

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 23(1):37-45 [Enero-Abril 2014]
Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.06Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

**Perspectivas en Macroecología: teoría y métodos para
la exploración de patrones y procesos ecogeográficos**

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de *Liolaemus* (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba

F.B. Cruz^{1,*}, D.L. Moreno Azócar¹, M.F. Bonino¹, J.A. Schulte II², C.S. Abdala³, M.G. Perotti¹

(1) Laboratorio de Fotobiología, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), CONICET-UNCOMA, Quintral 1250, Bariloche, 8400 Río Negro, Argentina.

(2) Department of Biology, 212 Clarkson Science Center, MRC 5805, 8 Clarkson Avenue, Clarkson University, NY. Estados Unidos.

(3) Facultad de Ciencias Naturales e I. M. Lillo (UNT), CONICET-Instituto de Herpetología (FML), Tucumán, Argentina. Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Argentina.

* Autor de correspondencia: F. B. Cruz [felicbc@yahoo.es]

> Recibido el 19 de diciembre de 2013, aceptado el 09 de marzo de 2014.

Cruz, F.B., Moreno Azócar, D.L., Bonino, M.F., Schulte II, J.A., Abdala, C.S., Perotti, M.G. 2014. Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de *Liolaemus* (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Ecosistemas* 23(1):37-45. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.06

La distribución de los reptiles, dada su dependencia de la temperatura, puede verse restringida en función del clima. En particular, se han planteado tres hipótesis que vinculan el clima con la distribución y el viviparismo en las especies de reptiles: i) hipótesis de clima variable, ii) hipótesis del clima frío e iii) hipótesis de manipulación materna. Entre las lagartijas de Sudamérica las especies del género *Liolaemus* se distribuyen tanto en ambientes cálidos como fríos y más del 50 % de ellas son vivíparas. En este trabajo estudiamos 47 especies de *Liolaemus*, tomando datos climáticos de sus sitios de colecta, su temperatura de preferencia (T_{pref}), el coeficiente de variación de la misma (CV) y los límites de tolerancia térmica (TT). Nuestros resultados no apoyan la hipótesis de clima variable, aunque ésta ha sido sustentada en estudios anteriores. Se encontró relación entre viviparismo y altitud, pero no entre viviparismo y las variables térmicas ambientales. Finalmente, las especies vivíparas de *Liolaemus* mostraron un comportamiento termorregulador más preciso que las especies ovíparas, reforzando la hipótesis de manipulación materna.

Palabras clave: clima; distribución; *Liolaemus*; reptiles; temperatura; viviparismo**Cruz, F.B., Moreno Azócar, D.L., Bonino, M.F., Schulte II, J.A., Abdala, C.S., Perotti, M.G. 2014. Climate, geographic distribution and Viviparity in *Liolaemus* (Reptilia; Squamata) species: when hypotheses need to be tested. *Ecosistemas* 23(1):37-45. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.06**

Reptile' distributions, under the light of their strong dependence on particular temperature requirements, may be constrained as a consequence of climate. The relationship between reptile viviparity and climate yielded two previously proposed hypotheses (the cold climate and the maternal manipulation hypotheses) that together with the climatic variability hypothesis; theoretically link climate, distribution and reproductive mode. The extensive variation in mean environmental temperature associated with changes in parity strategies has received much attention in this ectothermic group. Among Southamerican lizards, *Liolaemus* are distributed in cold and warm regions and more than 50 % of described species are viviparous. We studied 47 *Liolaemus* species considering climatic data where collected, preferred body temperature, its coefficient of variation and their thermal tolerance. Our results do not support the climate variability hypothesis, previously supported in other studies. We found a relationship between viviparity and elevation, but not between viviparity and thermal climatic variables. Finally, viviparous *Liolaemus* species showed more precise thermoregulatory behavior than oviparous ones, supporting the maternal manipulation hypothesis.

Key words: climate; distribution; *Liolaemus*; reptile; temperature; viviparity.

Introducción

La biología térmica es clave en estudios ecofisiológicos en ectotermos. De hecho, la temperatura rige muchos aspectos de la ecología, fisiología y evolución de los ectotermos, siendo por ende un factor sumamente importante en sus historias de vida (Avery 1982; Adolph y Porter 1993). En las últimas décadas un gran número de estudios en este área ha salido a la luz (Angilletta 2009). Por ejemplo, se ha observado que la temperatura preferida está relacionada con el funcionamiento óptimo de aspectos como la digestión y la velocidad de desplazamiento (Huey y Bennet 1987; Bauwens et al. 1995; Angilletta et al. 2002), afectando en última instancia a la aptitud biológica o "fitness" (Angilletta 2009). Asimismo, la duración de la temporada favorable es mayor en sitios

