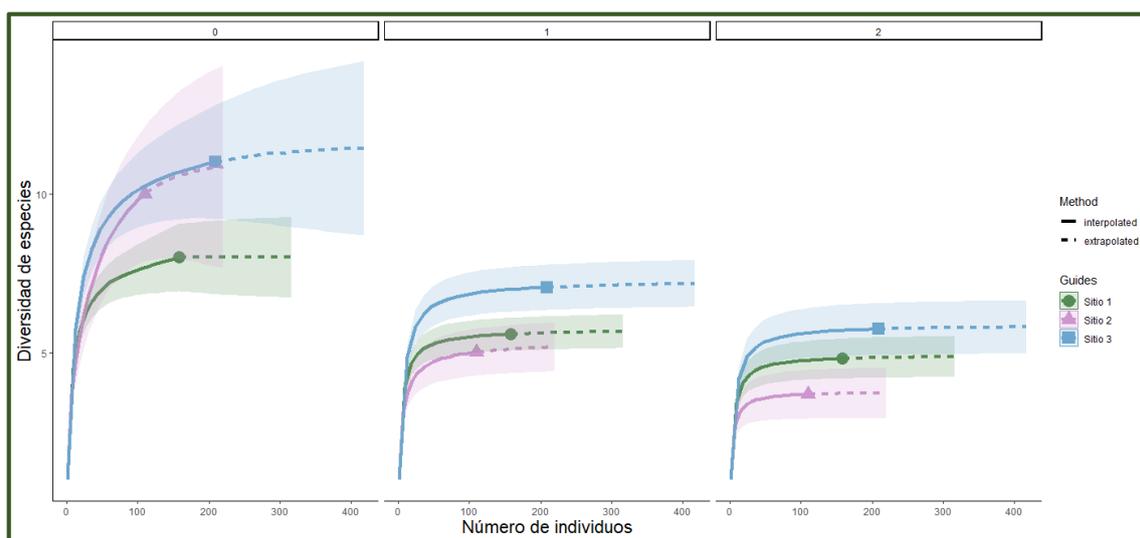


Figura 1.36. Curvas de rarefacción basada en individuos para cada orden de los números de Hill: $q=0$ riqueza, $q=1$ índice de Shannon, $q=2$ índice de Simpson; para cada sitio de muestreo.

El Sitio 3 fue el que presentó mayor abundancia relativa, riqueza y diversidad de especies respecto a los otros sitios (Tabla 1.4; Figura 1.36). A su vez, junto con el Sitio 1 fueron los más equitativos en cuanto a la abundancia relativa de lagartijas por trampa. De acuerdo con el LMM ($F = 1.21$; $P < 0.005$) se encontraron diferencias significativas entre el número total de lagartijas encontrados en el Sitio 2 con el Sitio 3 (Tuckey Test; $P < 0.005$).

Tabla 1.4. Resultados por sitio de abundancia relativa (individuos/trampa), índice de Shannon, índice de Simpson, índice de Pielou y Números de Hill. La P indica el valor de probabilidad para prueba estadística.

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	P
Trampas	N=8	N=8	N=8	
Abundancia relativa	18.436 ± 2.782	11.718 ± 2.418	25.265 ± 2.517	
Diversidad (Shannon)	1.72	1.613	1.954	
Diversidad (Simpson)	0.792	0.729	0.826	
Equitatividad (Pielou)	0.827	0.7	0.815	
N₀	8 ^A	10 ^A	11 ^B	< 0.05
N₁	5.585 ^A	5.019 ^A	7.058 ^B	< 0.05
N₂	4.819 ^A	3.694 ^A	5.745 ^B	< 0.05

De las 12 especies registradas, sólo 7 fueron comunes en todos los sitios, presentando diferencias significativas en su abundancia (Tabla 1.5). La única especie que tuvo diferencias significativas en su abundancia entre sitios fue *L. goetschi*, entre los sitios 2 y 3. Por otro lado, *L. cuyanus* sólo se encontró en los sitios 1 y 3, *H. horrida* y *L. bellii* en los sitios 2 y 3, *L. quinterosi* en el sitio 2 y *P. fasciatus* en el sitio 3.

Tabla 1.5. Abundancia relativa y comparaciones estadísticas de cada especie por sitio. Los resultados significativos están indicados en negrita. La H indica el valor del estadístico y la P el valor de probabilidad para prueba estadística.

Especie	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	H	P
<i>Aurivela longicauda</i>	0.064 ± 0.040	0.033 ± 0.094	0.062 ± 0.055	6.813	0.092
<i>Homonota underwoodi</i>	0.238 ± 0.154	0.193 ± 0.108	0.118 ± 0.038	5.603	0.061
<i>Liolaemus cuyanus</i>	0.004 ± 0.012	—	0.019 ± 0.022	2.755	0.097
<i>Liolaemus cuyumhue</i>	0.253 ± 0.299	0.398 ± 0.282	0.253 ± 0.121	1.409	0.494
<i>Liolaemus darwini</i>	0.042 ± 0.050	0.015 ± 0.028	0.046 ± 0.029	3.639	0.162
<i>Liolaemus goetschi</i>	0.086 ± 0.125^a	0.038 ± 0.055^{ab}	0.210 ± 0.093^{ac}	10.426	< 0.05
<i>Liolaemus gracilis</i>	0.022 ± 0.37	0.026 ± 0.53	0.063 ± 0.079	3.257	0.196
<i>Liolaemus grosseorum</i>	0.287 ± 0.194	0.260 ± 0.225	0.184 ± 0.066	1.388	0.499
<i>Homota horrida</i>	—	0.011 ± 0.022	0.004 ± 0.012	37	0.487
<i>Leiosaurus bellii</i>	—	0.015 ± 0.015	0.027 ± 0.014	25.5	0.487
<i>Liolaemus quinterosi</i>	—	0.008 ± 0.023	—	—	—
<i>Pristidactylus fasciatus</i>	—	—	0.011 ± 0.032	—	—

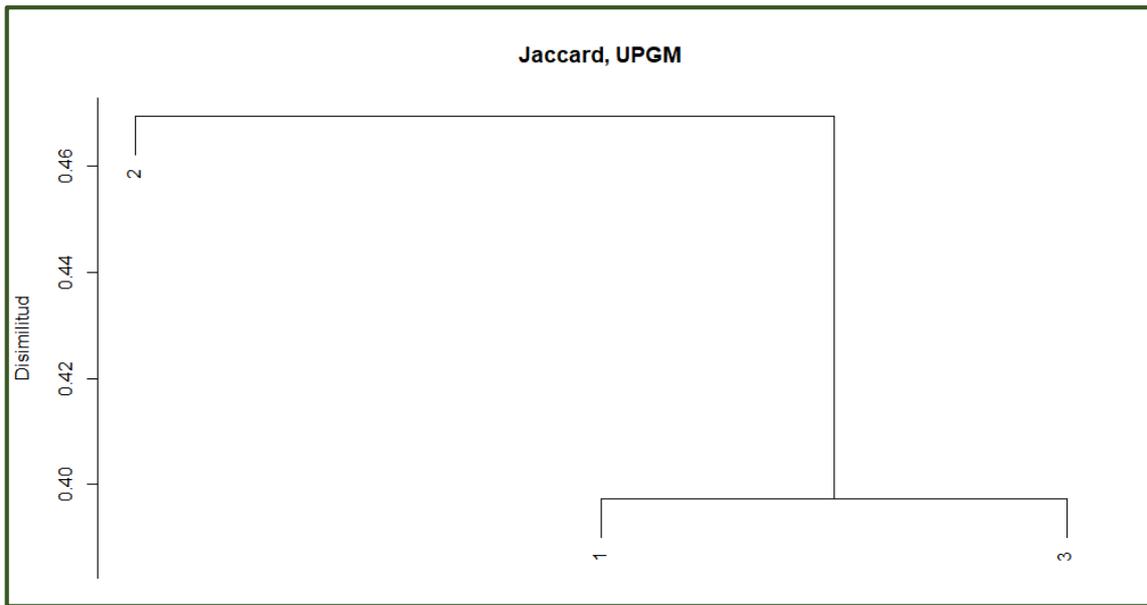


Figura 1.37. Dendrograma resultante del índice de similitud de Jaccard para los tres sitios relevados.

De acuerdo con el índice de similitud de Jaccard, los sitios 1 y 3 fueron los que presentaron menor porcentaje de disimilitud ($\beta_{jacc} = 0.39$, Figura 1.37). En la Tabla 1.6 se muestran los porcentajes de disimilitud.

Tabla 1.6. Disimilitud entre ensamblajes de cada sitio. Por debajo de la diagonal se informa el porcentaje de disimilitud entre sitios y significancia estadística (ANOSIM); por encima de la diagonal se informa qué especies son responsables de la disimilitud y el porcentaje acumulado que contribuye a la diferencia.

Sitios	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
Sitio 1	-	<i>L. cuyumhue</i> <i>L. grosseorum</i> <i>H. underwoodii</i> 70.63%	<i>L. cuyumhue</i> <i>L. goetschi</i> <i>L. grosseorum</i> <i>H. underwoodii</i> 75.86%
Sitio 2	57.24% R= 0.087 p= 0.16	-	<i>L. cuyumhue</i> <i>L. goetschi</i> <i>L. grosseorum</i> <i>A. longicauda</i> 71.58%
Sitio 3	46.67% R= 0.15 P< 0.05	55% R= 0.33 P< 0.001	-

☞ Patrones de actividad del ensamble

En los tres sitios de muestreo la actividad de lagartijas presentó variaciones mensuales significativas (K- W: Sitio 1 = 27.04, gl = 6; Sitio 2 = 24.71, gl = 6; Sitio 3 = 33.63, gl = 6, Figura 1.38). La abundancia obtenida en diciembre y febrero varió significativamente entre sitios. En diciembre las capturas fueron significativamente mayores en el Sitio 3, con respecto al Sitio 1 y 2. En cambio en febrero las mismas fueron significativamente mayores en el Sitio 1 y 3 con respecto al Sitio 2 (Tabla 1.7, Figura 1.38). En cuanto al resto de los meses de muestreo no se encontraron diferencias significativas.

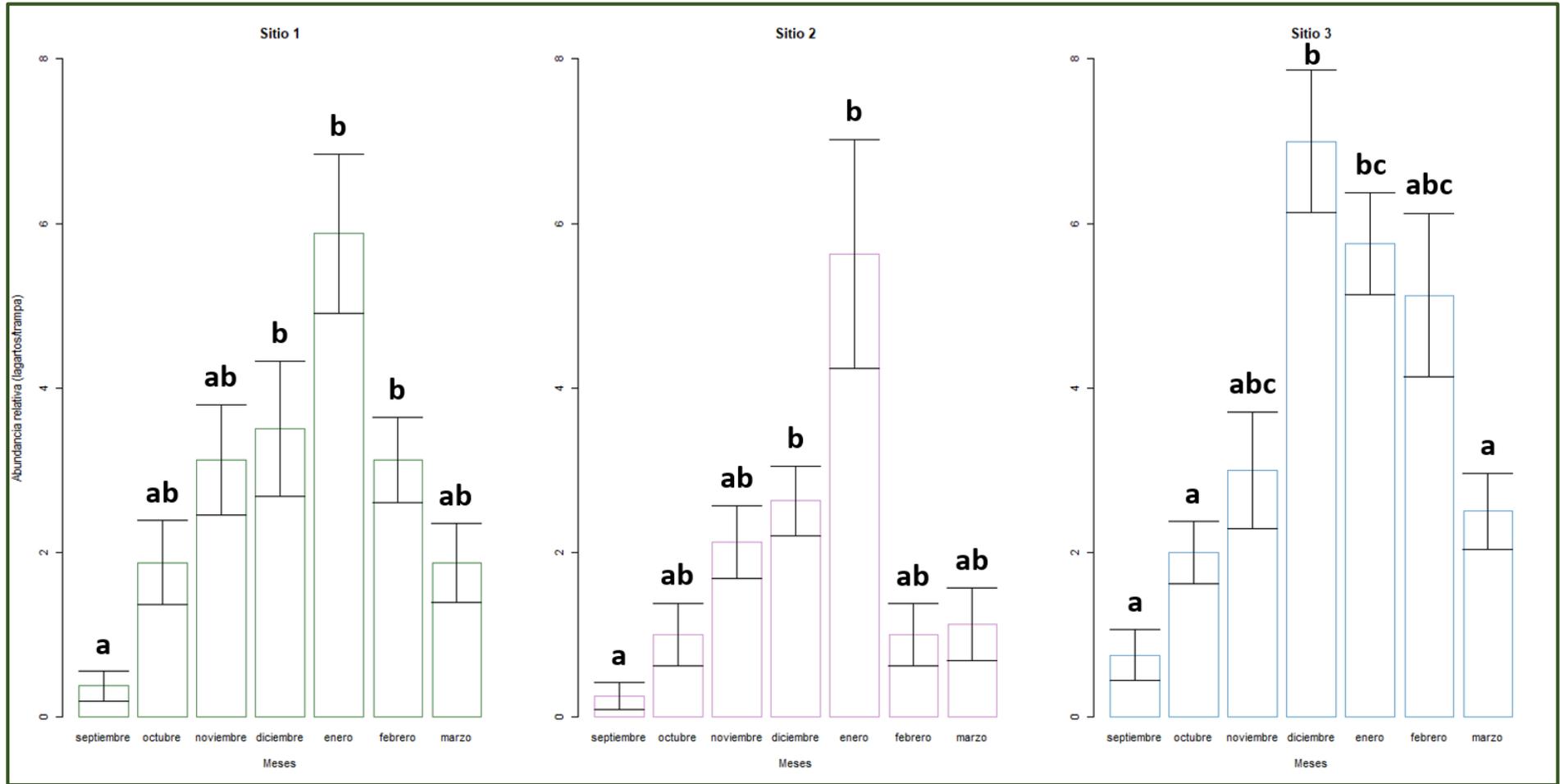


Figura 1.38. Variaciones mensuales de la abundancia (lagartijas/trampa) en los tres sitios de muestreo. Letras diferentes indican diferencias significativas (Kruskal Wallis, *pos-hoc* Holm, $P < 0.05$).

Tabla 1.7. Abundancias relativas de cada especie para cada mes entre sitios y en general sin distinguir entre especies. Se presentan valores promedios \pm error estándar, estadístico de prueba y significancia (Kruskal Wallis y Wilcoxon; *post-hoc* Holm, $P < 0.05$). Los meses en los que los datos fueron insuficientes para realizar una comparación estadística están indicados con un asterisco (*). La H indica el valor del estadístico y la P el valor de probabilidad para prueba estadística.

Especies	Abundancias (lagartijas/trampa)			H	P
	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3		
<i>Homonota underwoodi</i>					
septiembre	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	0	1
octubre	0.250 \pm 0.164	0.125 \pm 0.125	0.250 \pm 1.634	0.484	0.785
noviembre	0.625 \pm 0.375	0.250 \pm 0.164	0.625 \pm 0.263	1.174	0.555
diciembre	0.75 \pm 0.366	0.375 \pm 0.183	0.750 \pm 0.313	0.747	0.688
enero	1.875 \pm 0.875	1.125 \pm 0.350	0.750 \pm 0.366	1.149	0.563
febrero	0.875 \pm 0.226	0.250 \pm 0.164	0.205 \pm 0.164	5.780	0.055
marzo	0.125 \pm 0.125	-	0.250 \pm 0.164	*	
<i>Liolaemus grosseorum</i>					
septiembre	0.250 \pm 0.166	0.125 \pm 0.125	-	36	0.587
octubre	0.500 \pm 0.267	-	0.625 \pm 0.183	*	
noviembre	0.625 \pm 0.263	0.500 \pm 0.378	0.500 \pm 0.267	0.643	0.725
diciembre	0.750 \pm 0.491	0.750 \pm 0.250	1.500 \pm 0.327	4.469	0.107
enero	1.750 \pm 0.453	1.375 \pm 0.420	0.500 \pm 0.189	6.083	0.047
febrero	1.250 \pm 0.453	-	1.375 \pm 0.460	*	
marzo	0.500 \pm 0.189	0.500 \pm 0.267	0.250 \pm 0.164	0.965	0.617
<i>Liolaemus cuyumhue</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	0.500 \pm 0.267	0.500 \pm 0.378	0.375 \pm 0.263	0.252	0.882
noviembre	1.250 \pm 0.559	1.125 \pm 0.298	1.000 \pm 0.327	0.022	0.989
diciembre	0.625 \pm 0.324	1.125 \pm 0.479	1.250 \pm 0.313	1.929	0.381
enero	1.000 \pm 0.422	2.00 \pm 0.999	1.875 \pm 0.549	1.298	0.522
febrero	0.375 \pm 0.263	0.875 \pm 0.479	1.500 \pm 0.597	2.925	0.232
marzo	0.750 \pm 0.366	0.250 \pm 0.164	1.00 \pm 0.267	4.271	0.118
<i>Aurivela longicauda</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	0.250 \pm 0.164	-	0.250 \pm 0.164	*	
noviembre	-	-	-		
diciembre	0.375 \pm 0.183	0.125 \pm 0.125	0.375 \pm 0.183	1.546	0.462
enero	0.250 \pm 0.163	0.375 \pm 0.275	0.625 \pm 0.375	1.080	0.583
febrero	0.125 \pm 0.125	-	0.125 \pm 0.125	*	
marzo	0.250 \pm 0.164	-	0.125 \pm 0.125	36	0.587
<i>Liolaemus gracilis</i>					
septiembre	-	-	0.125 \pm 0.125	*	
octubre	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	*	
noviembre	0.125 \pm 0.125	-	0.125 \pm 0.125	*	
diciembre	0.250 \pm 0.164	0.125 \pm 0.125	0.250 \pm 0.250	0.449	0.798
enero	-	0.125 \pm 0.125	0.500 \pm 0.189	20	0.133
febrero	-	-	0.125 \pm 0.125		
marzo	-	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	*	
<i>Liolaemus darwini</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	0.250 \pm 0.163	0.125 \pm 0.125	-	36	0.587
noviembre	0.250 \pm 0.250	-	0.125 \pm 0.125	32.5	1
diciembre	0.125 \pm 0.125	-	0.375 \pm 0.183	24	0.295
enero	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	0.125 \pm 0.125	*	
febrero	0.125 \pm 0.125	-	0.500 \pm 0.267	23.5	0.267

marzo	-	-	0.125 ± 0.125		
<i>Liolaemus goetschi</i>					
septiembre	-	-	0.375 ± 0.263		
octubre	-	0.125 ± 0.125	0.250 ± 0.250	32	1
noviembre	0.250 ± 0.250	-	0.500 ± 0.267	25	0.369
diciembre	0.500 ± 0.378^{ab}	0.125 ± 0.125^a	1.625 ± 0.596^b	7.407	< 0.05
enero	0.875 ± 0.515	0.375 ± 0.263	1.125 ± 0.295	3.281	0.193
febrero	0.375 ± 0.263	-	1.125 ± 0.295	16	0.077
marzo	0.250 ± 0.163	-	0.625 ± 0.324	26	0.480
<i>Liolaemus cuyanus</i>					
septiembre	-	-	0.125 ± 0.125		
octubre	-	-	0.125 ± 0.125		
noviembre	-	-	0.125 ± 0.125		
diciembre	0.125 ± 0.125	-	-		
enero	-	-	-		
febrero	-	-	0.125 ± 0.125		
marzo	-	-	-		
<i>homonota horrida</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	-	-	-		
noviembre	-	0.125 ± 0.125	-		
diciembre	-	-	-		
enero	-	0.125 ± 0.125	0.125 ± 0.125	*	
febrero	-	-	-		
marzo	-	-	-		
<i>Leiosaurus bellii</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	-	-	-		
noviembre	-	0.125 ± 0.125	-		
diciembre	-	-	0.625 ± 0.916		
enero	-	-	0.125 ± 0.125		
febrero	-	-	-		
marzo	-	-	-		
<i>Pristidactylus fasciatus</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	-	-	-		
noviembre	-	-	-		
diciembre	-	-	0.25 ± 0.250		
enero	-	-	-		
febrero	-	-	-		
marzo	-	0.125 ± 0.125	-		
<i>Liolaemus quinterosi</i>					
septiembre	-	-	-		
octubre	-	-	-		
noviembre	-	-	-		
diciembre	-	-	-		
enero	-	-	-		
febrero	-	-	-		
marzo	-	0.125 ± 0.125	-		
<i>Todas las especies</i>					
septiembre	0.375 ± 0.183	0.250 ± 0.164	0.750 ± 0.313	1.687	0.430
octubre	1.875 ± 0.515	1.000 ± 0.378	2.000 ± 0.378	3.850	0.146
noviembre	3.125 ± 0.666	2.125 ± 0.441	3.000 ± 0.707	1.701	0.427
diciembre	3.500 ± 0.824^a	2.625 ± 0.420^a	7.000 ± 0.866^b	11.083	< 0.005

enero	5.875 ± 0.972	5.625 ± 1.388	5.75 ± 0.620	0.0265	0.986
febrero	3.125 ± 0.515^a	1.000 ± 0.378^b	5.125 ± 0.989^a	11.351	< 0.005
marzo	1.875 ± 0.480	1.125 ± 0.441	2.500 ± 0.463	4.088	0.129

Homonota underwoodi se observó durante todos los meses de captura (Figura 1.39). No hubo diferencias significativas entre meses en ninguno de los sitios donde se encontró la especie, ni entre sitios en los meses de muestreo (Kruskal Wallis, $P > 0.05$). *L. grosseorum* también se observó durante todos los meses de captura (Figura 1.40). Se encontraron diferencias significativas en la abundancia relativa de esta especie sólo entre los meses de enero y septiembre en el Sitio 2 (K-W: $H = 10.543$, $gl = 4$, $P < 0.05$; Holm: $P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas entre sitios en los meses de muestreo.

Por otro lado, *L. cuyumhue* y *A. longicauda*, no se detectaron durante el mes septiembre en ninguno de los sitios de muestreo (Figura 1.41, Figura 1.42). Ni hubo diferencias significativas entre meses de muestreo por sitio, ni entre sitios en los meses de muestreo. Adicionalmente, *Aurivela longicauda* tampoco se detectó durante el mes de noviembre.

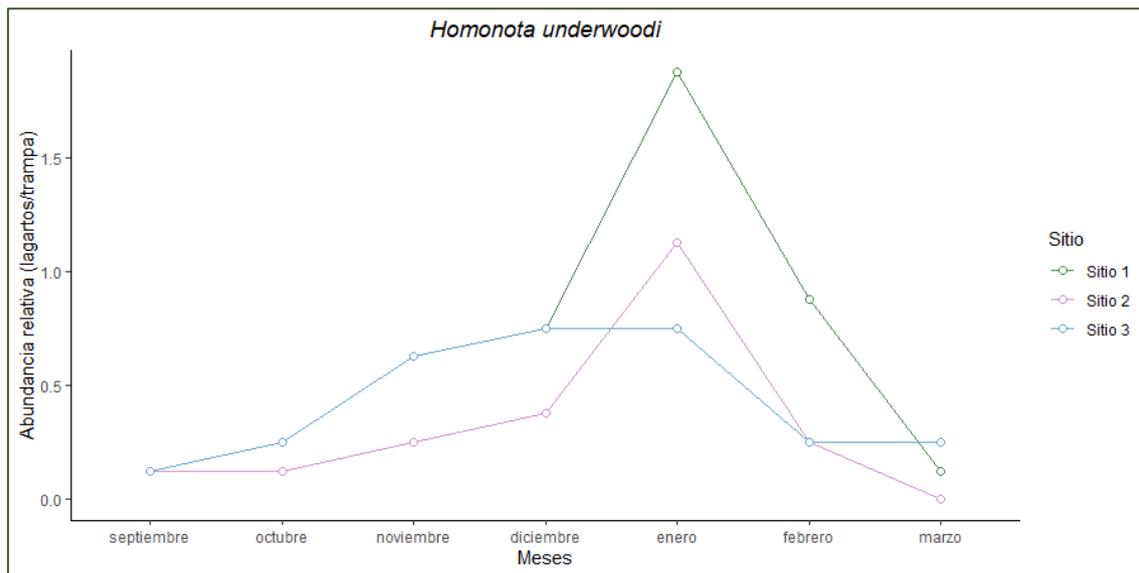


Figura 1.39. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de *Homonota underwoodi* entre sitios de muestreo.

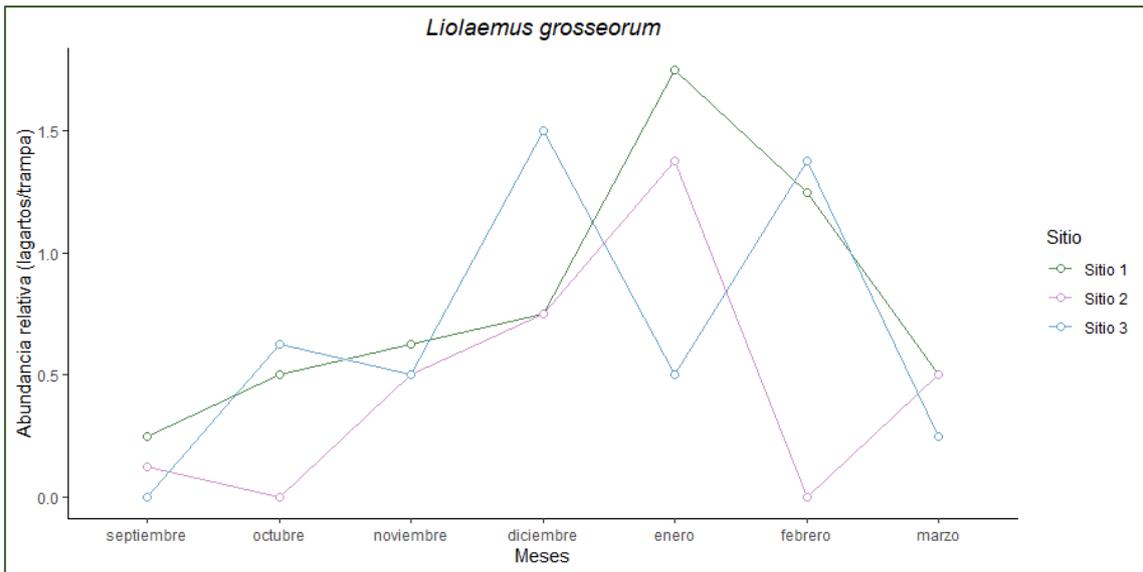


Figura 1.40. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de *Liolaemus grosseorum* entre sitios de muestreo.

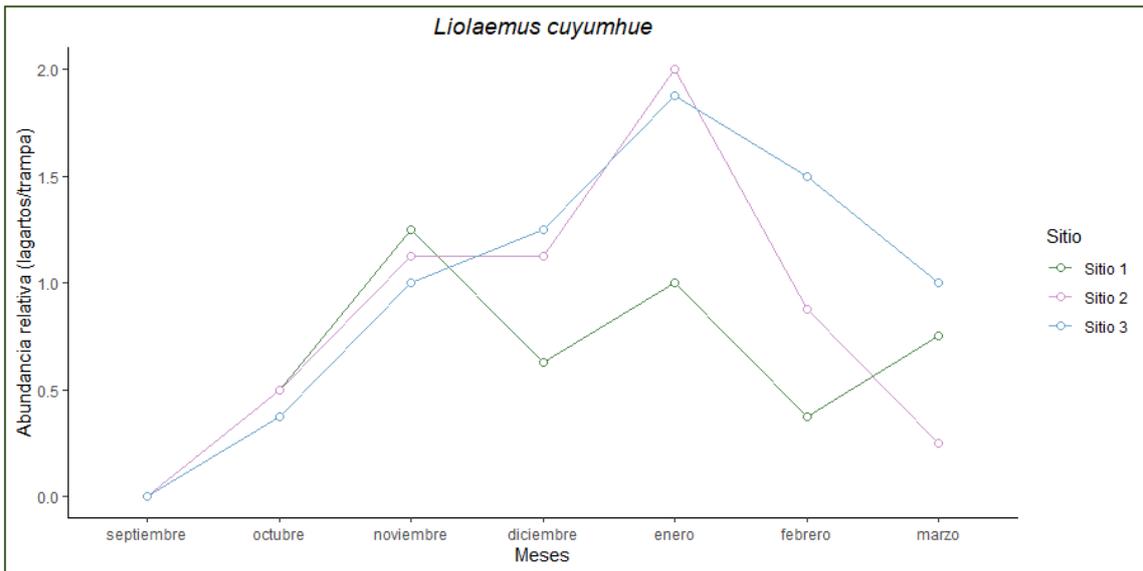


Figura 1.41. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de *Liolaemus cuyumhue* entre sitios de muestreo.

Liolaemus goetschi se detectó durante todos los meses de muestreo, sin diferencias significativas entre meses por sitios, pero con diferencias significativas entre sitios en el mes de diciembre, siendo significativamente mayor la abundancia relativa en el Sitio 3 con respecto al Sitio 2 (Tabla 1.7; Figura 1.43).

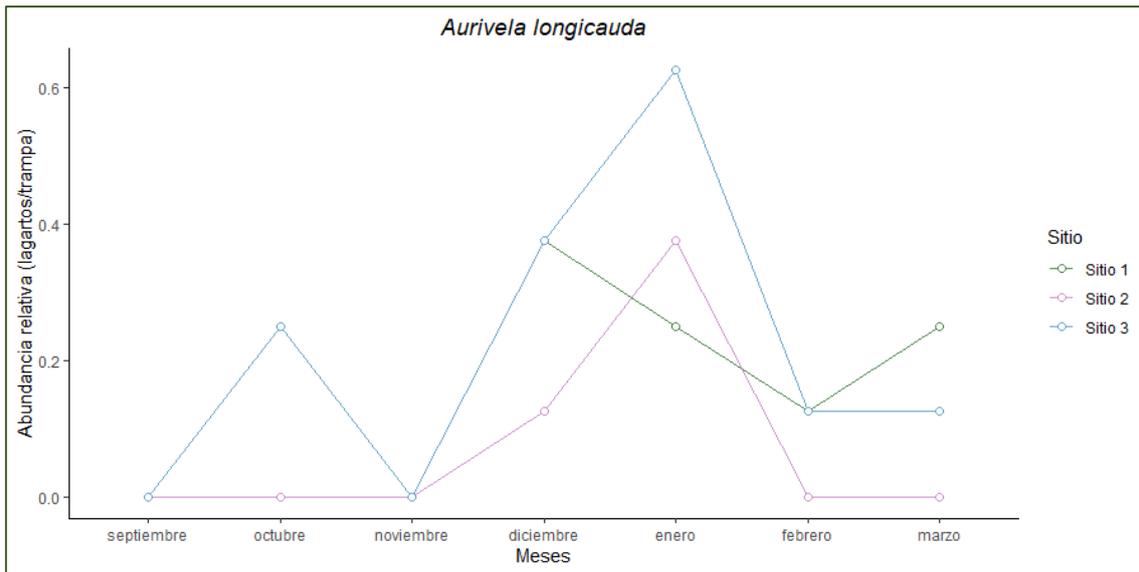


Figura 1.42. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de *Aurivela longicauda* entre sitios de muestreo.

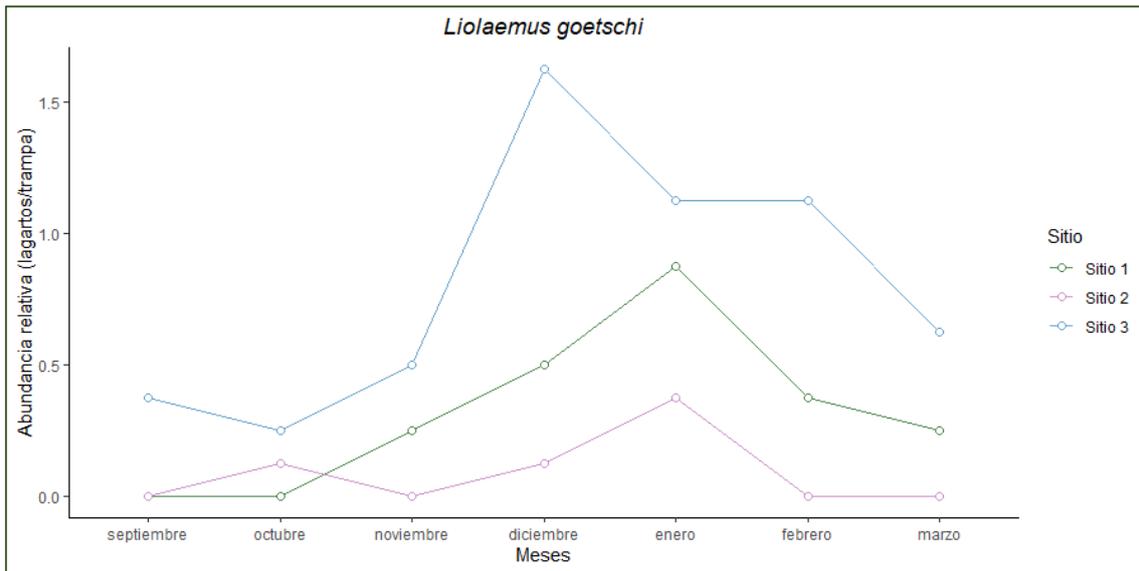


Figura 1.43. Variación mensual de la abundancia relativa (lagartijas/ trampa) de *Liolaemus goetschi* entre sitios de muestreo.

☞ Proporción de sexos y grupos etarios

Las pruebas con tablas de contingencia para identificar diferencias en las proporciones demográficas entre sitios, sólo se realizaron en *Liolaemus cuyumhue*, *L. grosseorum* y *L. goetschi*, ya que en *H. underwoodi* y *A. longicauda* no se identificaron los sexos y el resto de las especies del ensamble estuvieron presentes en abundancias bajas. No hubo diferencias significativas entre sitios en la demografía de ninguna de las especies (χ^2 *L. cuyumhue* = 2.94, gl = 4; χ^2 *L. grosseorum* = 1.62, gl = 4; χ^2 *L. goetschi* = 6.43, gl = 4; Figura 1.44).

En *L. cuyumhue* la proporción de sexos y grupos etarios fue significativamente diferente entre meses en todos los sitios (χ^2 Sitio 1 = 18.7; χ^2 Sitio 2 = 20.88; χ^2 Sitio 3 = 23.48, $P < 0.05$; Figura 1.45).

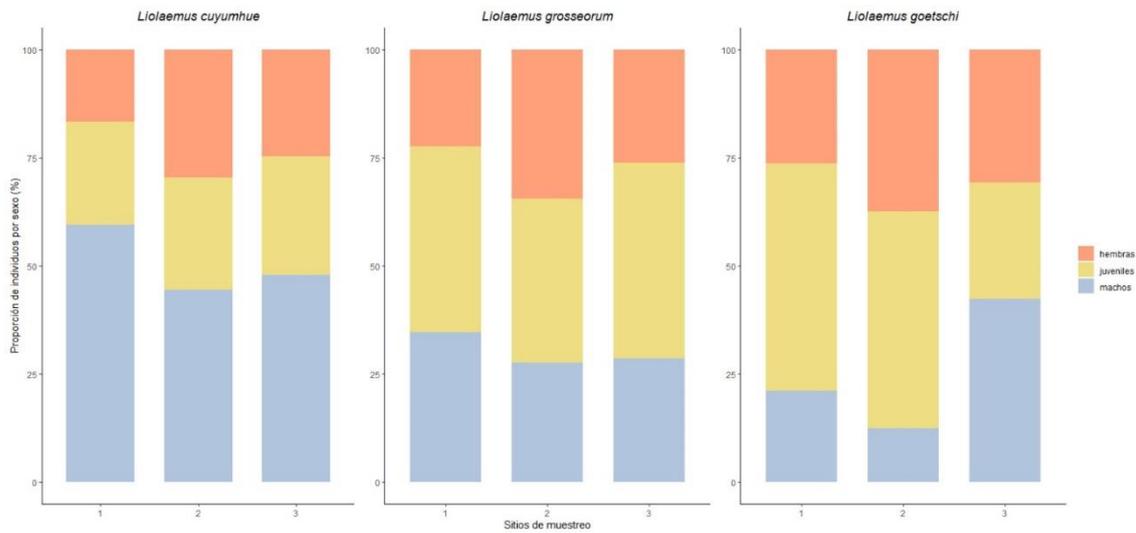


Figura 1.44. Estructura demográfica de *Liolaemus cuyumhue*, *L. grosseorum* y *L. goetschi* para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.

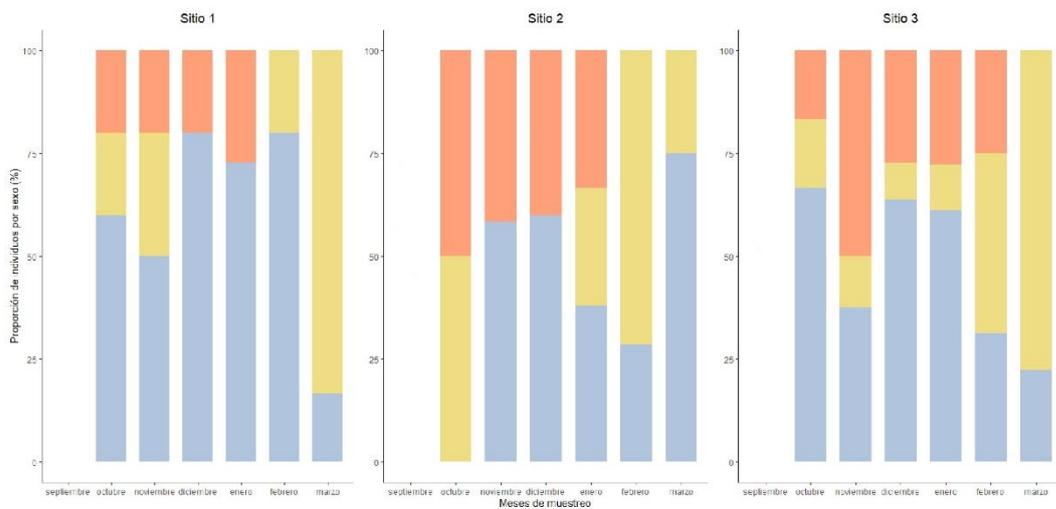


Figura 1.45. Estructura demográfica mensual de *Liolaemus cuyumhue* para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.

En *L. grosseorum* la proporción de sexos y grupos etarios fue significativamente diferente entre meses en los sitios 1 y 2 (χ^2 Sitio 1 = 20.53; χ^2 Sitio 2 = 16.81, $P < 0.05$; Figura 1.46).

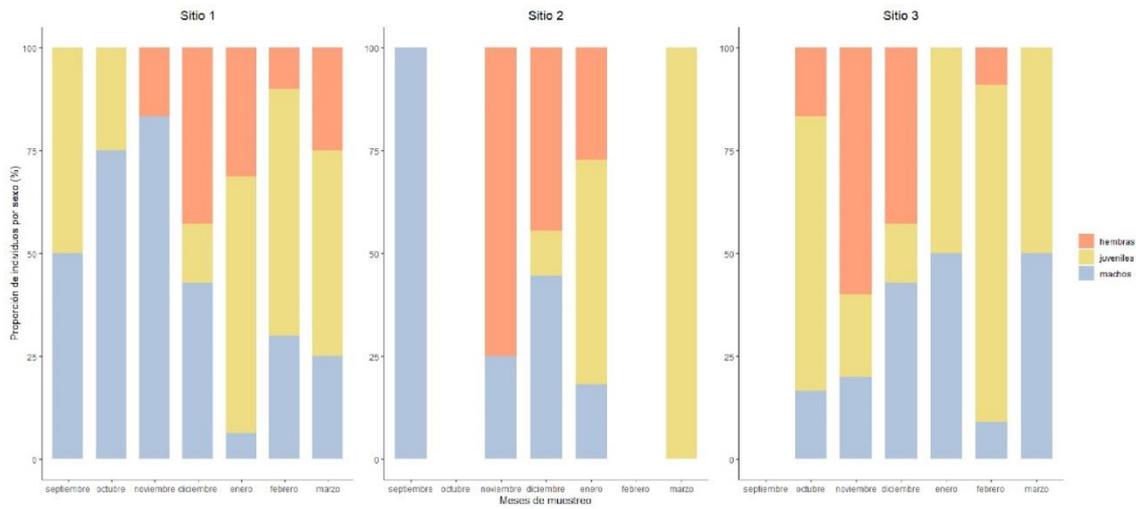


Figura 1.46. Estructura demográfica mensual de *Liolaemus grosseorum* para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.

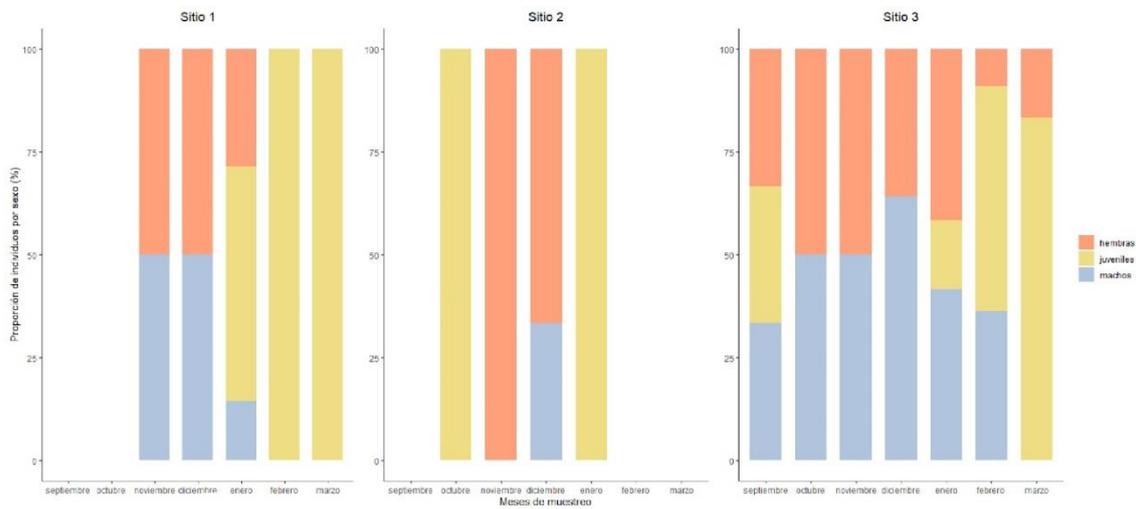


Figura 1.47. Estructura demográfica mensual de *Liolaemus goetschi* para cada sitio de muestreo. Las barras representan la proporción de hembras, machos, juveniles capturados en cada sitio.

En *L. goetschi* la proporción de sexos y grupos etarios fue significativamente diferente entre meses en el Sitio 3 (χ^2 Sitio 3 = 20.53, $P < 0.05$; Figura 1.47).

☞ Variación de la condición corporal, LHC y peso entre sitios

La variación de la condición corporal (CC) y del LHC y peso entre sitios sólo se analizó en las especies indicadas en la Tabla 1.8, en el resto de las especies el número de individuos por grupo etario no fue suficiente para realizar los análisis. No se encontraron diferencias significativas entre LHC y peso entre sitios en *L. cuyumhue*, *H. underwoodi* y *L. goetschi*. En el caso de *A. longicauda* se encontraron diferencias significativas en las medianas de LHC entre Sitio 1- Sitio 2 y Sitio 3- Sitio 2 ($S1 = 5.55 \pm 0.57$, $S2 = 1.35 \pm 0.21$, $S3 = 5.35 \pm 0.69$; $K = 9.229$, $P < 0.001$). En *L. grosseorum* se encontraron diferencias en ambas métricas sólo en juveniles, en LHC entre Sitio

1- Sitio 3 ($S1 = 2.90 \pm 0.42$, $S3 = 3.28 \pm 0.42$; $F=3.47$, $P < 0.05$) y en relación al peso entre Sitio 1- Sitio 3 y Sitio 2-Sitio 3 ($S1 = 0.77 \pm 0.32$, $S2 = 0.73 \pm 0.29$, $S3 = 1.25 \pm 0.54$; $F=6.45$, $P < 0.05$).

En la Tabla 1.8 se presenta el índice de CC entre especies y sitios. Se encontraron diferencias significativas entre sitios y en adultos y juveniles en las especies *L. cuyumhue*, *L. goetschi* y *L. grosseorum*. Siendo el Sitio 1 el que permitió mejores condiciones corporales en los adultos de las tres especies, junto con el Sitio 2 para *L. cuyumhue* y *L. grosseorum* y el Sitio 3 para *L. goetschi*. En el caso de los juveniles, el Sitio 2 presentó las condiciones corporales más bajas para *L. cuyumhue*, al contrario de lo observado para los juveniles de *L. goetschi*. Para los juveniles *L. grosseorum* el Sitio 3 fue el que permitió una mejor condición corporal.

Tabla 1.8. Índice de condición corporal de cada especie, agrupado en adultos y juveniles, en los tres sitios de muestreo. Se presentan media \pm error estándar, estadístico de prueba (F) y significancia (P) (Anova o Kruskal Wallis; pos-hoc Holm, $P < 0.05$).

Índice de condición corporal						
Especie		Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	F	P
<i>Liolaemus cuyumhue</i>	Adultos	4.641 \pm 0.519 ^a	4.816 \pm 0.602 ^a	4.239 \pm 0.762 ^b	8.452	< 0.001
	Juveniles	1.222 \pm 0.155 ^a	0.931 \pm 0.175 ^b	1.095 \pm 0.160 ^a	9.740	< 0.001
<i>Aurivela longicauda</i>	Adultos	3.843 \pm 1.331	3.705 \pm 0.506	3.699 \pm 0.402	0.053	0.974
	Juveniles	-	-	-	-	-
<i>Homonota underwoodi</i>	Adultos	3.240 \pm 0.532	2.990 \pm 0.721	2.991 \pm 0.276	1.668	0.197
	Juveniles	0.715 \pm 0.161	0.811 \pm 0.244	0.905 \pm 0.142	1.303	0.310
<i>Liolaemus goetschi</i>	Adultos	5.628 \pm 0.384 ^a	3.998 \pm 0.146 ^b	5.890 \pm 0.976 ^a	10.573	< 0.05
	Juveniles	1.124 \pm 0.166 ^a	1.664 \pm 0.108 ^b	1.346 \pm 0.382 ^{ab}	7.729	< 0.05
<i>Liolaemus grosseorum</i>	Adultos	3.680 \pm 0.504 ^a	3.837 \pm 0.621 ^a	2.944 \pm 0.249 ^b	18.810	< 0.001
	Juveniles	0.768 \pm 0.237 ^a	0.727 \pm 0.235 ^a	1.195 \pm 0.240 ^b	14.530	< 0.001

Análisis de datos ambientales

En la Tabla 1.9 se muestran los resultados de la cobertura del suelo por trampa por sitio. El modelo lineal mixto (LMM) no encontró diferencias significativas entre la cobertura de la vegetación por sitios. De todos modos, en el gráfico de cajas (Figura 1.48), se puede evidenciar que las mayores diferencias en la cobertura se encuentran entre el lado sureste del Sitio 3 y el resto de los lados, a pesar de no haber podido ser probado estadísticamente.

Tabla 1.9. Porcentajes de la cobertura del suelo estimados por trampa/sitio.

Sitio	Lado	Trampa	Cobertura vegetal	Suelo desnudo	Roca
SITIO 1	Norte	1	30.365	69.635	0.000
		2	34.132	65.411	0.457
		3	31.507	68.493	0.000
		4	30.479	69.521	0.000
	Sur	5	35.616	57.306	7.078
		6	27.854	72.146	0.000
		7	23.402	69.977	6.621
		8	25.799	74.201	0.000
SITIO 2	Noroeste	1	31.507	68.493	0.000
		2	25.799	74.201	0.000
		3	29.452	68.037	2.511
		4	27.854	71.005	1.142
	Sureste	5	28.881	69.977	1.142
		6	28.425	71.575	0.000
		7	29.452	70.548	0.000
		8	35.616	64.384	0.000
SITIO 3	Sureste	1	41.553	58.447	0.000
		2	49.658	50.342	0.000
		3	47.831	51.712	0.457
		4	36.644	62.900	0.457
	Noroeste	5	31.963	68.037	0.000
		6	23.288	76.256	0.457
		7	28.995	70.548	0.457
		8	31.050	68.950	0.000

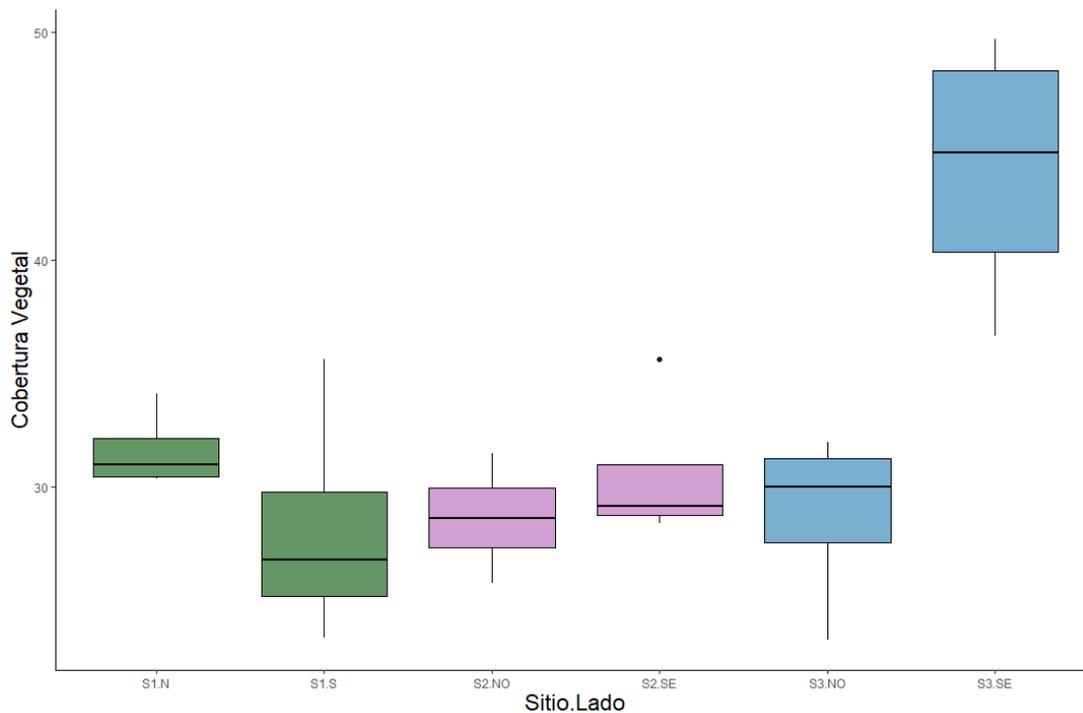


Figura 1.48. Gráfico de cajas que visualiza la diferencia de la cobertura vegetal entre sitios y lados.

Los resultados de los análisis de granulometría del suelo se pueden ver en la Tabla 1.10. En la misma se evidencia una notable diferencia entre el lado norte y sur del Sitio 1.

Tabla 1.10. Resultados de los análisis de laboratorio de granulometría del suelo e interpretación del índice de rugosidad (SGSI). Siguiendo Ji *et al.* (2017) se considera rugosidad baja a los valores entre 0-0.15, moderada entre 0.15-0.30 y alta mayor a 0.30.

Muestra	grava (A) > 2 mm	muy gruesa (B) 2-1 mm	gruesa (C) 1-0.5 mm	media (D) 0.5-0.25 mm	finas (E) 0.25-0.05 mm	SGSI	Rugosidad
S1.L.N	0.01	0.59	7.09	32.13	52.2	0.148	Bajo
S1.L.S	11.83	2.03	9.05	22.33	44.8	0.380	Alto
S2.L.NO	0.16	4.34	18.56	30.8	37.65	0.235	Moderado
S2.L.SE	0.11	1.71	15.29	33.16	41.66	0.199	Moderado
S3.L.NO	0.51	2.23	11.32	34.28	42.83	0.196	Moderado
S3.L.SE	0.25	0.84	9.93	37.52	43.28	0.178	Moderado

Los valores promedios máximos mensuales de temperatura edáfica y de temperatura ambiental a 10 cm del suelo, están indicados en la Figura 1.49 separados por lado. No se aprecia una diferencia entre lado.