con temperaturas medias ambientales más elevadas, de esta manera los periodos de alimentación se pueden prolongar y consecuentemente se incrementa la ganancia energética a costa de la reproducción futura (Bueno y López-Urrutia 2012). En contraste, en ambientes con climas templados o fríos el periodo favorable es más corto y consecuentemente hay menos tiempo disponible para alimentarse y transferir energía para la reproducción, lo que puede limitar el número de puestas, llegando en algunos casos a ciclos reproductivos bianuales o trianuales (Ibargüengoytía y Cussac 1996; Boretto e Ibargüengoytía 2006, 2009; Boretto et al. 2007; Meiri et al. 2013).

Entonces, el rol de la temperatura ambiente tiene vital importancia, lo que ha sido manifestado por el IPPC (2007). Sin embargo, este problema suele centrarse en el impacto de las temperaturas

medias ambientales sobre los organismos, dando menor importancia a la variabilidad de la temperatura que los organismos deben afrontar (Estay et al., en prensa). En este sentido, recientemente se ha observado que muchos ectotermos reducen la variación de su temperatura corporal para compensar el efecto de la variabilidad climática (Gvozdik 2012).

Durante la última década se han testeado varias hipótesis basadas en aspectos climáticos, a fin de predecir la distribución de las especies en relación a las variaciones térmicas relacionadas con el cambio climático (Bozinovic et al. 2011a). La relación entre las condiciones ambientales y la tolerancia térmica (TT) de las especies puede reflejarse en diversos aspectos, y ha sido estudiada en varias ocasiones en función de gradientes geográficos (latitud o elevación) (e.g., Gibert y Huey 2001; David et al. 2003; Hoffmann et al. 2003; Castañeda et al. 2004; Kristensen et al. 2008; Bozinovic et al. 2010; Hoffmann 2010; Navas et al. 2013). Por ejemplo, se ha observado que a mayores latitudes (y altitudes o su combinación) los organismos toleran temperaturas más bajas y poseen mayor capacidad de recuperación ante un shock térmico, características ventajosas para la supervivencia en dichos ambientes (Gibert y Huey 2001). Dichos hallazgos se enmarcan en lo que se conoce como la “hipótesis de clima variable” (Gaston y Blackburn 2000).

Por otra parte, la transición del oviparismo al viviparismo ha sido también relacionada con las características térmicas del ambiente, asociándose la distribución de las especies vivíparas a climas fríos (Shine 1985). Actualmente se acepta que el viviparismo en reptiles evolucionó por razones térmicas, en particular porque la temperatura intrauterina puede brindar una ventaja respecto a la temperatura ambiente en zonas de climatología extrema (Blackburn 1982, 2000; Shine 2004, 2005; Webb et al. 2006; Ji et al. 2007). De esta manera, los ambientes templados o fríos constituyen una fuerza selectiva para la transición desde el oviparismo a la retención de embriones (Qualls y Andrews 1999), siendo las temperaturas corporales de las hembras grávidas más elevadas que las del suelo (Shine 1983). En consecuencia, las especies vivíparas tienden a encontrarse en climas fríos, mientras que especies ovíparas emparentadas habitan climas más cálidos (Shine 1985, 1987; Qualls y Shine 1998). Esto se conoce como “hipótesis de clima frío” (Shine 1985). Además, se ha observado que los embriones de especies ovíparas tardan más en desarrollarse o presentan menor rendimiento físico (corren a menor velocidad) cuando son incubados a temperaturas menores (Qualls y Andrews 1999; Shine 2002; Parker y Andrews 2007). Finalmente, Lambert y Wiens (2013) encontraron tras una extensiva revisión una correlación positiva entre el viviparismo y la presencia de bajas temperaturas durante la época reproductiva, reforzando de esta manera la hipótesis de clima frío para el viviparismo.

Sin embargo, las condiciones particulares que favorecen la evolución del viviparismo no se comprenden totalmente (Hodges 2004; Blackburn 2005; Sites et al. 2011). Por ejemplo, la hipótesis de clima frío no explica la presencia de especies vivíparas en climas cálidos. Incluso, especies como el lacértido vivíparo *Eremias przwalskii* seleccionan temperaturas más bajas durante la preñez (Li et al. 2009). Por otra parte, la tasa de desarrollo embrionario y el fenotipo de las crías en reptiles no sólo puede verse afectada por la temperatura media del ambiente, sino también por el rango térmico (e.g. Andrews 2000; Ji et al. 2003; Shine 2004; Webb et al. 2006). Este descubrimiento dio origen a la “hipótesis de manipulación materna” para el viviparismo en reptiles (Shine 2004), que establece que las hembras mantienen temperaturas corporales diferentes a las del ambiente que las rodea, ofreciendo a los embriones una mayor estabilidad térmica (Webb et al. 2006). No obstante, aún son escasos los estudios que avalan esta hipótesis (Ji et al. 2007). Existe además, evidencia apoyando la idea de que las condiciones térmicas a nivel intrauterino pueden influenciar el crecimiento embrionario en reptiles vivíparos (Wapstra 2000). La hipótesis de manipulación materna abarca un contexto más amplio que la hipótesis de clima frío, ya que incluye aspectos como la elección de las áreas de nidificación (Shine y Harlow 1993). Además,