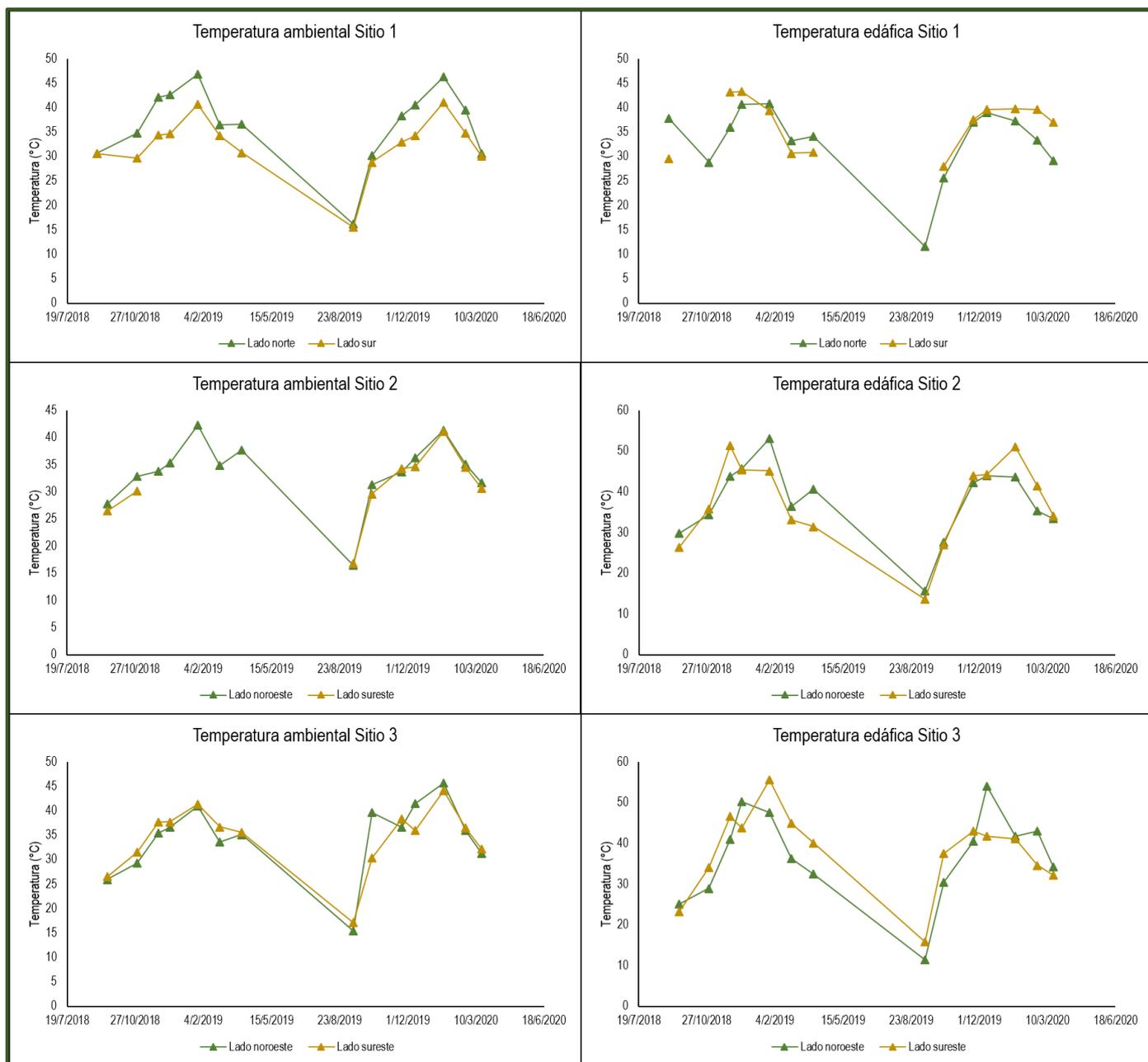


Figura 1.49. En los gráficos se indican las temperaturas medias máximas ambientales y edáficas por sitio y lado donde fueron medidas en cada ocasión de muestreo. Las curvas discontinuas indican valores faltantes por error del dispositivo de medición.

En base a los datos tomados en cada ocasión de muestreo, en la Tabla 1.11 se indica una estimación de los vehículos que circulan por día por cada sitio de muestreo. En la misma se puede apreciar una notable diferencia entre los tres sitios.

Tabla 1.11. Se indica un estimativo del número de vehículos que circulan por día por cada sitio de muestreo. En la última fila se indica el valor promedio por día \pm el error estándar.

Vehículos/día			
Fecha	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
sep-18	493.000	144.000	0.000
oct-18	322.000	35.000	0.000
nov-18	386.000	0.000	0.000
dic-18	435.000	303.000	0.000
ene-19	656.000	81.000	28.000
feb-19	907.000	58.000	36.000
mar-19	402.000	165.000	0.000
sep-19	843.000	58.000	0.000
oct-19	705.000	389.000	0.000
nov-19	825.000	654.000	0.000
dic-19	908.000	131.000	0.000
ene-20	178.686	78.261	0.000
feb-20	680.727	128.000	17.778
mar-20	550.588	122.553	0.000
Promedio	592.286 \pm 61.997	183.455 \pm 46.564	5.841 \pm 3.246

Se realizaron regresiones lineales múltiples de la abundancia de lagartijas como variable respuesta y las siguientes variables ambientales: temperatura edáfica, temperatura ambiental, porcentaje de cobertura de la vegetación, porcentaje de arena fina, SGSI y transitabilidad. Se consideraron las correlaciones entre las variables de la Tabla 1.12 para decidir cuales incluir en el análisis.

Tabla 1.12. Tabla de correlaciones entre variables. En negrita se indican las que fueron significativas.

Corr	% cobertura vegetal	Suelo desnudo	T edáfica	T 10 cm	Transitabilidad	SGSI	% arena fina
% cobertura vegetal	1	-0.958	0.197	0.223	-0.332	-0.351	0.079
Suelo desnudo	-0.958	1	-0.259	-0.154	0.231	0.173	-0.068
T edáfica	0.197	-0.259	1	-0.624	-0.512	0.472	-0.822

T10 cm	0.223	-0.154	-0.624	1	0.13	-0.502	0.574
Transita- bilidad	-0.332	0.231	-0.512	0.13	1	0.418	0.652
SGSI	-0.351	0.173	0.472	-0.502	0.418	1	-0.227
% arena fina	0.079	-0.068	-0.822	0.574	0.652	-0.227	1

Los predictores que explicaron el número de individuos de lagartijas en los tres sitios fueron la cobertura de la vegetación, la temperatura a 10 cm del suelo, el lado y el sitio.

$$\text{Abundancia lagartijas} = -1.137 * \text{CobVeg} + 6.448 * \text{T10cm} + 17.52 * \text{Lado} + 6.739 * \text{Sitio}$$

Esta regresión es capaz de explicar el 61.13% de la variabilidad observada en la abundancia relativa de lagartijas ($R^2 = 0.611$, $R^2 \text{ Adj} = 0.529$). El test F muestra que es significativo ($F = 7.471$, $P < 0.001$). Se satisficieron todas las condiciones para este tipo de regresión múltiple.

A partir de estos resultados se hicieron regresiones por sitio, para ver si las variables influenciaban de la misma manera la abundancia por sitio. Para el Sitio 1 y 3 no se encontraron relaciones significativas ($P > 0.5$) entre el número de individuos y la cobertura de la vegetación, temperatura a 10 cm y el lado.

En cambio, para el Sitio 2 el número de individuos se encontró explicado en un 60.97% por la cobertura de la vegetación, ($R^2 = 0.609$, $R^2 \text{ Adj} = 0.545$). El test F muestra que es significativo ($F = 9.373$, $P < 0.05$). Se satisficieron todas las condiciones para este tipo de regresión.

$$\text{Abundancia lagartijas S2} = 68.088 - 1.834 * \text{CobVeg}$$

DISCUSIÓN

Nuestra zona de estudio esta ubicada dentro de lo que se conoce como el proyecto Vaca Muerta, una zona de intensa explotación de gas y petróleo, que tuvo un gran impulso de desarrollo casi al mismo tiempo que esta tesis fue comenzada. Durante la misma, la accesibilidad a los sitios de estudio estuvo limitada por las operadoras petroleras, las cuales poseen condiciones de acceso, que muchas veces resultaron difíciles de cumplir y que finalmente determinaron y condicionaron algunos aspectos metodológicos que se pudieron aplicar en esta tesis. Además de surgir necesidades operativas que no necesariamente fueron compatibles con la preservación de los ambientes circundantes a las zonas de estudio. De todos modos, creemos que los resultados obtenidos son muy valiosos, al ser los primeros enfocados en reptiles en esta zona y se espera poder seguir aportando información sobre estos complejos sistemas en estudios posteriores.

La hipótesis inicial que planteaba que los ensambles de lagartijas de ambientes arenosos que habitan sitios con diferentes grados de perturbación exhiben diferencias en sus parámetros estructurales fue confirmada, indicando diferentes parámetros en los ensambles, congruentes con el Sitio 3 como el menos perturbado, con mayor riqueza, equitatividad y abundancia relativa de especies y el Sitio 2 como el más perturbado, con valores inferiores de estos parámetros. Además, se puede evidenciar el Sitio 1 como un nivel intermedio de degradación, siendo más similar al Sitio 3 (Figura 1.37,

Tabla 1.6), pero con menores valores de riqueza, diversidad y abundancia relativa. Aún así, considerando las curvas de acumulación de especies se podría decir que estos resultados no son concluyentes y que aún falta un mayor esfuerzo de muestreo para detectar todas las especies presentes en el área y poder identificar similitudes entre sitios (Figura 1.33).

La relación de la abundancia con la cobertura de la vegetación se puede observar en la Figura 1.48, donde se aprecia que el Sitio 2 presenta porcentajes más bajos, a pesar de no haber podido ser demostrado estadísticamente, y que la abundancia relativa de lagartijas en este sitio se explica en parte por esta baja cobertura, con una relación negativa e inversa. Estos resultados son contrarios a lo esperado; como fue el caso de Vega *et al.* (2000), donde se identificaron menores valores de abundancia relativa de *L. multimaculatus*, luego de la disminución de la cobertura de la vegetación por la construcción de un camino. Attum y Eason (2006) también demostraron que la disminución de la cobertura de la vegetación debida a la agricultura y el pastoreo en un ambiente árido disminuyó significativamente la abundancia de la especie arenícola *Acanthodactylus longipes* en comparación con los sitios donde se habían aplicado clausuras. Por lo tanto, una explicación posible a esta contradicción podría ser que la baja cobertura en el Sitio 2, haya incitado a mayores caídas accidentales en las trampas mientras buscaban refugios térmicos y anti predatorios.

En relación a los resultados de los patrones de actividad (Figura 1.38), podemos apreciar que el Sitio 2 no sólo tiene los valores más bajos de abundancia por mes, sino que las abundancias de diciembre y enero son las únicas significativamente diferentes a las presentes en el mes de septiembre, pero no hay una clara diferencia en los valores estacionales entre primavera y verano, como lo hay en los Sitios 1 y 3. Además, las abundancias entre sitios son significativamente inferiores en diciembre en el Sitio 1 y 2 con respecto al Sitio 3, y en febrero en el Sitio 2 con respecto al Sitio 1 y 3 (Tabla 1.7). Estas diferencias en la abundancia también se pueden corresponder con la baja calidad del hábitat y menor cobertura de la vegetación en el Sitio 2, lo cual se puede traducir en menores refugios térmicos durante el periodo más hostil, como es el verano en esta latitud. Las lagartijas dependen fuertemente de la presencia de vegetación arbutiva para poder evitar las altas temperaturas que podrían provocar un sobrecalentamiento y eventualmente la muerte (Brusch *et al.* 2016). Cuando no es posible acceder a estos refugios, se disminuyen las horas de actividad de los individuos y por ende sus abundancias durante los meses antes mencionados (Sinervo *et al.* 2010). En base a esto, consideramos importante profundizar en la importancia de refugios en sombra y el monitoreo de la temperatura de los microhábitats disponible en estos ambientes (Flesch *et al.* 2017).

Desde una perspectiva general, la estructura demográfica de *Liolaemus cuyumhue*, *L. grosseorum* y *L. goetschi*, no presentó diferencias significativas entre sitios. Cuando se analizaron

mensualmente, en *L. cuyumhue* sí se observaron diferencias significativas entre las proporciones de sexos por mes (Figura 1.45). Principalmente se evidencia la ausencia de juveniles durante diciembre - enero en el Sitio 1 y noviembre – diciembre en el Sitio 2. Adicionalmente, en ambos sitios las hembras dejaron de estar activas a partir de febrero, no así para el Sitio 3. Esta situación puede ser un indicativo de un acortamiento en el ciclo reproductivo de la especie, ocasionado posiblemente por condiciones ambientales desfavorables para la reproducción, probablemente relacionadas con las altas temperaturas. Por ejemplo, Verrastro (2013) encuentra en una especie hermana de *L. cuyumhue*, una relación negativa y significativa entre el aumento del tamaño del ovario y la frecuencia reproductiva con el fotoperiodo y la temperatura, identificando estos dos factores ambientales como determinantes del ciclo reproductivo de las hembras de *L. occipitalis*. En *L. grosseorum* tanto los sitios 1 y 2 presentaron diferencias entre meses, con ausencia de la especie en dos meses en el Sitio 2. A su vez en noviembre ambos sitios tuvieron ausencia de juveniles. De todos modos, estos resultados merecen cautela, ya que se dificultó mucho la distinción entre las hembras de *L. grosseorum* y *L. darwinii*, que en muchos casos a campo resultan indistinguibles. Etheridge (1992, 1993, 2001) no menciona diferencias morfológicas significativas entre las especies del grupo *darwinii* que describe como nuevas, una carencia informativa que aún está pendiente de resolver. En cuanto a *L. goetschi* la proporción de sexos y grupos etarios fue significativa entre meses en el Sitio 3, encontrándose ausente en los inicios de primavera en los sitios 1 y 2, y a fines de verano en el Sitio 2. Estos resultados refuerzan la idea de una caída abrupta en la actividad de lagartijas a partir de febrero en el Sitio 2.

Según Olsson (1994) las lagartijas de arena juveniles, *Lacerta agilis*, primero invierten energía en crecer en su longitud, lo que es medido en lagartijas por el largo hocico-cloaca (LHC), antes de desarrollar características sexuales secundarias (como el color). Por lo tanto, es posible predecir cambios en las proporciones del cuerpo de un lagarto durante su vida. En base a esto Dudek *et al.* (2015) sugiere que las lagartijas más viejas tienen un índice de condición corporal (CC) más alto que las lagartijas más jóvenes lo cual se corresponde con nuestros resultados de la Tabla 1.8, donde los índices de masa escalada son menores en juveniles que en adultos. Tanto el *L. cuyumhue* como *L. grosseorum*, ambas especies tuvieron CC mayores para el Sitio 2, que a su vez presenta menores abundancias relativa de lagartijas. Esto podría estar asociado a que las mismas son especies dominantes en este sitio, que se favorecerían de un ambiente hostil para el resto de las especies del ensamble, como puede ser el caso de *A. longicauda*, cuyos adultos presentaron valores significativamente más bajos de LHC con respecto a los otros sitios. No ocurre la misma situación para los juveniles de *L. grosseorum* y *L. cuyumhue*, que además de encontrarse en menores proporciones en el Sitio 2 (Figura 1.44), presentaron bajas CC. Estos resultados podrían estar asociados a una baja calidad de hábitat en este sitio, que dificulte la supervivencia de los juveniles, y favorezca la de los adultos dominantes. Asimismo, Moreno-

Arias y Urbina-Cardona (2013) señalan que en el caso de *Anolis heterodermus* una mayor cobertura vegetal proporciona más sustrato para proteger los huevos, lo que mejora la abundancia de los juveniles. Caso contrario, se obtiene una estructura demográfica con poblaciones más longevas y baja tasa de reclutamiento. Por el contrario, los juveniles de *L. goetschi* en el Sitio 2 presentaron mayor condición corporal en relación a los otros dos sitios. Cabe destacar, que los índices de condición corporal que se basan en mediciones de masa-longitud de los individuos para medir aptitud física, no evalúan la composición corporal directamente (Warner *et al.* 2016). En el mejor de los casos, los índices de condición corporal pueden proporcionar una estimación de la masa corporal en relación con la longitud y pueden explicar la variación en todos los aspectos de la composición corporal (Schulte-Hostedde *et al.* 2001), lo cual podría dar una impresión de "robustez" relativa de un individuo, pero es difícil sacar conclusiones sobre qué componente del cuerpo contribuye más a la variación en la masa corporal relativa en base a mediciones lineales (e.g. grasa, masa magra y agua; Warner *et al.* 2016).

Como era de esperar, solo unas pocas de las especies (*Liolaemus cuyumhue*, *L. grosseorum*, *L. goetschi*, *H. underwoodi*) dominaron la abundancia de lagartijas en los tres sitios, mientras que la mayoría de las otras especies se mantuvieron en abundancias bajas. Este es un patrón típico en la mayoría de las comunidades ecológicas (e.g. Gaston y Blackburn 2000; Oliveira *et al.* 2019). Es por esto por lo que de aquí en adelante consideramos trabajar con *L. cuyumhue*, como especie paraguas para todo el ensamble de lagartijas del Bajo de Añelo. La misma, no solamente es la especie dominante en la mayoría de los sitios, sino que además su endemismo y su estricta asociación con los medanos mediterráneos la podrían transformar en un buen candidato como indicador biológico de estos ambientes (Maelfait y Hendrickx 1998).

No queríamos dejar de mencionar que la toma de variables ambientales no se realizó de la manera que se hubiera querido, dificultándose la obtención de una réplica por trampa. Creemos que debido a esta falencia, no encontramos evidencias ambientales suficientes que expliquen la diversidad de saurios del Bajo de Añelo. También se detectó un error en la toma de datos de temperatura edáfica, ya que, según los análisis de granulometría, el lado norte del Sitio 1 sería el más arenoso, pero la temperatura edáfica fue más baja en relación a la ambiental; creemos que puede haber sido un error en el lugar de posicionamiento del *datalogger*. Esta hipótesis se refuerza con los resultados de correlación entre la temperatura edáfica y el porcentaje de arena fina, ya que de acuerdo a Steward *et al.* (2019), la relación debería ser positiva, con mayores temperaturas edáficas cuanto mayor es el porcentaje de arena fina en el suelo.

El conocimiento de datos básicos sobre aspectos biológicos, ecológicos y/o comportamentales de las especies del ensamble sujeto a estudio son aún al día de hoy, muy escasos, un par de especies fueron descritas como nuevas durante el desarrollo de la tesis, y en otras, aún hay problemas

taxonómicos, y esta carencia general de información puede dificultar realizar algunas interpretaciones. Del mismo modo, las aproximaciones metodológicas empleadas, que puede dar muy buenos resultados en otros ambientes similares pero no iguales, puede no haber resultado adecuadas para nuestro estudio, por características propias del tipo de ambiente, de la composición del ensamble de especies o alguna otra limitante que desconocemos. A ello hay que agregar la escala de la perturbación antrópica que comenzó a crecer de forma muy preocupante en los últimos cinco años y cuyo efecto sobre nuestra área de trabajo es muy difícil de calcular. Finalmente hay que señalar que, a pesar de las contradicciones o quizá hasta poco concluyente de algunos resultados y de sus variables y algunas veces contradictorias, interpretaciones, conseguimos una información muy valiosa y de base para futuros estudios que permitan la conservación de unos de los ambientes más ricos y diversos de reptiles del Monte suroccidental, incluyendo varios microendemismos muy poco conocidos.

CAPÍTULO 2 : DISTRIBUCIÓN ACTUAL Y POTENCIAL DE *LIOLAEMUS CUYUMHUE* Y CALIDAD DEL HÁBITAT

Divulgación de resultados:

Brizio MV, Pérez DR y Avila LJ. 2020. Actualización de la distribución geográfica de *Liolaemus cuyumhue*, la especie amenazada del Bajo de Añelo, Neuquén, Argentina. XI Congreso Chileno de Herpetología.

Brizio MV, Pérez DR, Morando M y Avila LJ. 2022. Current and potential distribution of the endangered endemic lizard *Liolaemus cuyumhue*: implications for conservation. Herpetological Conservation and Biology. Trabajo aceptado para su publicación.

INTRODUCCIÓN

Existe una amplia evidencia de la disminución global de las poblaciones de vertebrados (Gibbons *et al.* 2000; Light y Marchetti 2007; Beebee *et al.* 2009; Jones y Cresswell 2010; Hoffman *et al.* 2011). Aproximadamente 200 especies de vertebrados han desaparecido en los últimos 100 años (Ceballos *et al.* 2017) y según la IUCN (2021), 15% de estas especies corresponden a reptiles. Además, algunos estudios indican que entre el 15 y el 44% de las especies de reptiles del mundo están amenazadas (Böhm *et al.* 2013; Ceballos *et al.* 2015). La pérdida de hábitat, la fragmentación, la sobreexplotación humana, las especies invasoras introducidas, las enfermedades emergentes, la contaminación ambiental y el calentamiento global aumentan gravemente su riesgo de extinción y disminución de las poblaciones (Bosch *et al.* 2007; Sinervo *et al.* 2010; Böhm *et al.* 2016).

Para identificar las amenazas a las que se enfrenta una especie, el primer paso es localizar sus poblaciones, su distribución y la degradación de su hábitat. Cuando no es posible realizar otros estudios ecológicos por limitaciones de tiempo o presupuesto, conocer la distribución de una especie y, si es posible, hacer inferencias sobre su densidad puede ser suficiente para tomar decisiones de manejo informadas para las prioridades de conservación (Moreira-Muñoz *et al.* 2012; Guisan *et al.* 2013; Sunny *et al.* 2017; Rodríguez-Rodríguez *et al.* 2018). Además, con el conocimiento actualizado de la distribución geográfica, es posible realizar análisis de distribuciones potenciales a través del modelado de nicho ecológico (MNE), que también permitirá proyectar posibles cambios en el rango de distribución de una especie ya sea en el futuro o en el pasado (Moreira-Muñoz *et al.* 2012). Las técnicas que modelan las posibles distribuciones geográficas de una especie al relacionar las localidades de ocurrencia observadas con los datos ambientales se han aplicado ampliamente en una variedad de análisis biogeográficos (Guisan y Thuiller 2005; Van Schinger *et al.* 2014; Yi *et al.* 2016; Zhao *et al.* 2020). El enfoque de modelado tiene como objetivo estimar los requisitos ambientales de resolución gruesa de una especie, que se pueden proyectar en paisajes del mundo real para identificar regiones en las que se manifiestan los requisitos de la especie (Saupe *et al.* 2012). De esta forma se pueden identificar regiones geográficas que presentan ambientes similares a donde se ha observado la especie (Pearson *et al.* 2007). En consecuencia, los MNE se han integrado, y podrían estar, integrados en muchos tipos de decisiones de conservación y manejo, como el diseño de muestreos para nuevas poblaciones, decisiones informadas de priorización espacial para acciones de manejo y apoyo a la toma de decisiones y cumplimiento de normativas, entre otros (Sofaer *et al.* 2019; Simoes *et al.* 2020).

A continuación, abordamos por primera vez el estudio de la distribución de una especie en peligro crítico del grupo *Liolaemus wiegmanni* (Etheridge 2000; Villamil *et al.* 2019), *Liolaemus*

cuyumhue (Figura 2.1). Esta especie ha sido conocida solo por su descripción original con una distribución geográfica restringida a dos localidades en un pequeño sistema aislado de dunas de arena en la región conocida como Bajo de Añelo, en el centro-este de la provincia de Neuquén, Patagonia norte, Argentina (Avila *et al.* 2009). Sin embargo, desde su descripción ha sido poco estudiado, hasta una reciente investigación realizada sobre la biología térmica de esta especie que destaca su vulnerabilidad frente calentamiento global (Brizio *et al.* 2021). Los individuos de *L. cuyumhue* se observan solo en dunas eólicas mediterráneas desnudas o con escasa vegetación con extensas áreas de arena abierta (Figura 2.2). Este lagarto no es fácil de observar, debido a su coloración críptica y comportamiento inmóvil, así como el comportamiento de buceo en arena muy rápido que se usa con frecuencia para evitar la detección o escapar de posibles depredadores. En su distribución restringida, todo el territorio presenta una grave degradación ecológica, provocada principalmente por la ganadería extensiva y mal gestionada (principalmente ganado caprino, pero también algunos bovinos y caballos), y las perforaciones de gas y petróleo mal controladas (Mazzoni y Vazquez 2009). Estas son amenazas constantes para *L. cuyumhue* y su hábitat, donde regularmente se abren nuevas plataformas, oleoductos, líneas eléctricas, pistas y carreteras, modificando o destruyendo las pocas áreas con hábitats adecuados para la especie (Figura 2.3; Avila 2016). La conservación de *L. cuyumhue* es de gran preocupación, y de acuerdo con Avila (2016) y Brizio *et al.* (2021), se necesita con urgencia un plan de acción que garantice la viabilidad a largo plazo de esta especie.



Figura 2.1. Ejemplar macho adulto de *Liolaemus cuyumhue*.



Figura 2.2. Ambiente de dunas con escasa cobertura vegetal donde se encuentra a *Liolaemus cuyumhue*.

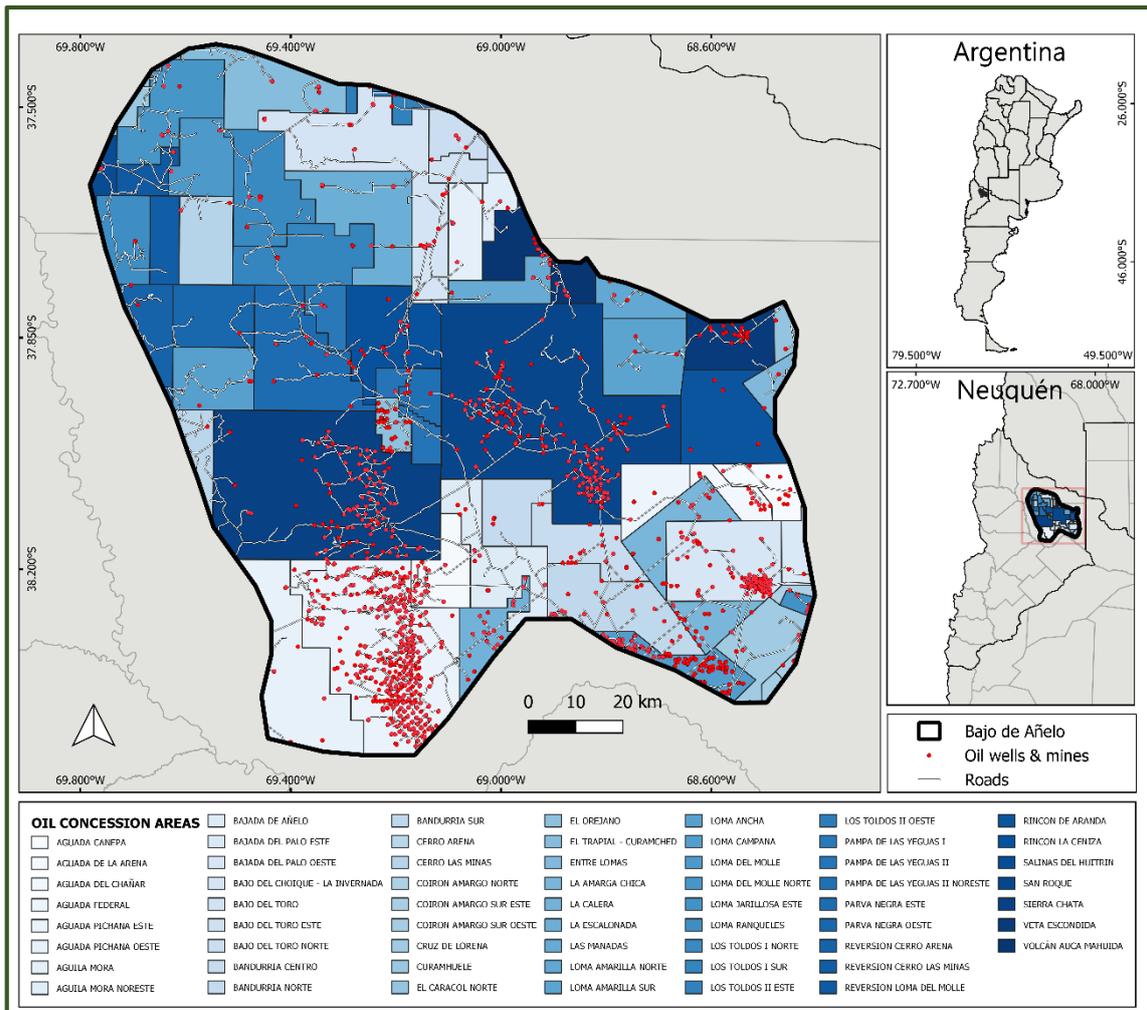


Figura 2.3. Mapa indicando el Bajo de Añelo y las áreas de concesión con actividad hidrocarburífera en escala de azules. Los puntos rojos indican los pozos y minas petroleras.