la primera hipótesis no excluye a la segunda y es aplicable en cualquier circunstancia que permita a las hembras mantener una temperatura distinta de la temperatura que presentan estas áreas (Shine 2004; Webb et al. 2006).

Debido a que el viviparismo se ha originado más de cien veces en reptiles (Squamata) —más del doble que en otros taxa de vertebrados (Blackburn 2000)—, se ha generado un interés particular sobre este aspecto en el contexto evolutivo. El género de lagartijas sudamericano *Liolaemus* es particularmente interesante en este aspecto ya que más del 50 % de las especies son vivíparas y presenta una distribución amplia encontrándose en climas cálidos, templados y fríos (Cruz et al. 2005). Estudios previos, utilizando datos de 64 especies de Liolaemini (*Phymaturus* + *Liolaemus*) no encontraron relación significativa entre el viviparismo y la ocurrencia de especies a grandes altitudes (> 2500 m) o a latitudes mayores de 40 °S (Schulte et al. 2000). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que estos estudios no consideraron las variables a nivel climático, sino geográfico.

Liolaemus ofrece una excelente oportunidad para estudiar las hipótesis de clima variable, de clima frío para el viviparismo y de manipulación materna, dada su amplia distribución geográfica, que abarca diferentes tipos de clima (i.e., desde el sofocante chaco hasta la fría estepa patagónica; desde las dunas costeras hasta zonas a más de 5000 m sobre el nivel del mar), la presencia de ambas modalidades reproductivas (i.e., especies ovíparas y especies vivíparas), y el gran número de especies con relaciones filogenéticas bien conocidas.

Estudiamos 47 de un total de 230 especies de *Liolaemus*, incluyendo especies que pertenecen a los cuatro clados principales del género. En el marco de las tres hipótesis térmicas mencionadas y usando datos térmicos de estas especies y datos climáticos ambientales, planteamos las siguientes cuestiones: A) ¿Responde la biología térmica del género *Liolaemus* a la hipótesis de clima variable? En tal caso, predecimos que la tolerancia térmica (TT) de las especies estudiadas estará relacionada con la amplitud térmica ambiental, B) ¿Se ajusta el viviparismo en *Liolaemus* a la hipótesis de clima frío? De ser así, esperamos que haya más especies vivíparas en ambientes fríos que en ambientes más cálidos, y C) ¿Es la hipótesis de manipulación materna, con independencia del clima, la que mejor explica el viviparismo en *Liolaemus*? En este caso, predecimos que las especies vivíparas de *Liolaemus* termorregularán con mayor precisión que las ovíparas. Finalmente, se discute el papel del clima como modelador de la diversidad y estilos de vida en *Liolaemus*.

Materiales y métodos

Colecta de ejemplares

Entre los años 1999 y 2009 se capturaron un total de 666 individuos (media 14.65, DE \pm 10.01, rango 3-36 individuos/especie) registrando para cada ejemplar la localidad y fecha de colecta y la especie (Apéndice 1). Tras su captura los ejemplares fueron transportados al laboratorio en bolsas de tela con papeles húmedos en su interior para evitar el stress y la deshidratación. Debido a la gran extensión geográfica de Argentina en sentido Norte-Sur, y para evitar excesivo traslado, se utilizaron dos laboratorios para la toma de datos; uno en el Noroeste de Argentina, en la provincia de La Rioja (CRILaR, CONICET) y el otro en el Noroeste de la Patagonia en la provincia de Río Negro (INIBIOMA, CONICET - UNComa). En general la captura y el acondicionamiento en laboratorio se llevaron a cabo en no más de 8 días.

Una vez en el laboratorio y antes de la fase experimental, los individuos fueron alimentados periódicamente (cada tres días) y se les roció con agua dos veces al día. El alimento consistió en grillos vivos, flores y pimpollos de flores compuestas (dependiendo de los hábitos de dieta). La temperatura media ambiente fue de 21 °C (SD \pm 1.6 °C). Para alimentarlos, los individuos fueron colocados en pequeños terrarios con una fuente de luz que a su vez proporcionaba calor a fin de activar la ingesta y facilitar la digestión.

Naturaleza de los datos

En el caso de estudios comparativos, la naturaleza de los datos a utilizar debe presentar la mayor similitud posible. En este sentido la temperatura de preferencia obtenida en laboratorio (T_{pref}) ofrece ventajas sobre la temperatura corporal obtenida en el campo (T_c), ya que pueden controlarse las limitaciones (sombras, uso de refugios e interacciones) y la potencial variación en la temperatura ambiental durante la colecta de datos a campo. Además, de los datos individuales de T_{pref} se pueden obtener indicadores de precisión del comportamiento termorregulador, tales como el coeficiente de variación (CV), cuyo cálculo es simple ($CV = \text{desviación estándar}/\text{media}$, aquí expresado como proporción, no como porcentaje).

Datos de laboratorio

Se procuró no utilizar los mismos individuos para obtener la T_{pref} y las temperaturas críticas (TC_{min} y TC_{max}) para minimizar el estrés sobre los ejemplares. Sólo en algunos casos algunos individuos de las siguientes especies fueron sometidos a ambos procedimientos de tomas de temperaturas; *Liolaemus scrocchii*, *L. riojanus*, *L. purul*, *L. crepuscularis*, *L. famatinae*, *L. rothi* y *L. gallardoi*.

Para la obtención de la T_{pref} se utilizaron tres terrarios de vidrio (1.2 x 0.6 x 0.4 m) subdivididos en cinco carriles separados por paredes opacas, a fin de evitar interacciones visuales con los carriles vecinos. Se colocó una delgada capa (0.03 m) de arena en el suelo de los terrarios para evitar sobrecalentamiento. En el momento de la toma de datos, los individuos fueron colocados en solitario en cada carril. El gradiente térmico fue generado con una lámpara de cuarzo de 1000 watts, suspendida a 0.4 m y conectada a un potenciómetro para calibrar el calor producido. El gradiente generado fue de aproximadamente 19 a 48 °C. Puesto que T_{pref} varía con la alimentación (ver Wall y Shine 2008), las lagartijas fueron privadas de alimento durante 24 hs antes de los experimentos, a fin de estandarizar las condiciones para todos los individuos y especies. La T_{pref} fue registrada entre las 09:30 y hasta las 18:30; a cada individuo se le tomó la temperatura una vez por hora durante tres días consecutivos con termómetros digitales conectados a sondas ultrafinas tipo K (Extech 421502; Extech Instruments Corporation, Waltham, MA, USA); una vez registrada la T_{pref} , las lagartijas fueron dejadas cerca del punto medio del gradiente en el carril correspondiente.

Para obtener los datos de temperaturas críticas (i.e., la temperatura a la cual un individuo puesto sobre su dorso no logra volver de la posición supina con facilidad), se utilizaron dos métodos según el caso. Para la temperatura crítica mínima (TC_{min}), cada lagartija con T_c inicial de 25 °C fue colocada en un contenedor de plástico (1.2 L) con tapa perforada que, fue introducido en un congelador. La T_c de cada lagartija fue monitoreada cada 30 s, mediante una sonda conectada y adherida al cuerpo del animal. Una vez que la T_c del individuo bajó hasta los 15 °C, la frecuencia de monitoreo aumentó a 15 s hasta determinar la TC_{min} . En el caso de la TC_{max} , cada individuo (T_c inicial de 25 °C) fue colocado en un contenedor de plástico (20 L) con una lámpara incandescente suspendida a 0.4 m, y su T_c fue monitoreada cada 15 s hasta que el individuo comenzaba a hiperventilar; a partir de ese momento la T_c se monitoreó cada 10 s hasta determinar la TC_{max} , temperatura a la cual los individuos pierden coordinación y no pueden volver a su posición normal luego de ser colocados en posición supina. En ambos casos los protocolos siguieron a Carothers et al. (1997) y Cruz et al. (2009).

Datos ambientales

Para las variables térmicas ambientales, se obtuvieron los valores de temperatura media anual y estacional (TMA y TME respectivamente), así como los valores medios de amplitud térmica anual y estacional (i.e., restando los valores de temperatura mínima de la temperatura máxima de cada día) (ATA y ATE respectivamente), estimando de esta manera la variabilidad térmica. Los datos fueron obtenidos de la base de datos disponible en la página web de la NASA (<http://power.larc.nasa.gov/>) para el período comprendido entre enero de 1983 y diciembre de 2010.