HIPÓTESIS

Liolaemus cuyumhue tiene una distribución restringida y las actividades antrópicas que se llevan a cabo en su hábitat afectan sus poblaciones.

Objetivos

Objetivo general

Identificar la distribución actual y potencial de *Liolaemus cuyumhue* en el Bajo de Añelo y evaluar la calidad de su hábitat.

Objetivos específicos

- 1- Relevar los hábitats probables de *Liolaemus cuyumhue* a lo largo del Bajo de Añelo para localizar nuevas poblaciones de la especie y actualizar su distribución geográficas
- 2- Estimar la densidad poblacional en tres hábitats y evaluar la naturaleza de la degradación en esos ambientes.
- 3- Evaluar si existe una relación lineal entre la abundancia relativa de *Liolaemus cuyumhue* y las variables ambientales medidas en el Capítulo 1.
- 4- Interpolan la distribución potencial de *Liolaemus cuyumhue*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la Cuenca del Bajo de Añelo, ubicada en el centro este de la provincia de Neuquén, Argentina (37.4° to 38.5° S and 68.4° to 69.8° W). Además, se consideraron los mismos tres sitios de estudio del Capítulo 1 para la estimación de la densidad poblacional y la relación entre las variables ambientales y la abundancia de *L. cuyumhue*.

Relevamientos de campo

Se compilaron datos de la colección Herpetológica Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales Luciano Javier Avila Mariana Morando - Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut, Argentina (LJAMM-CNP) junto con datos propios desde enero del 2003 a diciembre de 2020. Se muestrearon 52 áreas, con una separación de al menos 1 km entre sí. Se cubrió la parte más baja del Bajo de Añelo, entre los 230 y 600 msnm; por encima de los 600 msnm no se encontraron los ambientes apropiados para la presencia de *L. cuyumhue*. Las búsquedas activas se realizaron entre las 10:00 – 17:00 en primavera, y las 08:00 hs – 12:00hs y 17:00hs – 20:00hs en verano (Figura 2.4). Es importante destacar la presencia de tierras privadas, sujetas a la actividad petrolera de la región, a las que nos fue imposible acceder.



Figura 2.4. Búsqueda activa de ejemplares de *Lioiaemus cuyumhue*.

Para estimar el estado de las poblaciones de *L. cuyumhue* y su relación con las variables ambientales se trabajó con el sistema de captura del Capítulo 1 en los mismos sitios. Marcamos a los individuos con el código de “toe-clipping” (Woodbury 1956), removiendo el tercio distal de las falanges con una tijera quirúrgica. Estas marcas no tienen efectos secundarios en las lagartijas terrestres (Borges-Landáez y Shine 2003). Calculamos la densidad poblacional de *L. cuyumhue* en cada sitio dividiendo el número total de lagartijas vistas por el área total de cada sitio (expresado como ind/ha). Además, registramos las siguientes fuentes de disturbio en cada sitio siguiendo a Rocha *et al.* (2009): 1) tráfico; 2) presencia de pozos petroleros con baja actividad; 3) eliminación de vegetación de arena y dunas para actividades petroleras; 4) presencia de maquinaria de construcción sobre las dunas; 5) presencia de huellas de vehículos sobre las dunas; 6) presencia de ganado.

Análisis de datos

Se testeó la normalidad de los datos usando el test de Shapiro-Wilk y la homogeneidad de varianzas usando el test de Levene. Para analizar el efecto de la densidad en cada sitio aplicamos un modelo mixto lineal con distribución normal (LMM); realizamos comparaciones por pares post hoc (test de Tukey) entre niveles para determinar si el sitio tenía algún efecto. Para buscar relaciones lineales entre la abundancia relativa de *L. cuyumhue* y las variables ambientales medidas se realizaron regresiones lineales múltiples.

A partir de los puntos de presencia también estimamos el Área de Ocupación (AOO), una medida del área en la que se encuentra la especie, y el Área de Extensión (AOE), una medida del tamaño del rango geográfico de la especie, usando la herramienta GeoCAT (herramienta de evaluación de la conservación geoespacial; Bachman *et al.* 2011).

Finalmente, con el objetivo de identificar las áreas de distribución potencial de *L. cuyumhue*, analizamos los datos de presencia con el software Wallace (Kass *et al.* 2018). Wallace es una aplicación GUI basada en R para el modelado ecológico que actualmente se centra en la construcción, evaluación y visualización de modelos de nichos y distribuciones de especies. Se encuentra disponible como el paquete R Wallace en CRAN, con una versión de desarrollo en Github. Seleccionamos las 16 variables ambientales de WorldClim Bioclims excluyendo las cuatro capas que combinaban la información sobre precipitación y temperatura en la misma capa (Bio 8, Bio 9, Bio 18 and Bio 19), ya que muestran extrañas anomalías espaciales en forma de discontinuidades entre píxeles vecinos (Tabla 2.1; Escobar *et al.* 2014). Para evitar la multicolinealidad, estimamos la correlación entre variables ambientales (Tabla 2.2). Cada variable de un par altamente correlacionado ($r^2 > 0.8$) fue retenida/rechazada según el criterio del especialista. Por lo tanto, para un análisis más detallado, conservamos 7 variables ecológicamente relevantes (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Variables ambientales disponibles en WorldClim Bioclimes. Las variables resaltadas en negritas son las que finalmente se utilizaron para el modelo.

Variables ambientales	
BIO1 =	temperatura media anual
BIO2 =	rango diurno medio (Media mensual (temp. Máx. – temp. Mín.))
BIO3 =	isotermalidad (BIO2 / BIO7) (× 100)
BIO4 =	estacionalidad de la temperatura
BIO5 =	temperatura máxima del mes más caliente
BIO6 =	temperatura mínima del mes más frío
BIO7 =	rango anual de temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8 =	temperatura media del cuartil más húmedo
BIO9 =	temperatura media del cuartil más seco
BIO10 =	temperatura media del cuartil más cálido
BIO11 =	temperatura media del cuartil más frío
BIO12 =	precipitación anual
BIO13 =	precipitación del mes más húmedo
BIO14 =	precipitación del mes más seco
BIO15 =	estacionalidad de la Precipitación (Coeficiente de Variación)
BIO16 =	precipitación del cuartil más húmedo
BIO17 =	precipitación del cuartil más seco
BIO18 =	precipitación del cuartil más cálido
BIO19 =	precipitación del cuartil más frío
ELEV =	elevación

Tabla 2.2. Resultados del análisis de correlación utilizado para seleccionar variables ambientales. Las correlaciones significativas se indican en negrita.

	BIO1	BIO2	BIO3	BIO4	BIO5	BIO6	BIO7	BIO10	BIO11	BIO12	BIO13	BIO14	BIO15	BIO16	BIO17	ELEV
BIO1	1.000	0.053	-0.758	0.880	0.983	0.918	0.695	0.998	0.991	0.132	-0.132	0.335	-0.367	-0.221	0.423	-0.983
BIO2	-	1.000	0.452	0.193	0.227	-0.217	0.655	0.077	0.012	0.540	0.418	0.494	0.016	0.391	0.483	0.101
BIO3	-	-	1.000	-0.785	-0.667	-0.703	-0.378	-0.770	-0.717	0.006	0.410	-0.152	0.544	0.440	-0.235	0.828
BIO4	-	-	-	1.000	0.902	0.644	0.866	0.910	0.808	0.341	-0.177	0.498	-0.584	-0.228	0.584	-0.853
BIO5	-	-	-	-	1.000	0.853	0.799	0.987	0.964	0.222	-0.065	0.412	-0.362	-0.154	0.499	-0.942
BIO6	-	-	-	-	-	1.000	0.369	0.893	0.956	-0.141	-0.181	0.083	-0.181	-0.273	0.166	-0.940
BIO7	-	-	-	-	-	-	1.000	0.730	0.617	0.560	0.093	0.639	-0.437	0.041	0.699	-0.596
BIO10	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.980	0.162	-0.141	0.365	-0.404	-0.226	0.454	-0.978
BIO11	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.060	-0.122	0.273	-0.294	-0.217	0.358	-0.977
BIO12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.718	0.595	0.091	0.726	0.620	-0.049
BIO13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.119	0.728	0.977	0.111	0.193
BIO14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	-0.508	0.093	0.932	-0.236
BIO15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.726	-0.534	0.353
BIO16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	0.089	0.274
BIO17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000	-0.331
ELEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000

Dado que a la resolución de 1 km (30 arcseconds) todas nuestras variables estaban correlacionadas, trabajamos con la resolución de 5 km (2.5 arcminutes). Con el objetivo de evitar la autocorrelación espacial (es decir, las ubicaciones cercanas entre sí exhiben valores más similares que las más alejadas), filtramos aquellos puntos de presencia que están a menos de 5 km de distancia. Luego seleccionamos un procedimiento de modelado siguiendo la técnica de Jackknife, apropiada para bajos números de observaciones (Pearson *et al.* 2007). Por último construimos el modelo a través de MAXENT con 10,000 iteraciones de aleatorización de datos, y seleccionamos el mejor ajuste siguiendo a Warren y Seifert (2011) y Elith *et al.* (2011). Evaluamos el rendimiento de MNE con la tasa de omisión (OR10 %), el área de prueba máxima bajo la curva del operador del receptor (AUCTest) para los modelos promediados y el criterio de información de Akaike corregido (AICc).

RESULTADOS

Se encontró a la especie *Liolaemus cuyumhue* en 16 de las 52 ubicaciones muestreadas (Figura 2.5; Tabla 2.3). Todas las localidades se encontraban entre 231 y 540 m s.n.m. con un AOE de 730,827 km² y un AOO de 16,000 km². El índice estimado de densidad poblacional varió significativamente en los tres sitios muestreados (LMM, $F = 5.29$, $df = 40$, $P < 0.01$). Encontramos diferencias significativas entre el Sitio 2 - Sitio 1 y el Sitio 2 - Sitio 3 (Tuckey's post hoc test $P < 0.05$). El sitio 2 fue el de mayor densidad y con más fuentes de perturbación (Tabla 2.4).

Tabla 2.3. Coordenadas de los puntos de muestreo con y sin presencia confirmada.

Punto	Longitud	Latitud	Presencia
1	-68.96000	-38.23028	SI
2	-69.02278	-38.18469	SI
3	-69.10433	-37.99994	SI
4	-69.16417	-38.43139	SI
5	-68.90933	-38.19638	SI
6	-68.96078	-38.01753	SI
7	-68.83739	-38.02177	SI
8	-69.09376	-38.00466	SI
9	-68.93836	-38.24660	SI
10	-69.13862	-38.40606	SI
11	-69.10039	-38.34532	SI
12	-69.11733	-38.34626	SI
13	-69.04240	-38.27668	SI
14	-69.07313	-38.27760	SI
15	-68.97569	-38.23788	SI
16	-68.97885	-38.24653	SI
17	-69.00900	-38.29881	NO
18	-69.43928	-38.43850	NO
19	-69.14169	-38.42242	NO
20	-69.27075	-38.37483	NO

21	-69.04719	-38.35741	NO
22	-68.89103	-38.26406	NO
23	-68.90033	-38.25180	NO
24	-68.92495	-38.23855	NO
25	-68.98342	-38.22564	NO
26	-68.77811	-38.19886	NO
27	-68.58930	-38.19208	NO
28	-68.69173	-38.18589	NO
29	-68.80653	-38.14815	NO
30	-69.13489	-38.10583	NO
31	-68.81638	-38.09850	NO
32	-69.11931	-38.09742	NO
33	-69.02633	-38.09173	NO
34	-68.84814	-38.08466	NO
35	-69.06825	-38.06047	NO
36	-68.83739	-38.02894	NO
37	-68.91744	-38.00572	NO
38	-69.13483	-37.99401	NO
39	-69.22055	-37.95501	NO
40	-69.17439	-37.94306	NO
41	-68.48568	-37.93914	NO
42	-69.17719	-37.92919	NO
43	-68.48375	-37.92175	NO
44	-68.48786	-37.90422	NO
45	-69.17919	-37.89044	NO
46	-68.51833	-37.88797	NO
47	-68.44942	-37.83222	NO
48	-69.13472	-37.76000	NO
49	-69.41440	-37.75512	NO

50	-69.35146	-37.86316	NO
51	-69.17350	-37.90586	NO
52	-69.24806	-37.92944	NO

Tabla 2.4. Estimación de densidades de *L. cuyumhue* para los tres sitios estudiados; índice de densidad expresado en individuos por hectárea y fuentes de perturbación registradas en cada sitio. Las letras (a, b) indican diferencias significativas entre sitios (test de Tukey's post hoc $P < 0.05$).

Sitio	Coordenadas	Individuos/ha	Fuentes de disturbio*
1	38° 20' 51.5" S, 69° 06' 13.8" W	4 ^a	1,5,6
2	38° 24' 30.3" S, 69° 08' 19.7" W	8.4 ^b	2,3,4,5,6
3	38° 25' 53" S, 69° 09' 51.3" W	4.3 ^a	5,6

*Fuentes de disturbio: 1) tráfico; 2) presencia de pozos petroleros con baja actividad; 3) eliminación de vegetación de arena y dunas para actividades petroleras; 4) presencia de maquinaria de construcción sobre las dunas; 5) presencia de huellas de vehículos sobre las dunas; 6) presencia de ganado.

En relación a las regresiones lineales múltiples entre la abundancia y las variables ambientales, se puede apreciar que tanto la cobertura vegetal, como la temperatura a 10 cm de suelo y el sitio explican un 53.19% de la presencia de *L. cuyumhue*, ($R^2 = 0.532$, R^2 Adj = 0.433). El test F muestra que esta relación es significativa ($F = 5.396$, $P < 0.005$) y se cumplieron los supuestos.

$$\text{Abundancia } L. \text{ cuyumhue} = -0.2843 * \text{CobVeg} + 2.1152 * \text{Temp10cm} + 5.6362 * \text{Sitio2} + 4.2546 * \text{Sitio3}$$

A su vez, al analizar cada sitio por separado, siguiendo la misma metodología, la abundancia presente en el Sitio 1 se encontró explicada por un 61.25% sólo por la temperatura a 10 cm del suelo ($R^2 = 0.612$, R^2 Adj = 0.547). El test F muestra que esta relación es significativa ($F = 9.484$, $P < 0.05$) y se cumplieron los supuestos.

$$\text{Abundancia } L. \text{ cuyumhueS1} = -56.034 + 1.802 * \text{Temp10cm}$$

El sitio 2 se encontró explicado tanto por la cobertura de la vegetación como por la temperatura a 10 cm por un 69.71% ($R^2 = 0.697$, R^2 Adj = 0.576). El test F muestra que esta relación es significativa ($F = 5.752$, $P < 0.05$) y se cumplieron los supuestos.

$$\text{Abundancia } L. \text{ cuyumhueS2} = -0.022 * \text{CobVeg} + 0.364 * \text{Temp10cm}$$

Para el Sitio 3, ninguna de las variables estudiadas explico significativamente la abundancia de *L. cuyumhue*.

Los resultados de rendimiento de los diez mejores modelos se muestran en la Tabla 2.5. Las variables más importantes para determinar la idoneidad del hábitat de *L. cuyumhue* fueron:

isotermalidad (bio3); temperatura mínima del cuarto más cálido (bio10) y precipitación del cuarto más húmedo (bio16). Mostramos el mapa de distribución potencial en la Figura 2.6, donde el color rojo indica las áreas con mayor probabilidad de encontrar la especie y el color azul indica las áreas con probabilidad cero de encontrarla, el resto de colores indican situaciones intermedias.

Tabla 2.5. Desempeño de los 10 mejores modelos. El modelo seleccionado para armar el mapa de distribución potencial está indicado en negrita. Evaluamos el rendimiento de MNE con la tasa de omisión (OR10 %), el área de prueba máxima bajo la curva del operador del receptor (AUC_{Test}) para los modelos promediados y el criterio de información de Akaike corregido (AICc).

Modelos	OR10%	avg AUC_{Test}	AUC_{Test} SD	AICc	Parámetros
mod1	0.222	0.938	0.059	103.728	2
mod2	0.222	0.935	0.059	105.732	2
mod3	0.222	0.938	0.059	103.217	2
mod4	0.222	0.960	0.032	96.871	3
mod5	0.222	0.956	0.035	106.876	4
mod6	0.222	0.955	0.038	101.795	3
mod7	0.222	0.953	0.039	103.441	3
mod8	0.222	0.955	0.037	106.365	4
mod9	0.222	0.953	0.038	109.441	4
mod10	0.333	0.968	0.026	99.014	4

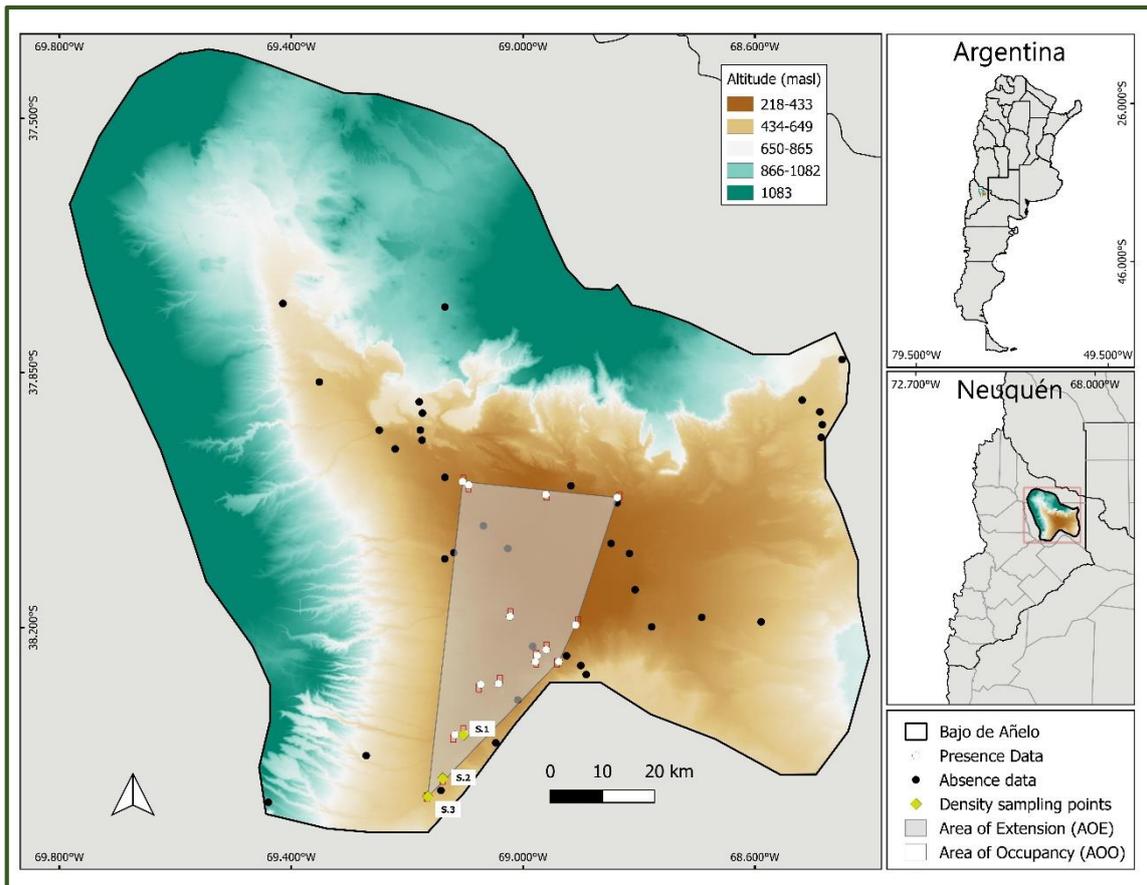


Figura 2.5. Distribución de *Liolaemus cuyumhue*. Los círculos negros muestran los puntos visitados, los círculos blancos los datos de presencia confirmada y los romboides amarillos muestran los puntos de los sitios de muestreo de densidad. El polígono gris indica el área de extensión y los rojos las áreas de ocupación.

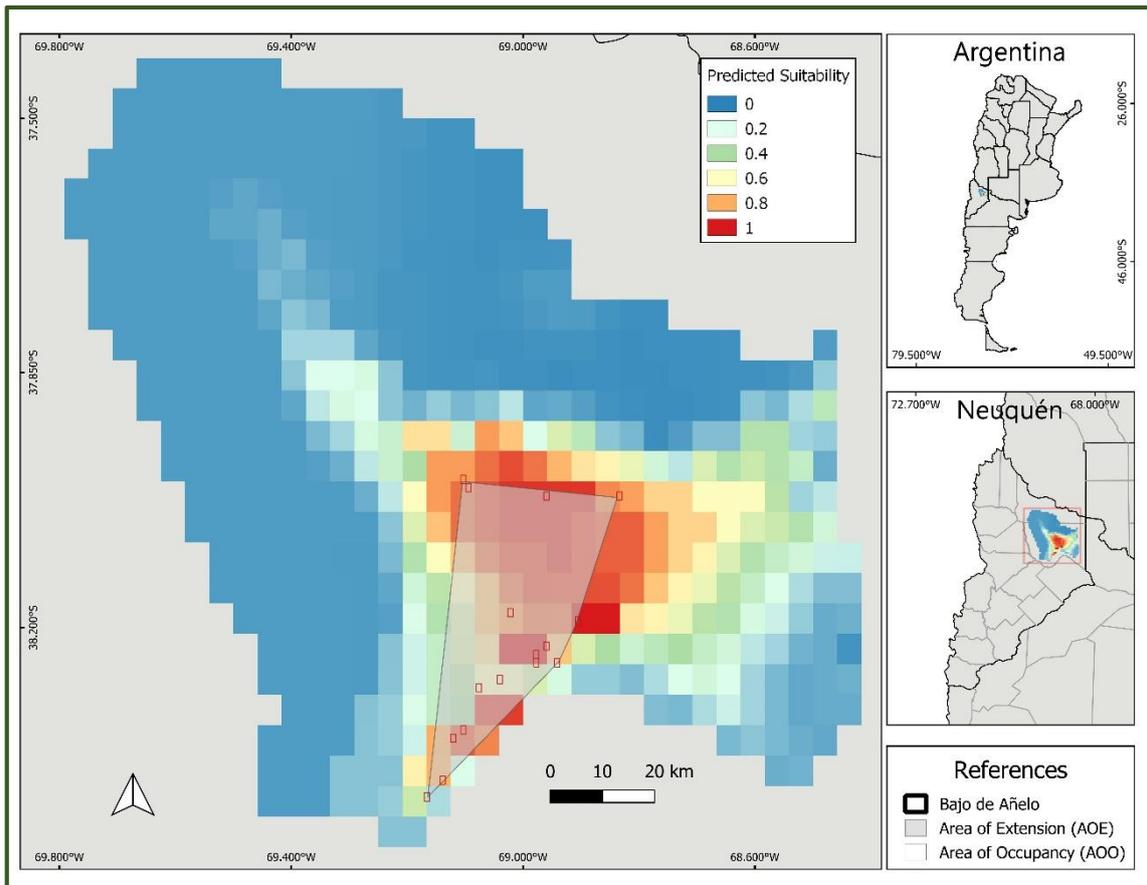


Figura 2.6. Mapa de distribuciones geográficas potenciales predichas para *L. cuyumhue* elaborado utilizando los registros de presencia y las variables climáticas.

DISCUSIÓN

Según nuestros resultados, el hábitat de *Liolaemus cuyumhue* está restringido a pequeños parches aislados dentro de un área grande fuertemente impactada por la actividad humana. Un resultado inesperado de este estudio es la sorprendente alta densidad de lagartijas en el Sitio 2, que al mismo tiempo alberga un mayor número de perturbaciones. En contraste, la especie hermana *L. multimaculatus*, endémica de dunas costeras aisladas, tiene poblaciones más pequeñas dentro de áreas con altos niveles de degradación (Vega *et al.* 2000; Rocha *et al.* 2009; Kacoliris *et al.* 2011). En cambio, Moreno-Arias y Urbina-Cardona (2013) afirman que las poblaciones de la lagartija *Anolis heterodermus* en áreas fragmentadas son mucho más densas que en áreas continuas, debido al efecto de la inmigración desde parches adyacentes. Teniendo en cuenta los resultados de la cobertura de la vegetación en el Capítulo 1 y la presunta baja calidad del hábitat ocasionada por las actividades antrópicas en el Sitio 2, se necesitan más estudios para ver si esta región funcionaría como una "trampa ecológica" (Heinrichs *et al.* 2018). Muchos ecosistemas pueden proporcionar hábitats no óptimos para albergar poblaciones de especies y es posible que no se correlacionen positivamente con una preferencia por ese hábitat (Railsback *et al.* 2003). Como tal, la densidad poblacional por sí sola no puede usarse para evaluar el estado de conservación de una especie, y se necesitan datos básicos de historia natural, tendencias demográficas y dinámica espacial (Hawlena *et al.* 2010).