Marco filogenético

Para la obtención de las relaciones filogenéticas, se extrajeron muestras de ADN para cada una de las especies estudiadas a partir de tejido hepático. Se escanearon las regiones de ADNmt ND1, ND2 y COI, las cuales fueron secuenciadas y alineadas utilizando los protocolos moleculares y la estructura de alineamiento descritas en Schulte et al. (2000). El árbol (Fig. 1) fue estimado utilizando la información de 1726 pares de bases, en un análisis de máxima verosimilitud (ML) con un modelo mixto particionado a priori. Los modelos fueron evaluados en MEGA 5.05 (Tamura et al. 2011). Para los análisis particionados, se asumieron particiones a priori basadas en la posición de los codones con tres particiones (particiones de codón 1, 2, 3) para los tres genes codificantes para proteínas (ND1, ND2, COI) combinados y una partición para tARN combinado y posiciones no-codificantes para un total de cuatro particiones. La información utilizada puede encontrarse en www.treebase.org, accession number TB2:S13386, y la información metodológica en detalle en Moreno Azócar et al. (2013).

Análisis estadístico

Debido a la estructura jerárquica que presentan las especies en función de sus relaciones filogenéticas, los datos obtenidos de las mismas no son independientes (Harvey y Pagel 1991; Martins 1996). Por ello, estimamos la señal filogenética de los errores residuales usando el estadístico λ (señal filogenética de Pagel), simultáneamente con las regresiones obtenidas a partir de modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS). Para ello utilizamos los programas 'caper' (Comparative Analysis of Phylogenetics and Evolution in R; Orme et al. 2012) y 'ape' (Analysis of Phylogenetics and Evolution; Paradis et al. 2004), ambos desarrollados en R (R Development Core Team 2011). Así, para analizar la variación en la TT ($TC_{max}-TC_{min}$), T_{pref} y CV, utilizamos PGLS introduciendo en los modelos las variables térmicas ambientales de temperatura media y amplitud térmica como variables predictoras. Para evaluar la relación entre el modo reproductivo y las variables térmicas ambientales, utilizamos modelos PGLS con las variables térmicas ambientales de temperatura media y amplitud térmica como variables predictoras. Adicionalmente, realizamos modelos PGLS utilizando la latitud (en grados decimales) y la elevación (valores transformados a logaritmos) como variables predictoras, lo que permitió detectar la presencia/ausencia de otras variables ambientales que pudieran tener algún efecto sobre los modos reproductivos. Realizamos también un PGLS considerando el modo reproductivo como variable dependiente y las variables T_{pref} y CV como predictoras. En todos los casos se ajustó el poder de la señal filogenética usando el valor de máxima verosimilitud escalada al valor del parámetro λ (Pagel 1999) utilizando 'caper' (Orme et al. 2012). Para seleccionar el modelo de regresión que mejor explica el ajuste entre los modelos candidatos (Angilletta 2006), utilizamos el criterio de información de Akaike (AIC). Utilizamos los pesos de los Akaike (W_i) como una medida del poder predictivo de cada modelo (Burnham y Anderson 2002). Todos los análisis fueron realizados con R 2.14.0 (R Development Core Team 2011).

Finalmente, utilizamos ANOVAs informados filogenéticamente con el modo reproductivo como factor y las variables térmicas de los organismos, del ambiente, la latitud y la elevación como variables dependientes. Para este fin se utilizó el módulo PhyloANOVA de Phytools (Revell 2012) con 1000 iteraciones.

Resultados

Hipótesis de clima variable

Con respecto a la TT de las lagartijas, sólo los modelos que consideraron la temperatura media del aire resultaron informativos para esta variable (Tabla 1a). Observamos, por otra parte, que los valores de T_{pref} se ajustan a los valores medios de temperatura del aire para las 47 especies de *Liolaemus* estudiadas (Tabla 1b). Adicionalmente, en el caso de la TT se observó señal filogenética de los residuos (λ de Pagel) igual a cero (Tabla 1a), al igual que en el caso de los modelos que mejor ajustaron para la T_{pref} (Tabla 1b).