Además, los valores de densidad de *L. cuyumhue* en los Sitios 1 y 3 son similares a los obtenidos para su especie hermana, *L. multimaculatus* (4.1-5.2 ind/ha; Kacoliris *et al.* 2009), y los valores medios de calidad térmica del hábitat (*de*) también fueron similares para las densidades de población de estas especies; Sitio 1 (*L. cuyumhue*; Brizio *et al.* 2021) y Reserva Mar Chiquita (*L. multimaculatus*; Stellatelli *et al.* 2020). Estas especies hermanas también son morfológica y conductualmente muy similares.

Se conocen diferentes densidades de población en otras especies estrechamente relacionadas de *Liolaemus*, incluidas *L. arambarensis* (2-25 ind/ha; Martins *et al.* 2017), *L. wiegmanni* (100 ind/ha; Martori *et al.* 1998) y *L. lutzae* (41-114 ind/ha; Rocha 1998). Además, las densidades de población en otras lagartijas que habitan en el desierto son generalmente más bajas; los ejemplos incluyen varias especies de América del Norte: *Phrynosoma cornutum* (5 ind/ha; Endriss *et al.* 2007), *Gambelia sila* (16 ind/ha; Germano y Williams 2005), *Aspidoscelis tigris* (7,34 ind/ha; Furnas *et al.* 2019), *Uta stansburiana* (3,88 ind/ha; Furnas *et al.* 2019), y *Callisaurus draconoides* (1,02 ind/ha; Furnas *et al.* 2019). Estas diferencias podrían deberse en parte a diferentes historias filogenéticas y/o características intrínsecas de los ecosistemas desérticos de América del Norte; precipitación, radiación solar, baja fertilidad del suelo y baja productividad (Maestre *et al.* 2015; Hoover *et al.* 2020). Además, la historia biogeográfica y la extensión geográfica de cada desierto

pueden explicar estos valores de densidad (Agarwal *et al.* 2015), así como las actividades antrópicas. Por ejemplo, Furnas *et al.* (2019) informó bajas densidades de *C. draconoides* de 1,2 ind/ha en el desierto de Mojave, como resultado de las actividades humanas (desarrollo urbano, agrícola, de transporte y relacionado con la minería).

A pesar de la casi ausencia de datos de historia natural para esta especie, pudimos recolectar datos básicos de ausencia/presencia para este estudio. Sin embargo, hay una serie de vías para mejorar este trabajo en caso de que se disponga de más datos. Además, otros factores no considerados en nuestro modelo (“envolturas” térmicas, geomorfología del suelo, interacciones bióticas, barreras geográficas, entre otros) implican que las especies rara vez ocupan todos los hábitats ambientalmente adecuados (Anderson *et al.* 2002; Svenning y Skov 2004; Araújo y Pearson 2005). Por estas razones, los datos de los modelos de distribución basados en nichos deben interpretarse de manera conservadora (Pearson y Dawson 2003; Soberón y Peterson 2004; Phillips *et al.* 2006), pero los modelos bioclimáticos pueden proporcionar un punto de partida útil cuando se aplican a especies adecuadas y en escalas espaciales apropiadas. En muchos casos, como el nuestro, estos modelos proporcionan la mejor guía disponible para la formulación de políticas en el momento actual (Hannah *et al.* 2002). El mapa de distribución potencial de *L. cuyumhue* (Fig. 3) muestra el centro del área de idoneidad más alta pronosticada (colores rojo y naranja) sin ningún dato de presencia. Corresponde a la parte más baja del Bajo de Añelo, donde numerosos canales desembocan en barrancos para formar salinas y lagunas permanentes (Basaldúa 2018). Los ambientes de dunas que habita *L. cuyumhue* están cerca de estos salares y lagunas, entre los puntos de datos de presencia y la idoneidad prevista de 0.2 (Fig. 3). Consideramos estas áreas extremadamente importantes para la conservación ya que albergan una diversidad rica y única, no solo de reptiles, sino también de grupos poco estudiados como artrópodos (Roig-Juñent *et al.* 2001), aves (Rundel *et al.* 2007) y mamíferos (Ojeda *et al.* 2002).

Debido a que *L. cuyumhue* no se había descrito formalmente antes del inicio del desarrollo de la explotación de gas y petróleo en la región, no podemos saber si ya ha sido impactado por estas actividades, pero es estrictamente endémico de estos hábitats geográficamente restringidos y se caracteriza por bajas densidades poblacionales y poca ocurrencia. Instamos a la protección inmediata de estos hábitats, pequeños pero únicos; un estudio reciente mostró cuán rápido la alteración del hábitat en este entorno de dunas puede conducir a la extinción local de especies endémicas especializadas (*Liolaemus scapularis*; Cabrera 2021). De manera similar, la distribución de un lagarto que habita en las dunas de América del Norte, *Sceloporus arenicolus*, se vio afectado negativamente por el desarrollo de petróleo y gas (Smolensky y Fitzgerald, 2011; Walkup *et al.* 2017). En otro ejemplo, Vega *et al.* (2000) estudiaron *L. multimaculatus* y *L. gracilis* antes y después de la construcción de una carretera; siete años después de la perturbación,

los parches de vegetación destruidos por la construcción no se recuperaron, lo que aceleró la erosión del suelo, seguida de una disminución notable en la abundancia de *L. multimaculatus*.

Teniendo en cuenta los estudios anteriores, instamos a la protección de la tierra como una prioridad para mantener un tamaño de población viable para esta especie y su estructura de "metapoblación" mediante la protección de la conectividad de sus "hábitats insulares". Se han sugerido recomendaciones similares para casos similares (Dixo y Metzger 2009; Kacoliris *et al.* 2019). Las futuras actividades de investigación deben centrarse en otros atributos básicos de la historia de la vida, incluida la alimentación, la reproducción, la viabilidad de la población y la conectividad del hábitat, como base científica para la implementación de estrategias de conservación apropiadas para estos hábitats únicos.

CAPÍTULO 3 : VULNERABILIDAD AL CALENTAMIENTO GLOBAL DE *LIOLAEMUS* *CUYUMHUE*

Divulgación de resultados:

Brizio MV, Gómez Alés R, Pérez DR y Avila LJ. 2019. Ecología térmica de *Liolaemus cuyumhue* (Squamata: Liolaemini), el endemismo amenazado de Bajo de Añelo, Neuquén. XX Congreso Argentino de Herpetología.

Fernández JB, Brizio MV, Gómez Alés R, Avila LJ y Cabezas-Cartes F. 2021. Vulnerabilidad al calentamiento global de la lagartija en peligro crítico, *Liolaemus cuyumhue*, del Bajo de Añelo (Neuquén, Argentina). XXI Congreso Argentino de Herpetología.

Brizio MV, Cabezas-Cartes F, Fernández JB, Gómez Alés R y Avila LJ. 2021. Vulnerability to global warming of the critically endangered Añelo Sand Dunes Lizard (*Liolaemus cuyumhue*) from the Monte Desert, Patagonia Argentina. Canadian Journal of Zoology 99(9), 773-782.

INTRODUCCIÓN

Los ectotermos producen poco calor metabólico para la termorregulación y, por lo tanto, regulan su temperatura corporal mediante la explotación conductual de los recursos térmicos (Bogert 1959). A través de la termorregulación conductual, los ectotermos (y particularmente los reptiles) intentan lidiar con las condiciones ambientales que pueden determinar dramáticamente los procesos conductuales y fisiológicos (Huey 1982; Van Damme *et al.* 1991; Angilletta *et al.* 2002a). Como resultado, la temperatura corporal de los reptiles está fuertemente influenciada por la calidad térmica de los microhábitats, aprovechando las temperaturas ambientales favorables y evitando la exposición a condiciones térmicas extremas (Hertz *et al.* 1993; Besson y Cree 2010). Por estas razones, se considera que los reptiles son especialmente vulnerables a los cambios en las temperaturas ambientales producidos por el cambio climático (ej., Deutsch *et al.* 2008; El-Gabbas *et al.* 2016; Winter *et al.* 2016).

Muchas poblaciones de lagartijas en todo el mundo pueden estar en riesgo de extinción debido al rápido calentamiento global. En estas poblaciones, las temperaturas ambientales superan cada vez más las tolerancias térmicas de las lagartijas, lo que limita la actividad, y se traduce ecológicamente en una restricción en el tiempo disponible de alimentación y reproducción (Grant y Dunham 1988; Huey *et al.* 2009; Sinervo *et al.* 2010; Kubisch *et al.* 2016; Kirchhof *et al.* 2017). Sin embargo, la susceptibilidad de las lagartijas a los nichos térmicos alterados depende de la interacción de muchos factores (Kirchhoff *et al.* 2017), que incluyen la disponibilidad de microhábitats, los patrones de actividad diaria y el comportamiento de alimentación (e.g., Tingley *et al.* 2013; Böhm *et al.* 2016). Una forma estándar de estimar las consecuencias ecológicas del aumento de la temperatura implica medir cómo la temperatura corporal afecta el rendimiento a nivel del organismo (como la locomoción, la eficiencia digestiva o la tasa de alimentación; Huey y Slatkin 1976; Sinclair *et al.* 2016). La locomoción es un rasgo importante de rendimiento funcional de todo el organismo dependiente de la temperatura de los reptiles que se utiliza en muchas actividades ecológicamente relevantes, como la búsqueda de comida, el cortejo y el escape de los depredadores (Jayne y Bennett 1990; Pinch y Claussen 2003). Varios autores han sugerido que la acción de la selección natural durante muchas generaciones aseguraría que el comportamiento termorregulador y la fisiología térmica de la locomoción evolucionasen conjuntamente (Huey y Bennett, 1987; Angilletta *et al.* 2006). La relación entre la temperatura y el rendimiento locomotor se describe generalmente mediante una curva de rendimiento térmico (CRT) que permite estimar la temperatura óptima para el rendimiento máximo (T_o) y la amplitud del rendimiento térmico. (e.g., B80; Gómez Alés *et al.* 2018; Cabezas-Cartes *et al.* 2019).

En particular, los desiertos se encuentran entre los hábitats más extremos habitados por lagartijas debido a los desafíos impuestos por las limitaciones térmicas e hídricas (Labra *et al.* 2001; Lara-

Resendiz *et al.* 2014; Kirchof *et al.* 2017). Las lagartijas pueden experimentar grandes diferencias de temperatura en estos entornos, simplemente pasando de la sombra a la exposición solar directa (Hertz 1992; Bauwens *et al.* 1996). Algunas lagartijas de desierto diurnas, durante las estaciones más cálidas generalmente termorregulan para mantener la temperatura corporal por debajo de sus valores de temperatura preferidos (T_{pref}) y así evitar alcanzar su temperatura crítica máxima (TC_{max} , “risk-avoidance hypothesis”; Martin y Huey 2008). Esta estrategia reduce el riesgo de sobrecalentamiento cuando existe una baja heterogeneidad térmica espacial para la termorregulación conductual (Labra *et al.* 2001; Lara-Reséndiz *et al.* 2015; Kirchof *et al.* 2017).

El género *Liolaemus* es uno de los más diversos de reptiles, representado por más de 262 especies reconocidas de lagartijas (Olave *et al.* 2020), y sus miembros se pueden encontrar en una amplia variedad de ambientes (Medina *et al.* 2012). Se sabe que las especies del género *Liolaemus* presentan una baja variabilidad en los valores de T_{pref} , generalmente entre 30-38 °C (Labra *et al.* 2009; Medina *et al.* 2012; Moreno Azócar *et al.* 2013; Cruz *et al.* 2014). Sin embargo, la termorregulación o la selección de diferentes microambientes parece ser lo suficientemente flexible para hacer frente a las limitaciones ambientales en la mayoría de las especies del género (Ibargüengoytía *et al.* 2010; Kirchof *et al.* 2017; Stelatelli *et al.* 2020).

Dentro del subgénero *Eulaemus*, los estudios morfológicos, conductuales y moleculares han resuelto un clado de lagartijas arenícolas conocidas como el grupo *Liolaemus wiegmanni*. (Etheridge 2000; Olave *et al.* 2014; Villamil *et al.* 2019), también conocido como "el clado de los lagartijas de arena" de *Liolaemus* debido a sus especializaciones para bucear bajo la arena. El grupo *wiegmanni* incluye 12 especies de lagartijas ovíparas (Villamil *et al.* 2019), algunas de ellas con una distribución geográfica muy restringida. A continuación, estudiamos la fisiología térmica y la sensibilidad térmica del rendimiento locomotor en el lagarto insectívoro del desierto *Liolaemus cuyumhue* del grupo *wiegmanni* (Figure 1a). Esta especie ha sido categorizada como En Peligro Crítico por la UICN (Avila 2016). *Liolaemus cuyumhue* es endémico de un aislado sistema de dunas de arena eólica mediterránea en la región conocida como Bajo de Añelo en el centro-este de la provincia de Neuquén, Argentina (Avila *et al.* 2009). Los individuos de *L. cuyumhue* se observan solo en dunas desnudas o con poca vegetación con extensas áreas de arena abierta. (Figure 1b). Además de su distribución restringida, el hábitat de *L. cuyumhue* se ve constantemente alterado por el pastoreo intenso y la explotación de petróleo y gas. Esta región en particular es donde las compañías petroleras realizan algunas de las operaciones más intensivas en Argentina. Regularmente se abren nuevas plataformas, pistas y caminos, modificando con frecuencia áreas que son adecuadas para la especie. (Avila 2016).

HIPÓTESIS

(1) Existe una coadaptación térmica (Huey y Bennett 1987; Angilletta *et al.* 2006) entre la temperatura óptima para el desempeño locomotor de *L. cuyumhue* y su preferencia térmica; (2) *L. cuyumhue* vive en un ambiente con baja calidad térmica; (3) un aumento en las temperaturas ambientales debido al calentamiento global impondrá una disminución en la velocidad del locomotor representada por una menor tolerancia al calentamiento y márgenes de seguridad térmica más estrechos, aumentando su ya alta vulnerabilidad.

Objetivos

Objetivo general

Estudiar los parámetros más relevantes de la fisiología térmica de *L. cuyumhue* para estimar la sensibilidad térmica del rendimiento locomotor, la calidad térmica de su hábitat y los efectos de un aumento de la temperatura ambiental, debido al cambio climático, pronosticado para el región donde vive la especie (basado en el último IPCC 2014; Barros *et al.* 2014).

Objetivos específicos

- 1- Evaluar si la temperatura afecta el rendimiento locomotor
- 2- Identificar el tipo de termorregulador y la calidad del hábitat según Hertz *et al.* (1993)
- 3- Identificar la T_{pref} y T_b media.
- 4- Calcular la tolerancia térmica al calentamiento (WT) y los márgenes de seguridad térmica (TSM) para la especie y así evaluar su tolerancia al calentamiento global.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Capturamos 20 ejemplares adultos de *L. cuyumhue* (8 hembras y 12 machos) en el Sitio 1 mediante la técnica de lazo durante el horario de actividad entre las 0800 y las 2000 h, el 6 de marzo de 2020 (verano austral; Figura 3.1). Teniendo en cuenta el estado de conservación de la especie, trabajamos con el tamaño de muestra mínimo necesario para la significación estadística. Nuestro diseño experimental fue planeado para minimizar el tiempo de cautiverio y el estrés sufrido por los individuos.



Figura 3.1. Individuo colectado en campo.

Inmediatamente después de la captura, se midió la T_b (TES 1303 Electrical Electronic Corp., Taipei, Taiwán, China, termómetro digital ± 0.03 °C) usando una termocupla (TES TP-K01, 1.62 mm de diámetro) insertada aproximadamente 0.5 cm dentro de la cloaca. Las mediciones de temperatura se tomaron dentro de los 10 s posteriores a la captura para evitar la transferencia de

calor de las manos del operador. También registramos la temperatura del sustrato (T_s) y la temperatura del aire a un cm por encima del suelo (T_a) del microambiente donde se capturó cada lagarto. Cada individuo fue marcado y colocado en bolsas individuales (Figura 3.2). Cada sitio de captura fue georreferenciado con un GPS (Garmin eTrex® Touch 35). Las lagartijas fueron atendidos siguiendo la Guía para el Cuidado y Uso de Animales de Laboratorio (8a edición, National Academies Press), así como las normas detalladas en la Ley Nacional Argentina N ° 14346.



Figura 3.2. Individuos de *Liolaemus cuyumhue* marcado y colocado en bolsa individual.

Al día siguiente de la captura, las lagartijas se mantuvieron en bolsas de tela individuales (Figura 3.3) y se llevaron al laboratorio ubicado en el Centro Regional Universitario Bariloche (CRUB). Durante los experimentos (5 días), las lagartijas se mantuvieron individualmente a temperatura ambiente (20-22 ° C) en un sitio tranquilo. Después de los experimentos, se midió el peso corporal (Pesola 10 g, $\pm 0,3$ g) y la longitud del hocico-cloaca (SVL; calibre digital Lee Tools $\pm 0,02$ mm) y se registró el sexo (según la presencia de poros precloacales en los machos). Todas las lagartijas fueron liberadas en buenas condiciones en los sitios exactos de captura (Figura 3.4).



Figura 3.3. Bolsas individuales conteniendo a los 20 ejemplares utilizados en los experimentos.



Figura 3.4. Liberación de un ejemplar de *Liolaemus cuyumhue* en el mismo sitio donde había sido capturado.

Temperaturas corporales preferidas

Medimos la temperatura corporal preferida (T_{pref}) el día después de la captura. Las lagartijas se colocaron individualmente en un terrario abierto ($100 \times 20 \times 17$ cm) con un gradiente térmico ($20\text{--}50^\circ\text{C}$) producido por una bombilla incandescente de 75 W en una lámpara sobre un extremo del terrario (Figura 3.5). Las temperaturas corporales de las lagartijas se midieron cada 10 s durante 3 h con un módulo de adquisición de datos de temperatura (USB-TC08; OMEGA, Biel / Bienne, Suiza) utilizando termocuplas de tamaño miniatura (OMEGA® Parte #: 5SC-TT-T-40-72, diámetro: 0,076 mm). Estas termocuplas se sujetaron al vientre y a la base de la cola del

lagarto con cinta hipoalergénica para mantener el termopar en posición durante el experimento. Para cada individuo, estimamos la T_{pref} media y los puntos de ajuste de temperatura mínima y máxima (T_{set}) como el 50% central de todas las temperaturas corporales preferidas en el laboratorio.



Figura 3.5. Terrarios individuales con gradiente térmico donde estimamos la T_{pref} de la especie.

Efectos de la temperatura corporal sobre el rendimiento locomotor

Realizamos pruebas de rendimiento locomotor en un carril de carreras de 7.5 cm de ancho y 1.20 m de largo, que conducía a un refugio con tapa (Figura 3.6). Las fotocélulas, colocadas a intervalos de 15 cm a lo largo de la pista, señalaron el paso de las lagartijas a una computadora portátil que calculó la velocidad en cada sección de 0.15 m. En los análisis se consideraron dos tipos de carreras: (1) carreras de velocidad (CC), definida como la velocidad alcanzada entre el primer y el segundo fotorreceptor (0.15 m), que es relevante para el escape de depredadores y la captura de presas, y (2) carreras largas (CL), definida como la velocidad entre el primer y el último fotorreceptor (1.05 m), que indicaba la capacidad locomotora del lagarto para realizar actividades como búsqueda de alimento, defensa territorial y cortejo (Cabezas-Cartes *et al.* 2014). Las

lagartijas corrieron tres veces consecutivas a cada temperatura experimental, y solo se consideró para los análisis la velocidad máxima de carrera (V_{\max}) para CC y CL de las tres repeticiones. Entre estos tres ensayos consecutivos, las lagartijas no descansaron, pero sí descansaron al menos 4 h entre los diferentes tratamientos de temperatura.

Los ensayos de desempeño locomotor se realizaron en una cámara ambiental equipada con aire acondicionado, lámparas de calor, calentadores eléctricos y termostato para fijar las temperaturas deseadas siguiendo la metodología de Cabezas-Cartes *et al.* (2019). Antes y después de cada carrera, se midió la T_b del lagarto utilizando una termocupla insertada 0.5 cm dentro de la cloaca (sonda del catéter TES TP-K01) y conectado a un termómetro digital. Los ensayos se realizaron a cinco temperaturas corporales diferentes (22 ± 1 ° C; 28 ± 1 ° C; 33 ± 1 ° C; 36 ± 1 ° C; 39.5 ± 1 ° C) durante tres días consecutivos. El orden de la temperatura de cada ensayo se estableció al azar. Las T_b para los tratamientos se eligieron en base a los siguientes criterios: la T_b mediana en campo (33 ° C) y la T_{pref} media obtenida en el laboratorio para *L. cuyumhue* (36 ° C). Se incluyeron las T_b a 22 ° C y 28 ° C para definir la forma de la curva. Además, estimamos el rendimiento a 39.5 ° C para evaluar el rendimiento locomotor a la media $T_{\text{pref}} + 3.5$ ° C. Este es el aumento de temperatura ambiental previsto para fines de este siglo en nuestro sitio de estudio por la evaluación climática del IPCC (2014; Barros *et al.* 2014).



Figura 3.6. Carril de carreras con fotocélulas cada 15 cm a lo largo de toda la pista (1.2 m).

Tolerancia térmica

Para determinar la temperatura crítica mínima (TC_{min}), colocamos individualmente una submuestra de 8 lagartijas en una caja de plástico transparente ($15 \times 10 \times 5$ cm) en un refrigerador a -10°C . La T_b se midió cada 30 s usando un mini termómetro infrarrojo (DT-810 CEM) a una distancia de 5 mm (Chukwuka *et al.* 2019). Se observaron lagartijas durante todo el experimento y registramos y consideramos como TC_{min} la T_b en la que el individuo ya no podía enderezarse cuando se colocaba de espaldas (Lowe y Vance, 1955; Van Damme *et al.* 1991).

La misma submuestra de 8 lagartijas también se utilizó para determinar la temperatura crítica máxima (TC_{max}), el día después de los experimentos de TC_{min} . Cada lagarto se colocó en un terrario abierto (con un diámetro de 25 cm y 35 cm de alto) con una lámpara infrarroja de 150 W a 40 cm de altura (Figura 3.7). La T_b se monitorizó cada 30 s siguiendo la misma metodología utilizada para la TC_{min} . Cada lagarto se observó cuidadosamente durante todo el experimento y registramos y consideramos como TC_{max} la T_b en la que un individuo no pudo enderezarse cuando se colocó de espaldas. Después de alcanzar TC_{max} , cada lagarto se retiró del calor y se enfrió rápidamente para evitar el sobrecalentamiento. Ninguno de los individuos murió durante los experimentos.



Figura 3.7. Terrario donde se realizaron los experimentos de TC_{max} .

Temperaturas operativas, efectividad de la termorregulación y vulnerabilidad al calentamiento global

Las temperaturas operativas (T_e) representan la distribución "nula" de las temperaturas corporales potenciales esperadas en animales no termorreguladores (Hertz *et al.* 1993). El T_e se midió usando modelos de plástico ovalado de cloruro de polivinilo gris (PVC) de 100 mm de longitud y 20 mm de diámetro, para imitar un ejemplar de *L. cuyumhue* adulto. El modelo fue elegido para representar un animal vivo y fue validado para *Liolaemus kingii*, una especie de forma y tamaño similar a *L. cuyumhue*, que no mostró diferencias entre la temperatura del modelo y la temperatura del animal vivo (prueba de rango con signo de Wilcoxon, $Z = 0.558$, $P = 0.577$; Regresión lineal simple, $R^2 = 0.992$, $F_{1,47} = 5440.99$, $P < 0.001$, Duran, datos no publicados). Cada modelo se conectó a un termistor conectado a registradores de datos (HOBO Onset Computer Corporation, Bourne (MA), EE. UU.). Los ocho modelos se colocaron en zonas donde habitualmente encontramos la especie: modelos en sol (dos en la arena, uno enterrado en la arena y dos enterrados bajo la hierba) y modelos en sombra (dos bajo matorrales densos y laxos, y uno enterrado bajo sombra). Los registradores de datos fueron programados para registrar temperaturas cada minuto durante el día de la captura. En nuestros análisis, utilizamos T_e s registrado durante veintiocho días entre las 08.30 y las 2000 h, que es el período diario de actividad según nuestras observaciones personales de 4 años trabajando con esta especie.

Para estimar la eficiencia termorregulatoria, aplicamos la metodología de Hertz *et al.* (1993), utilizando la información de T_{pref} obtenida en el gradiente térmico y la disponibilidad de T_e en el medio natural. Calculamos el *db* (precisión termorregulatoria) como la desviación promedio absoluta de T_b de T_{set} para cada individuo. Luego, calculamos el *de* como la calidad térmica media del hábitat desde la perspectiva de un organismo. El *de* se estimó como la media de la desviación de T_e del T_{set} de cada individuo. Teniendo en cuenta la alta variación diaria y horaria de la temperatura que caracteriza el clima del Monte, el T_e es muy dinámico. Por lo tanto, se utilizó el valor medio de T_e obtenido considerando todos los modelos registrados desde una hora antes de la captura de cada lagartija individual (*sensu* Cabezas-Cartes *et al.* 2019). Utilizando las medias de *db* y *de* se calculó la efectividad de la termorregulación (E) usando la fórmula $E = 1 - (db / de)$ (Hertz *et al.* 1993), que integra el grado promedio en que *L. cuyumhue* experimentó T_b fuera del rango de punto de ajuste (*db*), y la correspondiente *de*. Cuando el índice E se acerca a cero, la especie se considera un termoconformista, mientras que cuando el índice E se acerca a un valor de uno, la especie puede considerarse un termorregulador altamente eficaz. Si el índice E se acerca a 0.5, la especie se considera un termorregulador moderado (Hertz *et al.* 1993). Los valores negativos del índice E se atribuyen a individuos que evitan activamente microhábitats térmicamente estables (Huey y Slatkin 1976; Hertz *et al.* 1993). Finalmente, siguiendo a Blouin-Demers y Weatherhead (2001), medimos el índice de efectividad de la termorregulación (*de - db*) para cuantificar el grado de desviación de la termoconformidad perfecta.

Además, calculamos dos índices para estimar la vulnerabilidad al calentamiento global: la tolerancia al calentamiento (TC), que define cuánto calentamiento puede tolerar un ectotermo antes de que su rendimiento se reduzca a niveles letales, y se define como la diferencia entre la media de TC_{max} y la media T_e (*sensu* Deutsch *et al.* 2008; Logan *et al.* 2013). Además, determinamos el margen de seguridad térmica (MST) para el rendimiento fisiológico como la diferencia entre el T_o y el T_e medio, lo que da una indicación de qué tan cerca están los óptimos térmicos de los animales a la temperatura climática actual en su entorno (Deutsch *et al.* 2008; Andrew *et al.* 2013).