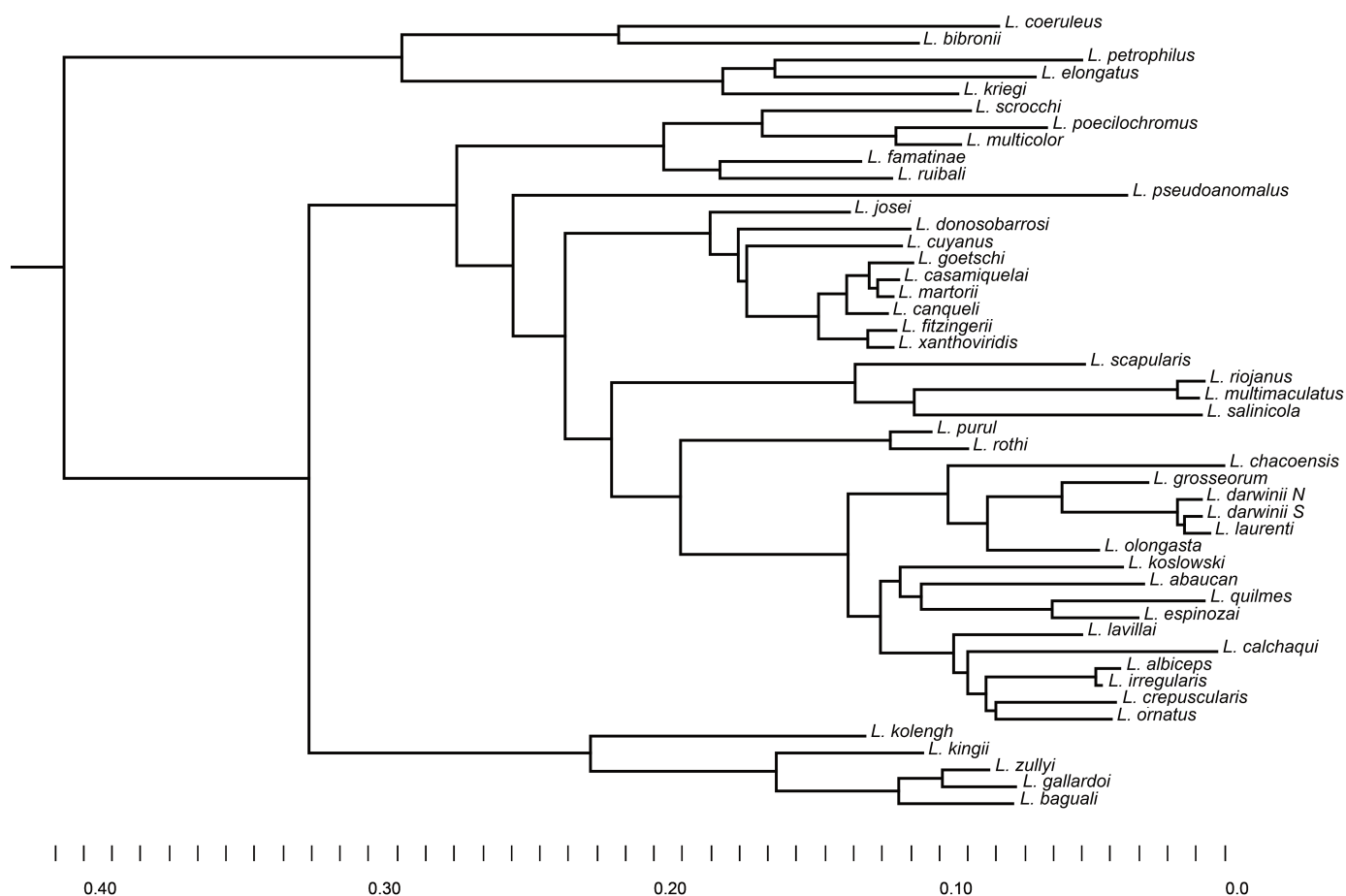


Figura 1. Relaciones filogenéticas entre las 47 especies de *Liolaemus* estudiadas inferidas a partir del uso de ADN mitocondrial considerando la región ND1-COI mediante el criterio de máxima verosimilitud. La escala al pie muestra los largos de rama proporcionales.

Figure 1. Phylogenetic relationships among the 47 *Liolaemus* species studied here. Data are inferred from mitochondrial-DNA from ND1-COI region under maximum likelihood criterion. Bottom scale shows the relative branch lengths.

En cuanto a la relación entre el CV y las variables térmicas ambientales, se observó un alto valor de señal filogenética (Tabla 1c). Los modelos PGLS no mostraron grandes variaciones en los valores de AIC ($\Delta_i < 2$), siendo el modelo más probable el que incluye la amplitud térmica, aunque los valores de r^2 ajustados fueron bajos, por lo que el CV y las variables térmicas ambientales no resultan estar relacionadas.

Hipótesis del clima frío

Al evaluar la relación entre el modo reproductivo y las características térmicas del ambiente se observó que esta relación se explica mejor por la temperatura media, tanto anual como estacional (Tabla 2a), no obstante los valores de r^2 son bajos. Resultó interesante que al evaluar la relación entre el modo reproductivo y las variables geográficas (latitud y elevación), el análisis PGLS mostró un buen ajuste entre el modo reproductivo y la elevación (Tabla 2b). A su vez, la elevación presenta una relación significativa con la amplitud térmica ambiental anual ($r^2 = 0.417$; $P = 0.003$).