Análisis estadístico

Para cuantificar la sensibilidad térmica para el rendimiento locomotor, utilizamos el software Table Curve 2D v5.01.2 para crear las curvas de rendimiento locomotor (TPC) como funciones de la temperatura durante CC y CL. Los valores de TC_{min} y TC_{max} se utilizaron como valores extremos de las curvas. Elegimos el modelo según el R^2 ajustado (siguiendo a Angilletta 2006). El mejor modelo candidato para la muestra general se ajustó a cada individuo para estimar el V_{max} , el T_o (el T_b en el que el rendimiento es máximo) y la amplitud del rendimiento (B_{80} , el rango de T_b s en el que el rendimiento es mayor o igual a 80 % de la V_{max} ; *sensu* Ben-Ezra *et al.* 2008) de cada individuo para CL y CC. Utilizamos el software estadístico RStudio 1.2.1335 (R Core Team

2020) y Sigma Plot 11.0 para análisis estadísticos y generación de figuras. Las relaciones entre T_b , T_s y T_a se analizaron mediante regresiones lineales simples. Para comparar muestras del mismo lagarto, utilizamos pruebas t pareadas o la prueba de rango con signo de Wilcoxon como alternativa no paramétrica cuando no se cumplieron los supuestos de la estadística paramétrica. Las medias se informan \pm error estándar. Para analizar el efecto de la temperatura sobre la velocidad, se aplicó un modelo lineal mixto con distribución normal (LMM). Realizamos comparaciones por pares post hoc (prueba de Tukey) entre niveles para el efecto de la temperatura.

RESULTADOS

Medidas corporales y su relación con el rendimiento locomotor

El LHC medio de *L. cuyumhue* (N = 20) fue de 49.3 ± 4.32 mm y la masa corporal media fue de 4.1 g (rango de 3.3 a 8.7 g). No hubo relación entre las velocidades máximas durante CC o CL y LHC (correlación lineal: $R_{CC} = 0.13$; $R_{CL} = 0.09$; $P > 0.5$) o masa corporal (correlación lineal: $R_{CC} = 0.11$; $R_{CL} = 0.06$; $P > 0.5$).

Temperaturas de campo

La mediana de T_b en el campo fue de 33°C (rango = $31\text{--}37^\circ\text{C}$). Las lagartijas fueron capturados en microambientes con una T_a mediana de 29°C (rango = $20\text{--}39^\circ\text{C}$) y una T_s media de $38.2 \pm 6.58^\circ\text{C}$. Hubo una relación entre T_b y T_s (regresión lineal: $F = 8.02$, $R^2 = 0.27$, $P < 0.05$). La T_e media fue $32.9 \pm 0.09^\circ\text{C}$ (Tabla 3.1). La mediana T_e de los modelos al sol fue $35.3 \pm 0.11^\circ\text{C}$ (rango = $15.7\text{--}51.1^\circ\text{C}$; Figura 3.8), mientras que la mediana T_e de los modelos de sombra fue $29.1 \pm 0.09^\circ\text{C}$ (rango = $15.0\text{--}45.9^\circ\text{C}$; Figura 3.8).

Tabla 3.1. Medianas de las temperaturas operativas \pm error estándar y valores mínimos y máximos de todos los modelos discriminados por microhábitat en el que se ubicó cada uno.

Microhabitats	Mediana + ES ($^\circ\text{C}$)	Valores mínimos y máximos ($^\circ\text{C}$)
sobre arena (S-N)	37.0 ± 0.15	17.3 - 64.3
sobre arena (E-O)	34.5 ± 0.16	14.5 - 62.2
enterrado al sol	37.4 ± 0.14	15.6 - 55.2
enterrado debajo de pasto	34.6 ± 0.10	15.7 - 46.5
debajo de arbusto denso	29.4 ± 0.10	12.7 - 45.3
debajo de arbusto laxo	32.6 ± 0.08	15.3 - 46.4
Enterrado debajo de sombra	27.5 ± 0.08	15.0 - 48.2

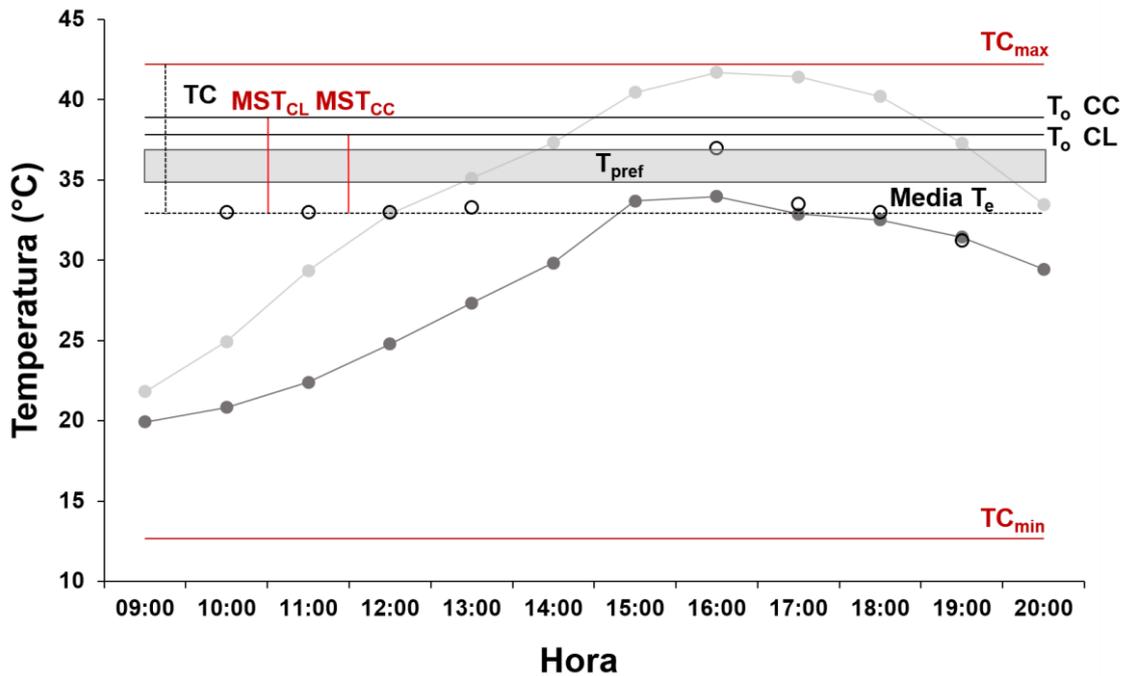


Figura 3.8. Temperaturas microambientales (T_e) de modelos posicionados al sol (línea gris claro) y modelos posicionados a la sombra (línea gris oscuro) durante el período de actividad diurna de *Liolaemus cuyumhue*. La temperatura crítica máxima (T_{Cmax}), la temperatura crítica mínima (T_{Cmin}), la temperatura óptima durante CC (T_o CC) y CL (T_o CL) y la media T_e se indican con líneas horizontales. Además, se muestran los índices de tolerancia al calentamiento (TC, línea de puntos) y del margen de seguridad térmica (MST, líneas rojas), así como el rango del punto de ajuste de la temperatura preferida (T_{pref} , rectángulo gris) y la temperatura corporal media por hora de captura (T_b , círculos vacíos).

Curva de rendimiento térmico

La relación entre T_b y la velocidad máxima para la muestra general se describió mejor mediante una curva logística asintótica de la familia no lineal para CC (Adj $R^2 = 0.45$, Figura 3.9) y CL (Adj $R^2 = 0.57$, Figura 3.9). Las lagartijas corrieron más rápido durante CC que CL (Mediana $V_{maxCC} = 1.19$ m / s, $V_{maxCL} = 0.56$ m / s; prueba de rango con signo de Wilcoxon: $W = 1$; $P < 0.001$; Figura 3). Sin embargo, el T_o fue similar entre CC y CL (mediana $T_oCC = 37.8$ ° C, $T_oCL = 38.9$ ° C; prueba de rango con signo de Wilcoxon: $W = 115$; $P = 0.21$; Figura 3.9). Teniendo en cuenta la amplitud del rendimiento térmico a la que se podría alcanzar el 80% de la velocidad máxima (B_{80}), no hubo diferencia entre CC y CL ($B_{80CC} = 32.3$ – 40.3 ° C, $B_{80CL} = 33.3$ – 40.5 ° C; Prueba de rango con signo de Wilcoxon: $W = 85$; $P = 0.98$; Figura 3.9). La mediana de B_{80} para CC fue de 8.2 ° C (rango = 3.0 – 9.8 ° C), mientras que la mediana de B_{80} para CL fue de 7.4 ° C (rango = 1.9 – 11.8 ° C).

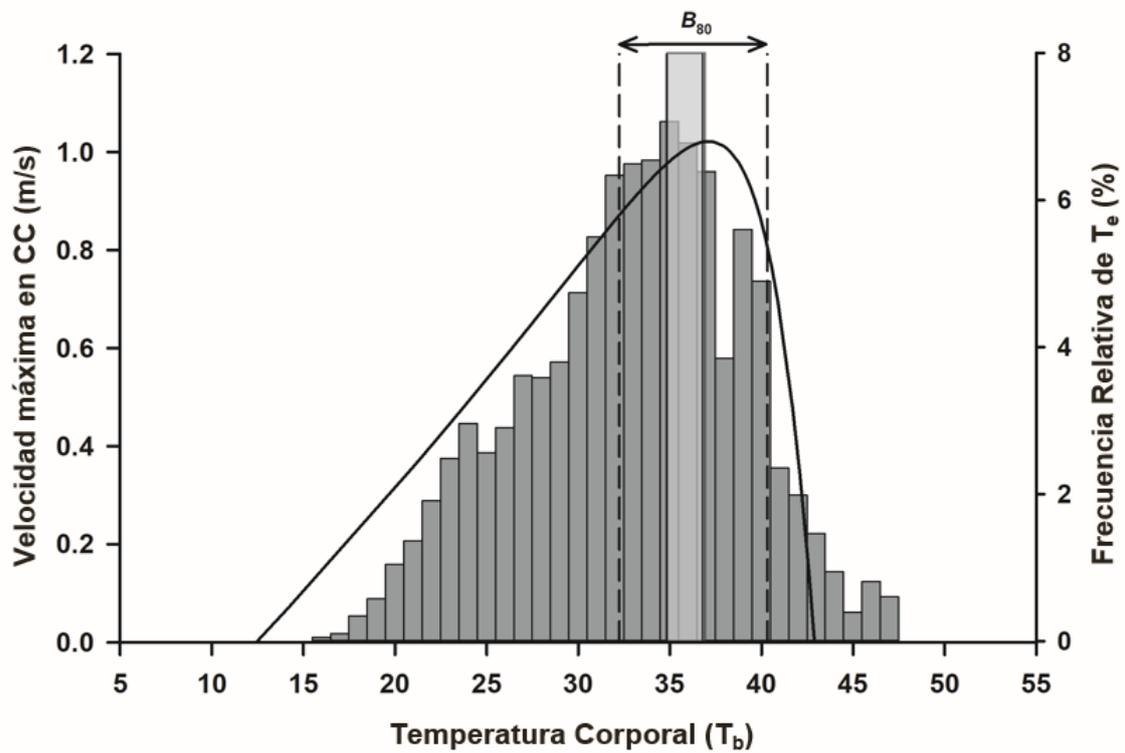
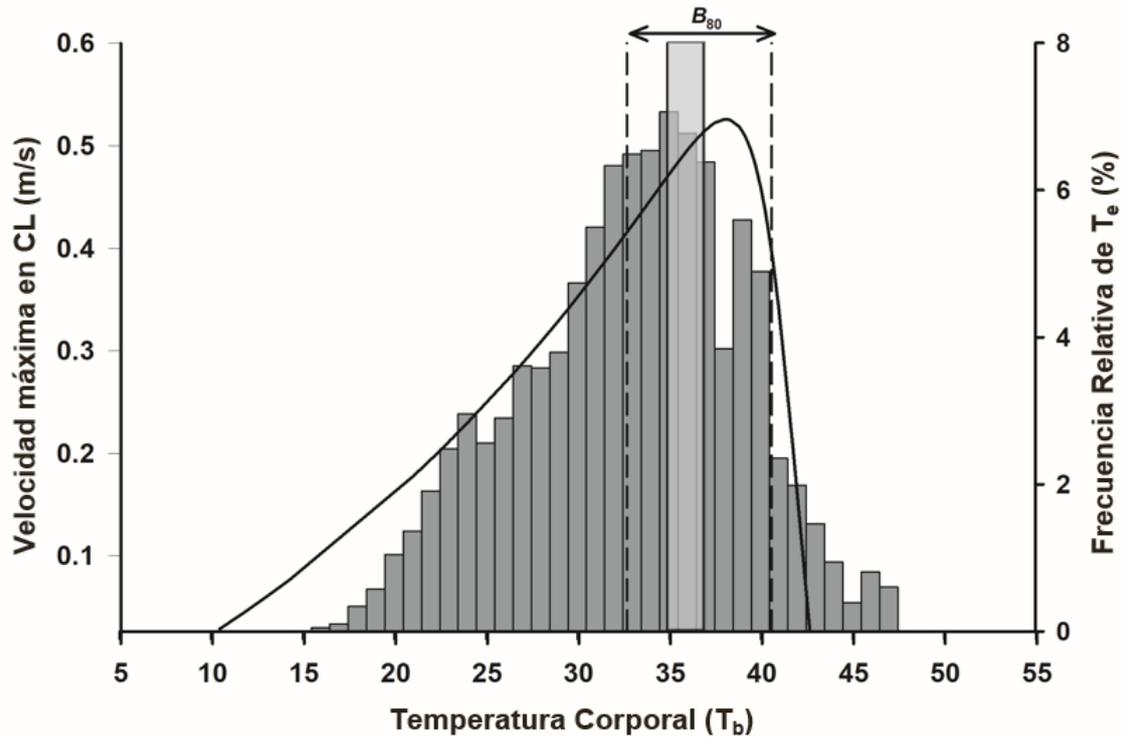


Figura 3.9. Curvas de rendimiento térmico para carreras cortas (SR) y carreras largas (LR) para *Liolaemus cuyumhue*. Las líneas punteadas verticales representan la amplitud del rendimiento (B_{80}) en CC y CL. Las barras grises representan la distribución de frecuencia porcentual de todas las temperaturas operativas (T_e) entre las horas de actividad. La barra gris clara representa el rango del punto de ajuste de las temperaturas corporales preferidas (T_{pref}) obtenidas en el laboratorio.

Efecto de la temperatura en la velocidad de carrera

Las curvas de rendimiento térmico mostraron un efecto de la temperatura sobre la velocidad para *L. cuyumhue*. La velocidad de carrera corta aumentó con la temperatura de 22 ° C a 39.5 ° C (Figura 3.9 y Figura 3.10). Las velocidades de carreras cortas difirieron entre las pruebas (LMM, $F = 16.55$, $P < 0.001$) (Figura 3.10). La velocidad en carreras largas aumentó con la temperatura de 22 ° C hasta su máxima a 36 ° C (Figura 3.9 y Figura 3.10). Hubo diferencias (LMM, $F = 23.43$, $P < 0.001$) en la velocidad entre las pruebas (Figura 3.10).

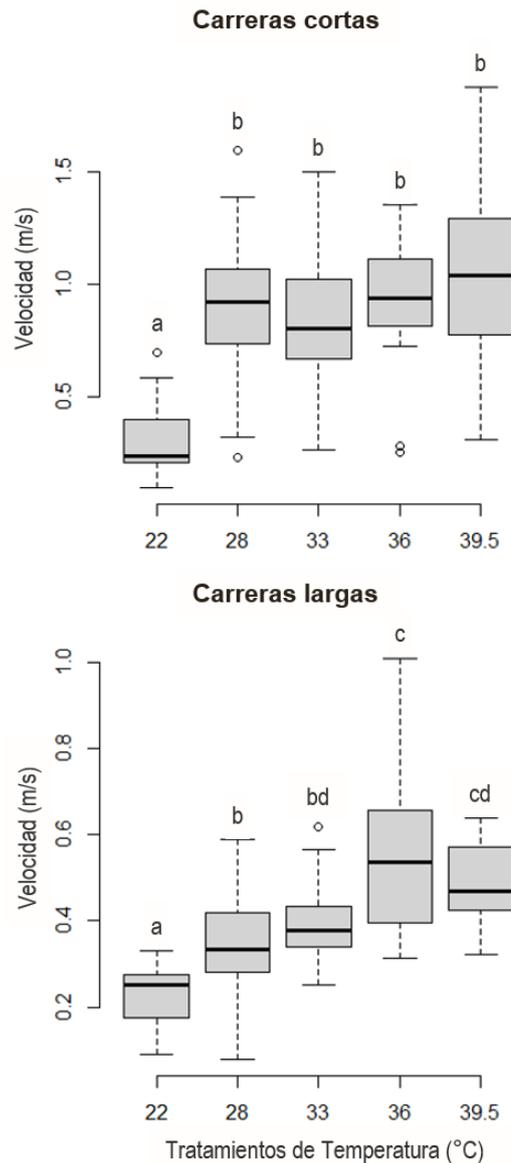


Figura 3.10. Gráficos de caja que indican la mediana, percentil 25 y 75, y extremos de las velocidades máximas de carreras cortas y carreras largas de *Liolaemus cuyumhue* en los cinco tratamientos de temperatura (22, 28, 33, 36 y 39,5 ° C). Las letras (a, b, c, d) indican diferencias entre los tratamientos de temperatura (prueba post hoc de Tukey $P < 0.05$).

Fisiología térmica de *L. cuyumhue*, efectividad de la termorregulación y vulnerabilidad frente al calentamiento global

La T_{pref} media de *L. cuyumhue* fue 35.9 ± 1.43 ° C con un rango de punto de ajuste de 34.8–36.8 ° C (Figura 3.8). Para el rango intercuartil de T_{pref} , el 80% de las T_{bs} de *L. cuyumhue* estaban por debajo de este rango y el 20% dentro de él. En el caso del T_e , el 13.4% estaba dentro del rango intercuartil de T_{pref} , el 66.5% por debajo y el 24% por encima (Figura 3.8). La T_{pref} fue similar a T_o para CC (CC: prueba de rango con signo de Wilcoxon: $W = 137$; $P = 0.09$); en contraste, T_o para CL fue mayor que T_{pref} (prueba t pareada: $t = 4.86$; $P < 0.001$). Las temperaturas críticas mínimas y máximas medias fueron 12.6 ± 1.35 ° C y 42.2 ± 1.24 ° C, respectivamente. Nuestros resultados indicarían que *L. cuyumhue* es un termorregulador moderado durante el final de la temporada de verano ($E = 0.64$, $db = 2$, $de = 5.52$, $de - db = 3.52$). El resultado de los índices MST y TC se muestra en la Tabla 3.2.

Tabla 3.2. Márgenes de seguridad térmica (MST) de carreras cortas (CC) y carreras largas (CL), y los índices de tolerancia al calentamiento (TC) de *Liolaemus cuyumhue* bajo diferentes valores de T_e (valores medios de todos los modelos, valores medios de los modelos de sombra y valores medios de modelos al sol).

	MST _{CC} (°C)	MST _{CL} (°C)	TC (°C)
T_e, media	5.0	5.4	9.3
T_e, sombra	8.9	9.3	13.2
T_e, sol	2.6	3.0	6.9

DISCUSIÓN

Este es el primer estudio que describe el rendimiento locomotor y los posibles efectos del calentamiento global en una especie del grupo *wiegmannii*, y particularmente en la críticamente amenazada *Liolaemus cuyumhue*. Nuestro trabajo sugiere que *L. cuyumhue* no se encuentra actualmente bajo estrés ambiental ni excede sus límites térmicos, sino que se está termorregulando por debajo de T_{pref} para evitar el sobrecalentamiento, y que un aumento de la temperatura ambiental superior a 3.5 ° C (predicho por los modelos de cambio climático; Barros et al., 2014) afectará fuertemente el uso de microhábitats con exposición directa al sol.

La temperatura corporal media preferida de *Liolaemus.cuyumhue* (35.9 ° C) es más baja que la de otras especies del grupo *wiegmannii*, como *L. multimaculatus* (37.2 ° C; Stelatelli et al. 2020), *L. wiegmannii* (38.1 ° C; Stelatelli et al. 2013), pero similar a de *L. riojanus* (36.2 ° C; Cruz et al. 2014). Este resultado está de acuerdo con Rodríguez-Serrano et al. (2009), quien sugirió que la biología térmica en el género *Liolaemus* varía con un gradiente ecológico de temperatura ambiente. Por lo tanto, durante el verano, *L. cuyumhue* probablemente alcanzaría un umbral más allá del cual los riesgos de sobrecalentamiento superan los beneficios de la termorregulación para lograr su T_{pref} . En consecuencia, durante el período más caluroso del año, *L. cuyumhue* puede preferir permanecer en la sombra, manteniendo la temperatura corporal ligeramente por debajo de T_{pref} (como el 80% de los individuos en este estudio) en lugar de exponerse al sol directo, lo cual podría aumentar rápidamente la T_b y alcanzar temperaturas letales (Grant y Dunham 1988). Este comportamiento termorregulador también se ha registrado en *Pedioplanis husabensis* del desierto de Namib (Kirchhof et al. 2017), y es opuesto al comportamiento expresado por *Phrynosoma goodei*, del desierto de Sonora, donde la T_b nunca está por debajo de T_{pref} (Lara-Resendiz et al. al. 2014). Además, es importante señalar que la T_{pref} no es una variable inmutable, sino que puede variar temporal, espacialmente y en diferentes momentos del ciclo de vida de un organismo (Andrews 1998; Stelatelli et al. 2013; Astudillo et al. 2019; Stelatelli et al. 2020).

Con respecto a la sensibilidad térmica del rendimiento locomotor, nuestros resultados apoyan la hipótesis de que al menos para las carreras de velocidad (CC) la temperatura óptima (36.9 ° C) ha coevolucionado con la T_{pref} . Esto significa que *L. cuyumhue* tiene una adaptación óptima para carreras de velocidad, similar al gecko nocturno simpático *Homonota darwinii* (Ibargüengoytía et al. 2007; Aguilar y Cruz 2010). Sin embargo, T_o para carreras largas (38.3 ° C) fue más alto que T_{pref} . En este sentido, Martin y Huey (2008) encontraron que existe una estrecha relación entre T_{pref} y T_o , pero que las preferencias térmicas no necesariamente deben coincidir con las temperaturas óptimas para el fitness. En consecuencia, la condición física total a lo largo del tiempo podría maximizarse al centrar las preferencias térmicas en una temperatura por debajo de T_o , como observamos en nuestros resultados para carreras largas. Además, es importante señalar

que las temperaturas óptimas probablemente serán diferentes para la digestión, la fuerza de mordida, los procesos reproductivos y otros desempeños fisiológicos esenciales con rangos de temperatura óptimos más estrechos (Angilletta *et al.* 2002a).

La velocidad para carreras largas aumentó con la temperatura en casi todos los tratamientos de temperatura (Figura 3.10), en contraste con Angilletta *et al.* (2002b) cuyos autores encontraron en *Sceloporus undulatus* que la velocidad no se ve afectada por la temperatura en un amplio rango, entre 27.5 y 38 ° C. En el caso de las carreras de velocidad, la única diferencia se encontró entre la prueba a 22 ° C y todas las demás temperaturas; por lo que parece haber un amplio rango de temperaturas corporales en las que el rendimiento locomotor para carreras de velocidad es alto y similar (28-39.5 ° C). Por lo tanto, *L. cuyumhue* selecciona temperaturas corporales que optimizan las carreras de velocidad en un amplio rango térmico, lo que podría proporcionar una mayor capacidad para escapar de los depredadores y optimizar la adquisición de alimentos, entre otras actividades sociales (Fernández *et al.* 2011; Cabezas-Cartes *et al.* 2014; Gómez Alés *et al.* 2018). Miles *et al.* (2001) encontraron resultados similares para las lagartijas de lava de Galápagos (*Microlophus albemarlensis*) que habitan áreas abiertas con poca sombra (similar a nuestro sitio de estudio), donde la velocidad de carrera es fundamental para evitar depredadores. Además, Kubisch *et al.* (2011) encontraron que la carrera corta de velocidad es el tipo de carrera más utilizado y el más importante para *L. pictus argentinus*. Además, la velocidad de las carreras de velocidad fue mayor que la velocidad de las carreras largas en otras especies de *Liolaemus* (Fernández *et al.* 2011; Kubisch *et al.* 2011; Gómez Alés *et al.* 2018). Las preferencias por las carreras cortas pueden responder no solo a las condiciones ambientales externas, sino también a las limitaciones fisiológicas, por ejemplo, el tipo de fibra muscular presente en los músculos de las extremidades traseras, entre otras (Kingsolver y Huey 2003; Fernández *et al.* 2011; Fuller *et al.* 2011).

En cuanto a la efectividad de la termorregulación ($E = 0.64$), *L. cuyumhue* puede comportarse como un termorregulador moderado durante el final de la temporada de verano. El valor del índice de calidad térmica ($de = 5.52$) es similar al calculado para Stelatelli *et al.* (2020) en poblaciones de *L. multimaculatus*, que también vive en ambientes de dunas con perturbaciones antropogénicas. Es importante señalar que en nuestro estudio las T_b s se observaron solo en un día a fines del verano, y que pueden cambiar durante el año, ya que se ha registrado que la estacionalidad es un factor importante que afecta la temperatura corporal de las especies de lagartijas templados (Stelatelli *et al.* 2018; Downes y Shine 1998). El uso selectivo de microhábitats, es decir, refugiarse al mediodía en parcelas con vegetación, puede permitir la evasión de las temperaturas máximas críticas al tiempo que mejora las actividades vitales mencionadas anteriormente (Rocha 1995; Liz *et al.* 2019). Según Sartorius *et al.* (2002), los matorrales xéricos en los desiertos son ideales para la termorregulación de las lagartijas porque la

escala espacial de variación térmica es a menudo pequeña y no se requieren movimientos entre macrohábitats para cambiar el estado térmico. Además, específicamente las lagartijas seleccionan sitios parcialmente sombreados en los períodos más cálidos del día y adoptaron posturas elevadas para promover la pérdida de calor a través del movimiento del aire, en contraste con otras especies que se mueven de áreas abiertas a áreas sombreadas para evitar el sobrecalentamiento en los períodos más cálidos del día (Bujes y Verrastro 2008; Block *et al.* 2013; Maia-Carneiro y Rocha 2013). En este sentido, para *L. cuyumhue* el comportamiento termorregulador y el uso de microhábitats, específicamente sombreados, son la única forma de amortiguar las condiciones estresantes del ambiente de baja calidad térmica que habitan.