Hipótesis de manipulación materna

Cuando examinamos la relación entre el modo reproductivo y el comportamiento termorregulador en las 47 especies de *Liolaemus* encontramos que el mejor modelo se corresponde con el coeficiente de variación, con un valor alto de r^2 ajustado (Tabla 2c). Finalmente, al comparar el comportamiento termorregulador de especies vivíparas y ovíparas, el PhyloANOVA muestra que el CV es significativamente diferente entre ambas modalidades reproductivas, siendo menos variable en las especies vivíparas (Fig. 2; Tabla 3). En tanto, el valor de la T_{pref} per se no arrojó diferencias al comparar los modos reproductivos (Tabla 3). De estos análisis se desprende que la hipótesis de manipulación materna es plausible de jugar un rol importante en la transición oviparismo-viviparismo.

Discusión

El clima tiene una importancia determinante en la distribución de las especies de reptiles, como lo muestra un estudio reciente a gran escala (9861 especies de lagartijas), donde hay una relación positiva entre la T_c y la temperatura media anual (Meiri et al. 2013). Las especies de *Liolaemus* parecen estar adaptadas a temperaturas ambientales bajas (Cruz et al. 2005; Rodríguez-Serrano et al. 2009; Fernández et al. 2011; Medina et al. 2012; Moreno Azócar et al. 2013), tanto por su relación con los valores medios de T_c como en los de TC_{min} (Cruz et al. 2005; Bonino et al. 2011; Moreno Azócar et al. 2013).

Recientemente, los límites de distribución de las especies han sido definidos como subproductos de las interacciones entre la fisiología de las especies, su fenología, los componentes ecológicos, la capacidad de dispersarse y las interacciones entre especies (Bozinovic et al. 2011a). A estos factores deben sumarse los abióticos (Chown et al. 2004), y también las restricciones a nivel filogenético (Bozinovic et al. 2011b). Generalmente, la temperatura media ambiental ha sido considerada como la principal variable predictora en este tipo de estudios. Sin embargo, la variación de la temperatura ambiental y el impacto que esta variación puede tener sobre los organismos han sido subestimados (Lamb 1961; Angilletta et al. 2002; Bozinovic et al. 2011a; Estay et al. 2014). Por lo tanto, la forma adecuada de poner a prueba la hipótesis de clima variable debe considerar a la amplitud térmica como medida de la variabilidad ambiental, y la TT de las especies como respuesta a esta variabilidad. Estudios previos en *Liolaemus* mostraron una relación entre la TT y el clima (Cruz et al. 2005; Moreno Azócar et al. 2013). Dicha evidencia previa daba crédito a la hipótesis de clima variable (Gaston y Blackburn 2000), lo que no se corrobora en el presente estudio en términos de la TT.

Tabla 1. Análisis de modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) evaluando el efecto de las variables térmicas ambientales (temperatura media anual, TMA; amplitud térmica anual, ATA; temperatura media estacional, TME, amplitud térmica estacional, ATE) sobre a) la tolerancia térmica (TT), b) la temperatura preferida (T_{pref}), y c) el coeficiente de variación (CV) de 47 especies de *Liolaemus*. λ = señal filogenética de Pagel's, $Mult\ r^2$ = coeficiente de correlación múltiple, $Adj\ r^2$ = coeficiente de correlación ajustado, AIC = valor del criterio de información de Akaike, Δ_i = diferencias de Akaike, W_i = pesos de Akaike. En negrita los valores de r^2 más altos e informativos y los valores de menor Δ_i y más alto W_i .

Table 1. Phylogenetic generalized least squares regression models (PGLS) evaluating the effect of environmental thermal variables (mean annual temperature, TMA; annual thermal amplitude, ATA; mean seasonal temperature, TME; seasonal thermal amplitude, ATE) on a) thermal tolerance (TT), b) preferred body temperature (T_{pref}), and c) variation coefficient (CV) of 47 species of *Liolaemus*. λ = Phylogenetic signal (Pagel's), $Mult\ r^2$ = multiple correlation coefficient, $Adj\ r^2$ = adjusted correlation coefficient, AIC = Akaike information criterion, Δ_i = Akaike differences, W_i = Akaike weights. In bold letters, highest r^2 values after considering AIC values and W_i .