En referencia a nuestra última hipótesis, sobre el efecto que podría tener el calentamiento global sobre *L. cuyumhue*, nuestros resultados sugieren que esta especie se vería afectada por este fenómeno. A pesar del alto índice de tolerancia al calentamiento (TC = 9.31), los márgenes de seguridad térmica muestran que si las últimas predicciones del IPCC son correctas (un aumento de 3.5 ° C entre los años 2016 y 2035 para nuestro sitio de estudio), entonces *L. cuyumhue* estará obligada a evitar los microhábitats expuestos al sol para mantener su rendimiento dentro de valores óptimos. Para sobrevivir, *L. cuyumhue* va a depender del acceso a refugios durante las temperaturas extremas estacionales y diarias (Sunday *et al.* 2014); como consecuencia, se espera que disminuya el tiempo y el espacio disponibles para que las lagartijas realicen actividades vitales (Sinervo *et al.* 2010; Logan *et al.* 2013). Estudios recientes sugieren que los organismos ectotérmicos de ambientes desérticos tienen una alta probabilidad de extinción bajo las tasas actuales de calentamiento global porque es poco probable que tengan un cambio adaptativo suficientemente rápido en T_b para amortiguar esos cambios en la temperatura ambiente (Deutsch *et al.* 2008; Sinervo *et al.* 2010). Además, Li *et al.* (2017) sugiere que este riesgo difiere entre las especies del desierto, con mayor riesgo para aquellas que tienen márgenes de seguridad térmica más estrechos, como es el caso de *L. cuyumhue* en comparación con *Eremias argus*, *E. multiocellata* y *Phrynocephalus przewalskii* del desierto chino de Hobq. Además, según varios autores, las especies de latitudes medias áridas (20-40 ° S) pueden ser más vulnerables al calentamiento climático que las especies tropicales debido a la mayor variabilidad térmica en las zonas templadas, lo que aumentaría la incidencia de temperaturas letales (Clusella-Trullas *et al.* 2011; Vasseur *et al.* 2014; Kubisch *et al.* 2016), pero esto no se observa en nuestros resultados. En este sentido, la tolerancia al calentamiento fue menor y el margen de seguridad térmica fue similar a cuatro especies tropicales de *Anolis* (TC = 3.1-7.8 ° C, MST = 1.5-5.5 ° C; Logan *et al.* 2013) comparadas con los de *L. cuyumhue*.

Lamentablemente, *L. cuyumhue* ya está evitando la exposición directa al sol durante las temperaturas extremas del día, por lo que, dado el escenario de cambio climático futuro, la

disponibilidad de microhábitats adecuados para la termorregulación podría verse comprometida, aumentando su vulnerabilidad. Actualmente, la mayor parte de la distribución de *L. cuyumhue* sufre un alto impacto antropogénico y la falta de cualquier tipo de protección para este entorno esencial, lo que hace que nuestros hallazgos sobre su capacidad para hacer frente a las amenazas de temperatura sean particularmente importantes. Por tanto, teniendo en cuenta su estricto endemismo, y los valores de TC y MST en sombra, podemos señalar la importancia de los microhábitats para la persistencia de esta especie y en consecuencia la importancia de implementar medidas urgentes para proteger los hábitats idóneos actuales que sustentan las poblaciones de *L. cuyumhue*. En conclusión, de manera similar a otros estudios, mostramos que la calidad de los microhábitats es fundamental para la persistencia de las lagartijas del desierto (Flesch *et al.* 2017; Huey y Pianka 2018). Las futuras actividades de investigación deben enfocarse en estudiar aspectos básicos de la biología como la alimentación, la reproducción y el uso del espacio para la implementación de un plan de manejo apropiado para esta especie. Asimismo, son necesarios estudios de la plasticidad fisiológica de esta especie como respuesta a corto plazo para superar el calentamiento global.

CONCLUSIONES GENERALES

La Herpetofauna del Bajo del Añelo está constituida por un conjunto inusualmente alto de especies, incluyendo tres endemismos. La alta presión antrópica en el lugar pone en peligro uno de los ambientes más diversos del Monte suroccidental lo cual queda evidenciado por resultados obtenidos en este estudio. El objetivo de la primera parte de nuestro estudio estuvo destinado a realizar una estimación inicial de la biodiversidad y realizar de los efectos de la perturbación del hábitat por actividades relacionadas a la explotación de gas y petróleo. El ensamble del Sitio 3 es el que presenta mayores valores de riqueza, diversidad y abundancia relativa de lagartijas, además de ser el sitio que presenta menores fuentes de disturbio antrópico, menor tránsito de vehículos por día y mayor cobertura vegetal en uno de sus lados. Por el contrario, los resultados de los capítulos I y II apuntan al Sitio 2 como el sitio con mayores fuentes de disturbio y degradación, pudiendo albergar poblaciones en decrecimiento, pero estudios adicionales serían necesarios para poder confirmar esta hipótesis. Adicionalmente y en comparación con otros ambientes dentro de la provincia fitogeográfica del Monte, nuestros sitios de estudio presentan una gran riqueza de especies de lagartijas (Kass 2020; Cabrera 2021), pudiendo ser considerado uno de los puntos caliente de biodiversidad de reptiles dentro de la región.

A pesar de la casi ausencia de datos de historia natural de *Liolaemus cuyumhue*, pudimos recolectar datos básicos de ausencia/presencia y estudiar su distribución actual y potencial en el capítulo II. Gracias a estos resultados pudimos concluir que el hábitat de esta especie está restringido a pequeños parches aislados dentro de un área grande y fuertemente impactada por la actividad humana. Debido a que *L. cuyumhue* no se había descripto formalmente antes del inicio del desarrollo de la explotación de gas y petróleo en la región, no podemos saber si ya ha sido impactado por estas actividades, pero es estrictamente endémico de estos hábitats geográficamente restringidos.

El estudio de la ecología térmica de *L. cuyumhue* nos permitió conocer su gran capacidad para lidiar con temperaturas extremas, principalmente presentando temperaturas corporales inferiores a su temperatura preferida. También se pudo evidenciar que en todos los microhábitats de *L. cuyumhue* los valores máximos exceden la tolerancia crítica máxima de la especie, indicando que los horarios de actividad de la especie ya se encuentran condicionados por las altas temperaturas y la evasión de la exposición directa al sol durante estos horarios. Un incremento de la temperatura ambiental superior a 3.5 °C entre los años 2016 – 2035 afectará fuertemente el uso de microhábitats con exposición directa al sol. En este sentido, para *L. cuyumhue* el comportamiento termorregulador y el uso de microhábitats, específicamente sombreados, son la única forma de amortiguar las condiciones estresantes del ambiente de baja calidad térmica que habitan.

La situación actual dentro de la mayor parte de la distribución de *L. cuyumhue* junto con la falta de cualquier tipo de protección para este entorno, hace que nuestros hallazgos sobre su capacidad para hacer frente a las amenazas de temperatura sean particularmente importantes. Por tanto, teniendo en cuenta su estricto endemismo, y los valores de TC y MST en sombra, podemos señalar la importancia de los microhábitats para la persistencia de esta especie y en consecuencia la importancia de implementar medidas urgentes para proteger los hábitats idóneos actuales que sustentan las poblaciones de *L. cuyumhue*, de manera tal de no empeorar su situación actual de vulnerabilidad.

En conclusión, creemos que *Liolaemus cuyumhue* podría ser una especie eficiente para ser considerada paraguas de estos ambientes tan particulares, ya que la misma se encuentra en abundancia dentro de ellos. De todos modos, esta temática debería ser explorada más en profundidad, ya que no se ha llegado a un consenso claro acerca de los criterios que debe cumplir una especie paraguas, como el tamaño corporal, home range, sensibilidad a los disturbios, entre otros (Runge *et al.* 2019). En este caso en particular, creemos que para complementar esta información, nuevos estudios deberían evaluar si efectivamente sus poblaciones son menores en los sitios degradados vs. no degradados. La ausencia de replicas no nos permite confirmar si la alta densidad en el Sitio 2 es producto de una tolerancia de esta especie a la degradación, de una población sumidero o simplemente de una mayor tasa de captura en las trampas debido a la búsqueda de refugios. Asimismo, *L. cuyumhue* no deja de ser una especie carismática y críticamente amenazada, cuya conservación ha llegado a tomar gran importancia a lo largo de los años; el uso del concepto de especie paraguas para enfatizar los beneficios colaterales para los ecosistemas puede aumentar el valor percibido de la acción para proteger esa especie, aumentando su atractivo como especie y permitiendo el acceso a recursos adicionales y agendas políticas (Runge *et al.* 2019). Es por ellos que creemos que la protección de los ambientes que habita no podría ser de ninguna forma perjudicial para la fauna asociada, mientras se construyan nuevas vías de conocimiento para tomar mejores decisiones de conservación en la región, como la identificación de grupos de especies sombrillas (Berglind 2004).

PROPUESTA DE CONSERVACIÓN PARA *LIOLAEMUS CUYUMHUE*

En base a nuestros resultados, creemos necesario marcar algunas líneas de partida para la conservación de *Liolaemus cuyumhue*.

Áreas prioritarias

A partir de las 16 localidades de *L. cuyumhue* identificadas, se podría hacer una evaluación sistemática del estado de conservación cada una y así seleccionar las más idóneas para proteger estos ambientes. Creemos que deberían ser clausuras estrictas, donde ni el ganado ni ningún tipo de actividad relacionada a la explotación petrolera deberían permitirse. A su vez sería recomendable acompañar esta selección con un relevamiento de toda la biodiversidad, para inventir los recursos de la mejor manera posible.

Monitoreo

Creemos necesario monitorear las poblaciones identificadas de *L. cuyumhue* para poder identificar las tendencias en sus poblaciones a tiempo. Además, las futuras actividades de investigación deberían centrarse en otros atributos básicos de la historia de la vida, incluida la alimentación, la reproducción, la viabilidad de la población y la conectividad del hábitat, como base científica para la implementación de estrategias de conservación apropiadas para estos hábitats únicos.

Autoridades de aplicación

Es fundamental que las autoridades de aplicación en la Provincia de Neuquén, la Subsecretaría de Ambiente, Dirección de Fauna y Dirección de Áreas Naturales Protegidas, trabajen en conjunto con las secciones de ambiente de las empresas que operan en el Bajo de Añelo, para poder articular un plan de manejo en conjunto, unificar recursos y velar por la conservación de *Liolaemus cuyumhue* y sus hábitats asociados.

Capacitaciones

Consideramos fundamental capacitar a todo el personal de las operadoras petroleras y a los puesteros que viven en interacción constante con estos ambientes. Para que actúen en concordancia con la conservación de todas las especies presentes. Sumado a esto, creemos que se podría lograr una colaboración entre las personas que pasan más tiempo en el campo y los investigadores a partir de una correcta identificación al menos de *L. cuyumhue*, así como brindar un registro fotográfico y la geolocalización del individuo registrado.

Restauración

Es necesario iniciar estudios y acciones sobre la restauración de este tipo de ecosistemas. Principalmente aquellos ambientes identificados con presencia de la especie y con un alto grado de degradación. De esta manera intentar mantener la estructura metapoblacional de la *L. cuyumhue*.

Centro de interpretación

Por último, nos parece apropiada la posibilidad de implementar un centro de interpretación de las especies del Monte neuquino, ya que esta muy arraigada en la cultura regional, la idea del Monte como un desierto sin valor alguno más que el de ser explotado. Un centro de interpretación nos permitirá más fácilmente llegar a los sistemas educativos de la región y revalorizar estos ambientes tan ricos e inexplorados. A la vez que atraerá a muchas personas con la intención de acceder y fotografiar a estas especies tan desconocidas para la mayoría.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham E, Del Valle, H, Roig F, Torres L, Ares J, Coronato F y Godagnone R. 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144–153.
- Acosta JC. 2013. Monitoreo de parámetros estructurales de un ensamble de saurios del monte de San Juan, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba.
- Agarwal I, Goyal SP y Qureshi Q. 2015. Lizards of the Thar Desert—Resource partitioning and community composition. *Journal of Arid Environments* 118:58–64.
- Aguilar R y Cruz FB. 2010. Refuge Use in a Patagonian Nocturnal Lizard, *Homonota darwini*: The Role of Temperature. *Journal of Herpetology* 44(2):236–241.
- Aguirre Calderón OA, Corral Rivas J, Vargas Larreta B, Jiménez Pérez J. 2008. Evaluación de modelos de diversidad-abundancia del estrato arbóreo en un bosque de niebla. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31:281–289.
- Anderson S y Marcus LF. 1992. Aerography of Australian tetrapods. *Australian Journal of Zoology* 40(6):627–651.
- Anderson RP, Gómez-Laverde M y Peterson AT. 2002. Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. *Global Ecology and Biogeography* 11(2):131–141.
- Andrew NR, Hart RA, Jung MP, Hemmings Z y Terblanche JS. 2013. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *Journal of Insect Physiology* 59(9): 870–880.
- Andrews RM. 1998. Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology* 23(6):329–334.
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH y Navas AC. 2002a. The evolution of thermal physiology in endotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249–268.
- Angilletta MJ, Hill T y Robson MA. 2002b. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: A case study of the eastern fence lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Thermal Biology* 27(3):199–204.

- Angilletta MJ, Bennett AF, Guderley H, Navas CA, Seebacher F y Wilson RS. 2006. Coadaptation: A unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology* 79(2):282–294.
- Araújo MB, Pearson RG y Rahbek C. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28(5):693–695.
- Astudillo G, Córdoba M, Gomez Alés R, Acosta JC y Villavicencio HJ. 2019. Termorregulación de la lagartija *Liolaemus chacoensis* (Squamata : Liolaemidae) durante su ciclo reproductivo, en el Chaco occidental, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 67(6):1505–1519.
- Attum OA y Eason PK. 2006. Effects of vegetation loss on a sand dune lizard. *The Journal of wildlife management* 70(1):27–30.
- Avila LJ. 2016. *Liolaemus cuyumhue*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016:e.T56052426A56052434. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20161.RLTS.T56052426A56052434.en>. Downloaded on [02/07/20]. [<https://www.iucnredlist.org/species/56052426/56052434>].
- Avila LJ, Morando M, Perez DR y Sites JW. 2009. A new species of *Liolaemus* from Añelo sand dunes, northern Patagonia, Neuquén, Argentina, and molecular phylogenetic relationships of the *Liolaemus wiegmanni* species group (Squamata, Iguania, Liolaemini). *Zootaxa* 2234(1):39–55.
- Bachman S, Moat J, Hill AW, de la Torre J y Scott B. “Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: geospatial conservation assessment tool.” (2011). *In*: Smith V, Penev L (Eds) e-Infrastructures for data publishing in biodiversity science. *ZooKeys* 150:117–126.
- Barros VR, Boninsegna JA, Camilloni IA, Chidiak M, Magrín GO y Rusticucci M. 2014. Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 6(2):151–169.
- Basaldúa A. 2018. Geología del sector de la Sierra Auca Mahuida, departamentos de Añelo y Pehuenches, provincia del Neuquén. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. https://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nGEO001127_Basaldua.
- Barnosky AD, Matzke N, Tomiya S, Wogan GOU, Swartz B, Quental TB, Marshall C, McGuire JL, Lindsey EL, Maguire KC, Mersey B y Ferrer EA. 2011. Has the Earth’s sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471(7336):51–57.
- Bauwens D, Hertz PE y Castilla AM. 1996. Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology* 77(6):1818–1830.

- Beebee TJC y Griffiths RA. 2005. The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation* 125:271–285.
- Beebee TJC, Wilkinson JW y Buckley J. 2009. Amphibian declines are not uniquely high amongst the vertebrates: Trend determination and the British perspective. *Diversity* 1:67–88.
- Beltrán A. 1997. Caracterización microclimática del Distrito Occidental de la estepa patagónica. Tesis de Maestría. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires. 119 pp.
- Ben-Ezra E, Bulté G y Blouin-Demers G. 2008. Are locomotor performances coadapted to preferred basking temperature in the northern map turtle (*Graptemys geographica*)?. *Journal of Herpetology* 42(2):322–331.
- Berglind SÅ. 2004. Area-Sensitivity of the Sand Lizard and Spider Wasps in sandy pine heath forests: umbrella species for early successional biodiversity conservation?. *Ecological Bulletins* 51:189-207.
- Besson AA y Cree A. 2010. A cold-adapted reptile becomes a more effective thermoregulator in a thermally challenging environment. *Oecologia* 163(3):571–581.
- Bisigato A y Bertiller M. 1997. Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36:639–653.
- Bisigato A y Bertiller M. 2020. Vegetation of Patagonia. *In* Lizards of Patagonia: Diversity, Systematics, Biogeography and Biology of the Reptiles at the End of the World. (pp. 85-102). M. Morando y L. Avila (eds.). Springer, 432 pp.
2020. Lizards of Patagonia: Diversity, Systematics, Biogeography and Biology of the Reptiles at the End of the World. Springer. 432 pp.
- Block C, Stelatelli OA, García GO, Vega, LE y Isacch JP. 2013. Factors affecting the thermal behavior of the sand lizard *Liolaemus wiegmannii* in natural and modified grasslands of temperate coastal dunes from Argentina. *Journal of Thermal Biology* 38:560–569.
- Blouin-Demers G y Weatherhead PJ. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a thermally challenging environment. *Ecology* 82(11):3025–3043.
- Bogert CM. 1959. How Reptiles Regulate their Body Temperature. *Scientific American* 200(4):105–120.
- Böhm M, Collen B, Baillie JEM, Bowles P, Chanson J, Cox N, Hammerson G, Hoffmann M, Livingstone SR, Ram M *et al.* 2013. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157:372–385.

- Böhm M, Williams R, Bramhall HR, Mcmillan KM, Davidson AD, Garcia A, Bland LM, Bielby J y Collen B. 2016. Correlates of extinction risk in squamate reptiles: The relative importance of biology, geography, threat and range size. *Global Ecology and Biogeography* 25(4):391–405.
- Bolognani M, Dolso A, Uberti L y Baletka, L. 2011. Operaciones de logging a cable, especialmente con herramientas de resonancia magnética, en pozos altamente desviados en el bloque de Aguada Pichana, Neuquén. Planeamiento, construcción y evaluación. VIII Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos. Mar del Plata 149–162.
- Borges-Landáez PA y Shine R. 2003. Influence of Toe-Clipping on Running Speed in *Eulamprus quoyii*, an Australian Scincid Lizard. *Journal of Herpetology* 37:592–595.
- Bosch J, Carrascal LM, Duran L, Walker S y Fisher MC. 2007. Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of central. Spain. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 274(1607):253–260.
- Breusch TS, y Pagan AR. 1979. A simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometric Society* 47(5):1287–1294.
- Brizio MV y Pérez DR. 2021. Lagartijas: ¿“pasajeras” o “impulsoras” en los procesos de restauración? Una revisión y perspectivas. *Multequina*. ISSN:1852-7329.
- Brizio MV, Rodriguez Araujo ME y Avila LJ. 2021. *Chelonoidis chilensis* (Argentine Tortoise): geographic distribution. *Herpetological Review* 52(3):572.
- Brizio MV, Cabezas-Cartes F, Fernández JB, Gómez Alés R y Avila LJ. 2021. Vulnerability to global warming of the critically endangered Añelo Sand Dunes Lizard (*Liolaemus cuyumhue*) from the Monte Desert, Patagonia Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 99(9):773–782.
- Brook BW, Sodhi NS, Bradshaw CJA. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23:453–460.
- Brusch GA, Taylor EN y Whitfield SM. 2016. Turn up the heat: Thermal tolerances of lizards at La Selva, Costa Rica. *Oecologia* 180(2):325–334.
- Bujes CS y Verrastro L. 2008. Annual activity of the lizard *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Liolaemidae) in the coastal sand dunes of southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 98(1):156–160.
- Busso CA y Bonvissuto GL. 2009. Structure of vegetation patches in northwestern Patagonia, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 18(11):3017–3041.
- Cabezas-Cartes F, Kubisch EL y Ibagüengoytía NR. 2014. Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia,

- Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 321(3):164–172.
- Cabezas-Cartes F, Fernández JB, Duran F y Kubisch EL. 2019. Potential benefits from global warming to the thermal biology and locomotor performance of an endangered Patagonian lizard. *PeerJ* 7.
- Cabrera MP y Scrocchi GJ. 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* 30: 459–470.
- Cabrera MP. 2021. Effects of the hábitat alteration on three lizard species in Santa María, Catamarca, Argentina. *Herpetological Conservation and Biology* 16(1):150–156.
- Ceballos G, Ehrlich PR, Barnosky AD, García A, Pringle RM y Palmer TM. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1(5):e1400253.
- Ceballos G, Ehrlich PR y Dirzo R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the national academy of sciences* 114:6089–6096.
- Cei JM. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. *Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie IV*, 527.
- Cei JM. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Monografie IV*, 949.
- Chapin FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC y Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Chebli G, Mendiberri H, Giusano A, Ibáñez G y Alonso J. 2011. El shale gas en la Provincia del Neuquén. *VIII Congreso de Exploración y Desarrollo de Hidrocarburos IAPG*: 8–12.
- Chukwuka CO, Virens J y Cree A. 2019. Accuracy of an inexpensive, compact infrared thermometer for measuring skin surface temperature of small lizards. *Journal of Thermal Biology* 84:285–291.
- Clarke KR. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18:117–143.

- Clusella-Trullas S, Blackburn TM y Chown SL. 2011. Climatic Predictors of Temperature Performance Curve Parameters in Ectotherms Imply Complex Responses to Climate Change. *The American Naturalist* 177(6):738–751.
- Corbalán V, Tognelli MF, Scolaro y Roig-Juñent JA. 2011. Lizards as conservation targets in Argentinean Patagonia. *Journal for Nature Conservation* 19:60–67.
- Courchamp F, Fournier A, Bellard C, Bertelsmeier C, Bonnaud E, Jeschke JM y Russell JC. 2017. Invasion biology: specific problems and possible solutions. *Trends in ecology & evolution* 32(1): 13–22.
- Cruz FB, Moreno Azócar DL, Bonino MF, Schulte II JA, Abdala CS y Perotti MG. 2014. Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de *Liolaemus* (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Ecosistemas* 23(1):37–45.
- Del Vecchio S, Fantinato E, Silan G y Buffa G. 2019. Trade-offs between sampling effort and data quality in habitat monitoring. *Biodiversity and Conservation* 28(1):55–73.
- Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak, DC y Martin PR. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Science* 105(18):6668–6672.
- Dixo M y Metzger JP. 2009. Are corridors, fragment size and forest structure important for the conservation of leaf-litter lizards in a fragmented landscape? *Oryx* 43:435–442.
- Downes S y Shine R. 1998. Heat, safety or solitude? Using habitat selection experiments to identify a lizard's priorities. *Animal Behaviour* 55(5):1387–1396.
- Dudek K, Sajkowska Z, Gawalek M y Ekner-Grzyb A. 2015. Using body condition index can be an unreliable indicator of fitness: a case of sand lizard *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Sauria: Lacertidae). *Turkish Journal of Zoology* 39(1):182–184.
- El-Gabbas A, Baha El Din S, Zalat S y Gilbert F. 2016. Conserving Egypt's reptiles under climate change. *Journal of Arid Environments* 127:211–221.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE y Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions* 17(1):43–57.
- Endriss DA, Hellgren EC, Fox SF y Moody RW. 2007. Demography of an urban population of the Texas horned lizard (*Phrynosoma cornutum*) in central Oklahoma. *Herpetologica* 63(3):320–331.

- Escobar LE, Lira-Noriega A, Medina-Vogel G y Peterson AT. 2014. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9(1):221–229.
- Etheridge R. 1992. A new psammophilus lizard of the genus *Liolaemus* (Squamata: Tropiduridae) from northwestern Argentina. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 10:1–19.
- Etheridge R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Iguania: Tropiduridae) in northern Argentina. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 11(1):137–199.
- Etheridge R. 2000. A review of lizards of the *Liolaemus wiegmanni* group (Squamata, Iguania, Tropiduridae), and a history of morphological change in the sand-dwelling species. *Herpetological Monographs* 14:293–352.
- Etheridge R. 2001. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae) from Mendoza Province, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 15:3–15.
- Fahring L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515.
- Feinsinger P. 2001. *Designing Field Studies for Biodiversity Conservation*. Island Press, Washington, DC.
- Fernández JB, Smith J, Scolaro A y Ibargiengoytía NR. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36(1):15–22.
- Ferrante SB y Giuliani A. 2014. Hidrocarburos no convencionales en Vaca Muerta, Neuquén: ¿Recursos estratégicos para el autoabastecimiento energético en la Argentina del siglo XXI?(dossier). *Estado y Políticas Públicas* 2014(3):33–61.
- Ferreguetti AC, Pereira Ribeiro J, Bergallo HG, Rocha CFD (2018). Abundance, density and activity of *Salvator merianae* (Reptilia: Teiidae) and the effect of poaching on the site occupancy by the lizard in an Atlantic Forest Reserve, Brazil. *Austral ecology* 43(6):663–671.
- Fiori SM, Zalba SM. 2003. Potential impacts of petroleum exploration and exploitation on biodiversity in a Patagonian Nature Reserve, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 12(6):1261–1270.
- Fischer J, Lindenmayer DB y Cowling A. 2004. The challenge of managing multiple species at multiple scales: reptiles in an Australian grazing landscape. *Journal of Applied Ecology* 41(1):32–44.

- Fischer J, Lindenmayer DB, Barry S y Flowers E. 2005. Lizard distribution patterns in the Tumut fragmentation “Natural Experiment” in south-eastern Australia. *Biological conservation* 123(3): 301–315.
- Flesch AD, Rosen PC y Holm P. 2017. Long-term changes in abundances of Sonoran Desert lizards reveal complex responses to climatic variation. *Global Change Biology* 23(12):5492–5508.
- Fuller PO, Higham TE y Clark AJ. 2011. Posture, speed, and habitat structure: Three-dimensional hindlimb kinematics of two species of padless geckos. *Zoology* 114(2):104–112.
- Furnas BJ, Newton DS, Capehart GD y Barrows CW. 2019. Hierarchical distance sampling to estimate population sizes of common lizards across a desert ecoregion. *Ecology and Evolution* 9(6):3046-3058.
- Futuyma DJ y G Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. *Annual review of Ecology and Systematics* 19:207–233.
- Gallardo M. 1992. Las dunas litorales chilenas y su macrofauna acompañante. *Bosque* 13(1):49–52.
- Gardner TA, Barlow J y Peres CA. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138:166–179.
- Gaston KJ, Blackburn TM. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Malden, MA: Blackwell Science.
- Germano DJ y Williams DF. 2005. Population ecology of blunt-nosed leopard lizards in high elevation foothill habitat. *Journal of Herpetology* 39(1):1–18.
- Gibbons JW, Scott DE, Ryan TJ, Buhlmann KA, Tuberville TD, Metts BS, Greene JL, Mills T, Leiden Y, Poppy S y Winne CT. 2000. The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians. *BioScience* 50(8):653–666.
- Gómez Alés R, Acosta JC, Astudillo V, Córdoba M, Blanco GM y Miles D. 2018. Effect of temperature on the locomotor performance of species in a lizard assemblage in the Puna region of Argentina. *Journal of Comparative Physiology B* 188(6):977–990.
- Grant BW y Dunham AE. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69(1):167–176.
- Grootjans AP, Adema EB, Bekker RM y Lammerts EJ. 2008. Why coastal dune slacks sustain a high biodiversity. *In Coastal dunes* (pp. 85–101). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Guisan A y Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecological Letters* 8:993–1009.
- Guisan A, Tingley R, Baumgartner JB, Naujokaitis-Lewis I, Sutcliffe PR, Tulloch AIT, Regan TJ, Brotons L, McDonald-Madden E, Mantyka-Pringle C, Martin TG, Rhodes JR, Maggini R, Setterfield SA, Elith J, Schwartz MW, Wintle BA, Broennimann O, Austin M, Ferrier S, Kearney MR, Possingham HP y Buckley YM. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16(12):1424–1435.
- Hannah L, Midgley GF y Millar D. 2002. Climate change-integrated conservation strategies. *Global Ecology and Biogeography* 11:485–495.
- Hawlena D, Saltz D, Abramsky Z y Bouskila A. 2010. Ecological trap for desert lizards caused by anthropogenic changes in habitat structure that favor predator activity. *Conservation Biology* 24(3):803–809.
- Heinrichs JA, Lawler JJ, Schumaker NH, Wilsey CB, Monroe KC y Aldridge CL. 2018. A multispecies test of source–sink indicators to prioritize habitat for declining populations. *Conservation Biology* 32(3):648–659.
- Hertz PE. 1992. Evaluating thermal resource partitioning - By sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: a field test using null hypotheses. *Oecologia* 90(1):127–136.
- Hertz PE, Huey RB y Stevenson RD. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142(5):796–818.
- Hibbitts TJ, Painter CW y Holycross AT. 2009. Ecology of a population of the narrow-headed garter snake (*Thamnophis rufipunctatus*) in New Mexico: catastrophic decline of a river specialist. *The Southwestern Naturalist* 54(4):461–467.
- Hill JK y Hamer KC. 1998. Using species abundance models as indicators of habitat disturbance in tropical forests. *Journal of Applied Ecology* 35:458–460.
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH y Roberts C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters* 8(1):23–29.
- Hoffman M, Belant JL, Chanson JS, Cox NA, Lamoreux J, Rodrigues ASL, Schipper J y Simon NS. 2011. The changing fates of the world’s mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 366:2598–2610.
- Holm S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6:65–70.

- Hoover DL, Bestelmeyer B, Grimm NB, Huxman TE, Reed SC, Sala O, Seastedt TR, Wilmer H y Ferrenberg S. 2020. Traversing the wasteland: a framework for assessing ecological threats to drylands. *BioScience* 70(1):35–47.
- Hsieh TC, Ma KH y Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451–1456.
- Huey RB y Slatkin M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation *The Quarterly review of biology* 51(3):363–384.
- Huey RB. 1982. Biology of reptilia. *In: Temperature, Physiology, and the Ecology of Reptiles: 25–74.* Gans, C. y Pough, F. H. (Eds.). Academic Press, New York, New York.
- Huey RB y Bennett AF. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41(5):1098–1115.
- Huey RB, Deutsch CA, Tewksbury JJ, Vitt LJ, Hertz PE, Pérez HJÁ y Garland T. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1664):1939–1948.
- Huey RB y Pianka ER. 2018. Body temperature distributions of active diurnal lizards in three deserts: Skewed up or skewed down?. *Functional Ecology* 32(2):334–344.
- Ibargüengoytía N, Blanco G, Boretto J, Marinero J, Acosta JC y Villavicencio J. 2007. Reproductive biology and sexual dimorphism of a high-altitude population of the viviparous lizard *Phymaturus punae* from the Andes in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28(3):427–432.
- Ibargüengoytía NR, Medina SM, Fernández JB, Gutiérrez JA, Tappari F y Scolaro A. 2010. Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35(1):21–27.
- International Union for the Conservation of Nature (IUCN). 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-3. <https://www.iucnredlist.org>. Accessed on [28/09/2021].
- IPCC 2014. Climate change 2014. Synthesis report. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jayne BC y Bennett AF. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution* 44(5):1204–1229.
- Ji S, Lian X, Jiang Z, Li L, Bi J y Li C. 2017. Effects of Sand Grain Size on Habitat Selection in Steppe Toad-headed Lizard (*Phrynocephalus frontalis*). *Asian Herpetological Research* 8(2):123–130.

- Jones T y Cresswell W. 2010. The phenology mismatch hypothesis: are declines of migrant birds linked to uneven global climate change? *Journal of Animal Ecology* 79:98–108.
- Kacoliris FP, Berkunsky I, Williams JD. 2009. Methods for assessing population size in sand dune lizards (*Liolaemus multimaculatus*). *Herpetologica* 65:219–226.
- Kacoliris FP, Williams JD, Quiroga S, Molinari A y Vicente NS. 2011. Ampliación del conocimiento sobre uso de hábitat en *Liolaemus multimaculatus*, sitios de fuga. *Cuadernos de Herpetología* 25.
- Kacoliris FP, Velasco MA, Kass C, Kass N, Simoy V, Grilli PG, Martínez Aguirre T, Di Pietro DO, Williams JD y Berkunsky I. 2019. A management strategy for the long-term conservation of the Endangered sand-dune lizard *Liolaemus multimaculatus* in the Pampean coastal dunes of Argentina. *Oryx* 53(3):561–569.
- Kacoliris F, Minoli I, Kass C, Di Pietro DO. 2020. Conservation Concerns About the Southernmost Lizards of the World. In *Lizards of Patagonia* (pp. 407-422). Springer, Cham.
- Kass CA. 2020. Estudio sobre aspectos de la ecología del ensamble de lagartijas psamófilas del Parque Nacional Talampaya, provincia de La Rioja. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- Kass JM, Vilela B, Aiello-Lammens ME, Muscarella R, Merow C y Anderson RP. 2018. Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution* 9(4):1151–1156.
- Kingsolver JG y Huey RB. 2003. Introduction: The evolution of morphology, performance, and fitness. *Integrative and Comparative Biology* 43(3):361–366.
- Kirchhof S, Hetem RS, Lease HM, Miles DB, Mitchel D, McUller J, Rodel MO, Sinervo B, Wassenaar T y Murray IW. 2017. Thermoregulatory behavior and high thermal preference buffer impact of climate change in a Namib Desert lizard. *Ecosphere* 8 (12):e02033.
- Krebs C 2008. *The Ecological World View*. CSIRO Publishing, Colinwood, 574 pp.
- Kubisch EL, Fernández JB y Ibagüengoytía NR. 2011. Is locomotor performance optimised at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 36(6):328–333.
- Kubisch EL, Fernández JB y Ibagüengoytía NR. 2016. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (Squamata, Liolaemidae), a lizard from the cold temperate climate in Patagonia, Argentina. *Journal of Comparative Physiology B* 186(2):243–253.

- Labra A, Soto-Gamboa M y Bozinovic F. 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacaman desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 8(4):413–420.
- Labra A, Pienaar J y Hansen TF. 2009. Evolution of thermal physiology in *liolaemus* lizards: Adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist*. 174(2):204–220.
- Lara-Resendiz RA, Jezkova T, Rosen PC y Méndez-de-la-Cruz FR. 2014. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia* 35(1):161–172.
- Lara-Reséndiz RA, Gadsden H, Rosen PC, Sinervo B y Méndez-de-la-Cruz FR. 2015. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *Journal of Thermal Biology* 48:1–10.
- Leavitt DJ y Fitzgerald LA. 2013. Disassembly of a dune-dwelling lizard community due to landscape fragmentation. *Ecosphere* 4:97.
- Li SR, Wang Y, Ma L, Zeng ZG, Bi JH y Du WG. 2017. Thermal ecology of three coexistent desert lizards: Implications for habitat divergence and thermal vulnerability. *Journal of Comparative Physiology B* 187(7):1009–1018.
- Light T y Marchetti MP. 2007. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* 21:434–446.
- Liz AV, Santos V, Ribeiro T, Guimarães M y Verrastro L. 2019. Are lizards sensitive to anomalous seasonal temperatures? Long-term thermobiological variability in a subtropical species. *PLoS One* 14(12):1–16.
- Logan ML, Huynh RK, Precious RA y Calsbeek RG. 2013. The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology* 19(10):1–10.
- Lowe CH y Vance JH. 1955. Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science* 122(3158):73-74.
- Maccherini S, Bacaro G, Tordoni E, Bertacchi A, Castagnini P, Foggi B, Gennai M, Mugnai M, Sarmati S y Angiolini C. 2020. Enough is enough? Searching for the optimal sample size to monitor european habitats: A case study from coastal sand dunes. *Diversity* 12:138.
- Maelfat JP y Hendrickx F. 1998. Spiders as bio-indicators of antropogenic stress in natural and semi-natural hábitats in Flanders (Belgium): some recent developments. *In* P.A. Selden (ed.), *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*, Edinburgh 1997. Burnham Beeches: British Arachnological Society; 293–300.

- Maestre FT, Eldridge DJ, Soliveres S, Kéfi S, Delgado-Baquerizo M, Bowker MA, García-Palacios P, Gaitán J, Gallardo A, Lázaro R y Berdugo M. 2016. Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 47:215–237.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton university press.
- Magurran AE. 2005. Species abundance distributions: pattern or process?. *Functional Ecology* 19:177–181.
- Magurran AE y McGill BJ. 2011. *Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford: Oxford University Press.
- Maia-Carneiro T y Rocha CFD. 2013. Seasonal variations in behaviour of thermoregulation in juveniles and adults *Liolaemus lutzae* (Squamata, Liolaemidae) in a remnant of Brazilian restinga. *Behavioural processes* 100:48–53.
- Mann HB y Whitney DR. 1947. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* 18:50–60.
- Martin TL y Huey RB. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist* 171(3):102–118.
- Martins LF, Guimarães M y Verrastro L. 2017. Population estimates for the sand lizard, *Liolaemus arambarensis*: contributions to the conservation of an endemic species of southern Brazil. *Herpetologica* 73(1):55–62.
- Martori R, Cardinale L y Vignolo P. 1998. Growth in a population of *Liolaemus wiegmanni* (Squamata: Tropiduridae) in central Argentina. *Amphibia Reptilia* 19:293–301.
- Mazzoni E y Vazquez M. 2009. Desertification in Patagonia. Pp. 351–377. *In: Natural Hazards and Human-Exacerbated Disasters in Latin America: Special Volumes of Geomorphology*. Latrubesse, E. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, Netherlands.
- Medina M, Scolaro A, Méndez-de-la-Cruz F, Sinervo B, Miles DB y Ibarquengoytía N. 2012. Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37(8):579–586.
- Medina-Rangel GF, Cárdenas-Árevalo G. 2015. Relaciones espaciales y alimenticias del ensamblaje de reptiles del complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar (Colombia). *Papéis Avulsos de Zoologia* 55(10):143–165.

- Mesquita DO, Colli GR, Pantoja DL, Shepard DB, Vieira GH y Vitt LJ 2015. Juxtaposition and disturbance: disentangling the determinants of lizard community structure. *Biotropica* 47:595–605.
- Miles DB, Snell HL y Snell HM. 2001. Intrapopulation variation in endurance of Galapagos lava lizards (*Microlophus albemarlensis*): Evidence for an interaction between natural and sexual selection. *Evolutionary Ecology Research* 3(7):795–804.
- Morando M. y Avila L. 2020. *Lizards of Patagonia: Diversity, Systematics, Biogeography and Biology of the Reptiles at the End of the World*. Springer. 432 pp.
- Moreno Azócar DL, Vanhooydonck B, Bonino MF, Perotti MG, Abdala CS, Schulte JA y Cruz FB. 2013. Chasing the Patagonian sun: Comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171(4):773–788.
- Moreira-Muñoz A, Morales V y Muñoz-Schick M. 2012. Actualización sistemática y distribución geográfica de Mutisioideae (Asteraceae) de Chile. *Gayana. Botánica* 69(1):9–29.
- Morello J, Matteucci SD, Rodriguez AF y Silva ME. 2012. *Ecorregiones y complejos Ecosistémicos de Argentina*. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *M&T–Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. Zaragoza 84(922495):2.
- Moreno-Arias RA y Urbina-Cardona JN. 2013. Population dynamics of the Andean Lizard *A nolis heterodermus*: Fast-slow demographic strategies in fragmented dcubland landscapes. *Biotropica* 45(2):253-261.
- Ojeda RA, Borghi CE y Roig VG. 2002. Mamíferos de Argentina. Pp. 23–63. *In: Biodiversidad y conservación de mamíferos neotropicales*. Ceballos G. y J.A. Simonetti (Eds.). CONABIO, México.
- Oksanen J. 2009. *Vegan: Community Ecology Package*, R package version 1.15–4.
- Olave M, Avila LJ, Sites JW y Morando M. 2014. Multilocus phylogeny of the widely distributed South American lizard clade *Eulaemus* (*Liolaemini*, *Liolaemus*). *Zoologica Scripta* 43(4):323–337.
- Olave M, Avila LJ, Sites JW y Morando M. 2020. How important is it to consider lineage diversification heterogeneity in macroevolutionary studies? Lessons from the lizard family *Liolaemidae*. *Journal of Biogeography* 47(6):1–12.

- Oliveira JC, Pereira-Ribeiro J, Winck GR y Rocha CF. 2019. Lizard assemblages on sandy coastal plains in southeastern Brazil: An analysis of occurrence and composition, and the role of habitat structure. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 91.
- Olsson M. 1994. Why are sand lizard males (*Lacerta agilis*) not equally green?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35(3):169–173.
- Oyarzabal M, Clavijo J, Oakley L, Biganzoli F, Tognetti P, Barberis I, Maturó HM, Aragón R, Campanello PI, Prado D, Oesterheld M y León, R.J.C. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 040–063.
- Paruelo JM, Beltrán, A, Jobbágy E, Sala, OE y Golluscio RA. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8(2):85–101.
- Passos DC, Mesquita PCMD, Borges Nojosa DM. 2016. Diversity and seasonal dynamic of a lizard assemblage in a Neotropical semiarid habitat. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 51:19–28.
- Pearson RG y Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12(5):361–371.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M y Townsend Peterson A. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34(1):102–117.
- Peig J y Green AJ. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883–1891.
- Pelegrin N, Chani JM, Echevarria AL, Bucher EH. 2013. Habitat degradation may affect niche segregation patterns in lizards. *Acta oecologica* 51: 82–87.
- Pérez DR, Rovere AE y Farinaccio FM. 2010. Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Patagonia. Vazquez Mazzins Editores. Buenos Aires. 80 pp.
- Petroquímica. 2012. La producción de los 10 yacimientos más grandes del país se desplomó un 40% en 8 años. Disponible en: <https://www.revistapetroquimica.com/la-produccion-de-los-10-yacimientos-mas-grandes-del-pais-se-desplomo-un-40-en-ocho-anos/>. (último acceso en enero de 2019).

- Petroquímica. 2018. Planes para globalizar el gas. Disponible en: <https://www.revistapetroquimica.com/los-planes-para-globalizar-el-gas-neuquino/>. (último acceso en enero de 2019).
- Phillips SJ, Anderson RP y Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3-4):231–259.
- Pianka ER. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Analyses of the ecological niche and community structure. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Pielou EC. 1975. Ecological Diversity. John Wiley & Sons, Nueva York, EEUU. Pietrek
- Pinch FC y Claussen DL. 2003. Effects of temperature and slope on the sprint speed and stamina of the Eastern Fence Lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Herpetology* 37(4):671–679.
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Railsback SF, Stauffer HB y Harvey BC. 2003. What can habitat preference models tell us? Tests using a virtual trout population. *Ecological Applications* 13:1580–1594.
- Raxworthy CJ, Pearson RG, Rabibisoa N, Rakotondrazafy AM, Ramanamanjato JB, Raselimanana AP, Wu S, Nussbaums RA y Stone DA. 2008. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology* 14(8):1703–1720.
- Read JL. 1998. Are geckos useful bioindicators of air pollution? *Oecologia* 114:180–187.
- Rey Benayas, JM y Bullock JM. 2012. Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems* 15(6):883–899.
- Rocha CFD. 1995. Ecología termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de restinga do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 55:481–489.
- Rocha CFD. 1998. Population dynamics of the endemic tropidurid lizard *Liolaemus lutzae* in a tropical seasonal restinga habitat. *Ciencia e Cultura* 50:446–451.
- Rocha CFD, Siqueira CDC y Ariani CV. 2009. The endemic and threatened lizard *Liolaemus lutzae* (Squamata: Liolaemidae): current geographic distribution and areas of occurrence with estimated population densities. *Zoologia (Curitiba)* 26:454–460.
- Rodríguez MF, Leanza HA y Salvarredy Aranguren M. 2007. Hoja Geológica 3969-II, Neuquén, provincias del Neuquén, Río Negro y La Pampa. Instituto de Geología y Recursos Minerales. Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 370, 165 pp. Buenos Aires.

- Rodríguez-Serrano E, Navas CA y Bozinovic F. 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34(6):306–309.
- Roig FA, Roig-Juñent S y Corbalán V. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73(2):164–172.
- Roig-Juñent S, Flores G, Claver S, Debandi G y Marvaldi A. 2001. Monte Desert (Argentina): insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments* 47:77–94.
- Rodríguez-Rodríguez EJ, Carmona-González R y García-Cardenete L. 2018. Actualización de la distribución de los reptiles en la provincia de Sevilla. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 29(2):111–117.
- Ruiz MS, Quipildor AM, Bulacios Arroyo AL y Abdala CS. 2019. A new species of the *Liolaemus elongatus* group (Iguania: Liolaemidae) from Neuquén Province, Argentina, with comments on its genital morphology. *Cuadernos de Herpetología* 33(1):17-27
- Rundel P, Villagra PE, Dillon MO, Roig-Juñent SA y Debandi G. 2007. Arid and semi-arid ecosystems Pp. 158–183 *In: The Physical Geography of South America*. Veblen, T.T., K. Young, A.E. Orme (Eds.). Oxford University Press, London, England, United Kingdom.
- Runge CA, Withey JC, Naugle DE, Fargione JE, Helmstedt KJ, Larsen AE, Martinuzzi S y Tack JD. 2019. Single species conservation as an umbrella for management of landscape threats. *PloS one* 14(1):1–17.
- Ryberg WA, Hill MT, Painter CW y Fitzgerald LA. 2015. Linking irreplaceable landforms in a self-organizing landscape to sensitivity of population vital rates for an ecological specialist. *Conservation Biology* 29(3):888–898.
- Sarre S. 1995. Size and structure of populations of *Oedura reticulata* (Gekkonidae) in woodland remnants: regional distribution of a currently common species. *Australian Journal of Ecology* 20:288–298.
- Sartorius SS, Do Amaral JPS, Durtsche RD, Deen CM y Lutterschmidt WI. 2002. Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology* 80(11):1966–1976.
- Saunders DA y Hobbs RJ 1991. The role of corridors in nature conservation: what do we know and where do we go? Pages 421-427 *In: D. A. Saunders and R.J. Hobbs, editors. Nature conservation: the role of corridors*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, Australia.

- Saupe EE, Barve V, Myers CE, Soberón J, Barve N, Hensz CM, Peterson AT, Owens HL y Lira-Noriega A. 2012. Variation in niche and distribution model performance: the need for a priori assessment of key causal factors. *Ecological Modelling* 237:11–22.
- Scherer R, Schaarschmidt F. 2013. Simultaneous confidence intervals for comparing biodiversity indices estimated from overdispersed count data. *Biometrical Journal* 55:246–263.
- Scrocchi GJ. 2020. Los Reptiles del Monte. *Aves Argentinas* 58:22–27.
- Schulte-Hostedde AI, Millar JS, Hickling GJ. 2001. Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79:102–1029.
- Shapiro SS, y Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3–4):591–611.
- Simoës M, Romero-Alvarez D, Nuñez-Penichet C, Jiménez L y Cobos ME. 2020. General theory and good practices in ecological niche modeling: a basic guide. *Biodiversity Informatics* 15(2):67–68.
- Sinclair BJ, Marshall KE, Sewell MA, Levesque DL, Willett CS, Slotsbo S, Dong Y, Harley CDG, Marshall DJ, Helmuth BS y Huey RB. 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters* 19(11):1372–1385.
- Sinervo B, Méndez-de-la-Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M, Lara-Resendiz R, Martínez-Méndez N, Calderón-Espinosa ML, Meza-Lázaro RN, Gadsden H, Avila LJ, Morando M, De la Riva IJ, Sepulveda PV, Duarte Rocha CF, Ibarguengoytia N, Aguilar Puntriano C, Massot M, Lepetz V, Oksanen TA, Chapple DG, Bauer AM, Branch WR, Clobert J y Sites Jr. JW. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328(5980):894–899.
- Smolensky NL, Fitzgerald LA. 2011. Population variation in dune-dwelling lizards in response to patch size, patch quality, and oil and gas development. *The Southwestern Naturalist* 56(3):315–324.
- Soberón J y Peterson T. 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 359(1444):689–698.
- Sofaer HR, Jarnevich CS, Pearse IS, Smyth RL, Auer S, Cook GL, Edwards Jr. TC, Guala GF, Howard TG, Morissette JT y Hamilton H. 2019. Development and delivery of species distribution models to inform decision-making. *BioScience* 69(7):544–557.

- Stellatelli OA, Vega LE, Block C y Cruz FB. 2013. Effects on the thermoregulatory efficiency of two native lizards as a consequence of the habitat modification by the introduction of the exotic tree *Acacia longifolia*. *Journal of Thermal Biology* 38(3):135–142.
- Stellatelli OA, Villalba A, Block C, Vega LE, Dajil JE y Cruz FB. 2018. Seasonal shifts in the thermal biology of the lizard *Liolaemus tandiliensis* (Squamata, Liolaemidae). *Journal of Thermal Biology* 73:61-70.
- Stellatelli OA, Vega LE, Block C, Rocca C, Bellagamba PJ y Cruz FB. 2020. Latitudinal comparison of the thermal biology in the endemic lizard *Liolaemus multimaclatus*. *Journal of Thermal Biology* 88:102485.
- Stewart TA, Booth DT y Rusli MU. 2019. Influence of sand grain size and nest microenvironment on incubation success, hatchling morphology and locomotion performance of green turtles (*Chelonia mydas*) at the Chagar Hutang Turtle Sanctuary, Redang Island, Malaysia. *Australian Journal of Zoology* 66(6):356–368.
- Sunday JM, Bates AE, Kearney MR, Colwell RK, Dulvy NK, Longino JT y Huey RB. 2014. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(15): 5610-5615.
- Sunny A, González-Fernández A y D’Addario M. 2017. Potential distribution of the endemic imbricate alligator lizard (*Barisia imbricata imbricata*) in highlands of central Mexico. *Amphibia-Reptilia* 38(2):225–231.
- Svenning JC y Skov F. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7(7):565–573.
- Tingley R, Hitchmough RA y Chapple DG. 2013. Life-history traits and extrinsic threats determine extinction risk in New Zealand lizards. *Biological Conservation* 165:62–68.
- Urbina-Cardona JN, Olivares Pérez M, Reynoso VH. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61–75.
- Urbina-Cardona JN, Londoño Murcia MC, García Ávila DG. 2008. Dinámica espacio-temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Caldasia*:479–493.
- Van Damme R, Bauwens D y Verheyen RF. 1991. The Thermal Dependence of Feeding Behaviour, Food Consumption and Gut-Passage Time in the Lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. *Functional Ecology* 5:507–517.

- Vasseur DA, DeLong JP, Gilbert B, Greig HS, Harley CDG, McCann KS, Savage V, Tunney TD y O'Connor MI. 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281(1779):20132612.
- Vega LE, Bellagamba PJ y Fitzgerald LA. 2000. Long-term effects of anthropogenic habitat disturbance on a lizard assemblage inhabiting coastal dunes in Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 78(9):1653–1660.
- Verrastro L y Rauber RC. 2013. Reproducción de las hembras de *Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885, (Iguania, Liolaemidae) en la región sur de Brasil. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª época)* 22(2):84–98.
- Villamil J, Avila LJ, Morando M, Sites JW, Leaché AD, Maneyro R y Camargo A. 2019. Molecular Phylogenetics and Evolution Coalescent-based species delimitation in the sand lizards of the *Liolaemus wiegmanni* complex (Squamata : Liolaemidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 138:89–101.
- Walkup DK, Leavitt DJ, Fitzgerald LA. 2017. Effects of habitat fragmentation on population structure of dune-dwelling lizards. *Ecosphere* 8(3):e01729.
- Warner DA, Johnson MS y Nagy TR. 2016. Validation of body condition indices and quantitative magnetic resonance in estimating body composition in a small lizard. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 325(9):588–597.
- Warren DL y Seifert SN. 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21(2):335–342.
- Whitfield SM, Bell KE, Philippi T, Sasa M, Bolanos F, Chaves G, Savage JM, Donnelly MA. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:8352–8356.
- Winter M, Fiedler W, Hochachka WM, Koehncke A, Meiri S y De La Riva I. 2016. Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: A systematic review. *Royal Society Open Science* 3(9):160158.
- Woodbury AM. 1956. Uses of marking animals: marking amphibians and Reptiles. *Ecology* 37:670–674.
- WWF (World Wildlife Fund). 2016. Living Planet Report 2016. Risk and resilience in a new era. Gland, Switzerland: WWF International.

- Yi YJ, Cheng X, Yang ZF y Zhang SH. 2016. Maxent modeling for predicting the potential distribution of endangered medicinal plant (*H. riparia Lour*) in Yunnan, China. *Ecological Engineering* 92:260–269.
- Yoccoz NG, Nichols JD, Boulinier T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in ecology & evolution* 16: 446–453.
- Young ME, Ryberg WA, Fitzgerald LA y Hibbitts TJ. 2018. Fragmentation alters home range and movements of the Dunes Sagebrush Lizard (*Sceloporus arenicolus*). *Canadian Journal of Zoology* 96(8):905–912.
- Zar JH. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- Zhao R, Chu X, He Q, Tang Y, Song M y Zhu Z. 2020. Modeling Current and Future Potential Geographical Distribution of *Carpinus tientaiensis*, a Critically Endangered Species from China. *Forests* 11(7):774.