a) TT

Modelo	λ	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
ATA	0.000	0.090	0.073	208.326	-0.672	0.251
TMA	0.000	0.091	0.071	208.274	-0.645	0.258
ATA+TMA	0.000	0.153	0.114	206.983	0.000	0.491
ATE	0.000	0.016	-0.005	212.009	2.727	0.133
TME	0.000	0.072	0.051	209.282	0.000	0.520
ATE+TME	0.000	0.095	0.054	210.087	0.805	0.347

b) T_{pref}

Modelo	λ	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
ATA	0.765	0.008	0.014	167.746	4.407	0.071
TMA	0.000	0.062	0.041	163.341	0.000	0.646
ATA+TMA	0.001	0.068	0.026	164.992	1.652	0.283
ATE	0.936	0.038	0.016	166.441	3.551	0.107
TME	0.000	0.071	0.049	162.891	0.000	0.629
ATE+TME	0.000	0.075	0.033	164.624	1.734	0.254

c) CV

Modelo	λ	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
ATA	0.982	0.016	-0.005	-268.428	0.000	0.480
TMA	0.985	0.002	-0.020	-267.727	0.700	0.338
ATA+TMA	0.983	0.018	-0.026	-266.495	1.933	0.182
ATE	0.983	0.001	0.022	-267.658	0.009	0.421
TME	0.984	0.001	0.022	-267.667	0.000	0.423
ATE+TME	0.984	0.001	0.044	-265.673	1.984	0.156

Tabla 2. Análisis de modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS) evaluando el efecto de a) las variables térmicas ambientales (temperatura media anual, TMA; amplitud térmica anual, ATA; temperatura media estacional, TME, amplitud térmica estacional, ATE), b) las variables geográficas (latitud y elevación), y c) el comportamiento termorregulador (temperatura preferida, T_{pref} y coeficiente de variación, CV) sobre el modo reproductivo de las 47 especies estudiadas de *Liolaemus*. $Mult\ r^2$ = coeficiente de correlación múltiple, $Adj\ r^2$ = coeficiente de correlación ajustado, AIC = valor del criterio de información de Akaike, Δ_i = diferencias de Akaike, W_i = pesos de Akaike. En negrita los valores de r^2 más altos e informativos y los valores de menor Δ_i y más alto W_i .

Table 2. Phylogenetic generalized least squares regression models (PGLS) evaluating the effect of a) environmental thermal variables (mean annual temperature, TMA; annual thermal amplitude, ATA; mean seasonal temperature, TME; seasonal thermal amplitude, ATE), b) geographic variables (latitude and elevation), and c) thermoregulatory behavior (preferred body temperature, T_{pref} and variation coefficient, CV) on the type of reproductive mode of the 47 species of *Liolaemus* studied here. $Mult\ r^2$ = multiple correlation coefficient, $Adj\ r^2$ = adjusted correlation coefficient, AIC = Akaike information criterion, Δ_i = Akaike differences, W_i = Akaike weights. In bold letters, highest r^2 values after considering AIC values and W_i .

a)

Modelo	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
ATA	0.001	-0.021	-3.397	1.327	0.271
TMA	0.028	0.006	-4.725	0.000	0.526
ATA+TMA	0.031	-0.011	-2.825	1.900	0.203
ATE	0.001	-0.021	-3.403	1.707	0.236
TME	0.036	0.014	-5.111	0.000	0.553
ATE+TME	0.037	-0.006	-3.186	1.923	0.211

b)

Modelo	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
latitud	0.012	-0.011	-3.893	9.524	0.006
elevación	0.192	0.174	-13.417	0.000	0.680
latitud+elevación	0.201	0.163	-11.869	1.548	0.314

c)

Modelo	Mult r^2	Adj r^2	AIC	Δ_i	W_i
T_{pref}	0.002	-0.020	-3.468	7.359	0.025
CV	0.146	0.128	-10.827	0.000	0.975

Tabla 3. Media \pm DE de la temperatura preferida (T_{pref}) y su coeficiente de variación (CV) en las especies estudiadas de *Liolaemus*, vivíparas y ovíparas, y análisis de varianza filogenético (PhyANOVA) comparando estos grupos. En negrita se indican diferencias significativas ($\alpha < 0.05$).

Table 3. Mean preferred temperature (T_{pref}) \pm DE (standard deviation) and its variation coefficient (CV) of the oviparous and viviparous *Liolaemus* species studied here. Additionally, phylogenetic analyses of variance (PhyANOVA) comparing viviparous and oviparous species. Boldface letters indicate significant differences ($\alpha < 0.05$).

Variable	Vivíparas	Ovíparas	$F_{(1, 46)}$	P
T_{pref}	35.31 \pm 1.16	34.65 \pm 1.45	2.742	0.419
CV	0.057 \pm 0.01	0.083 \pm 0.013	42.571	0.004

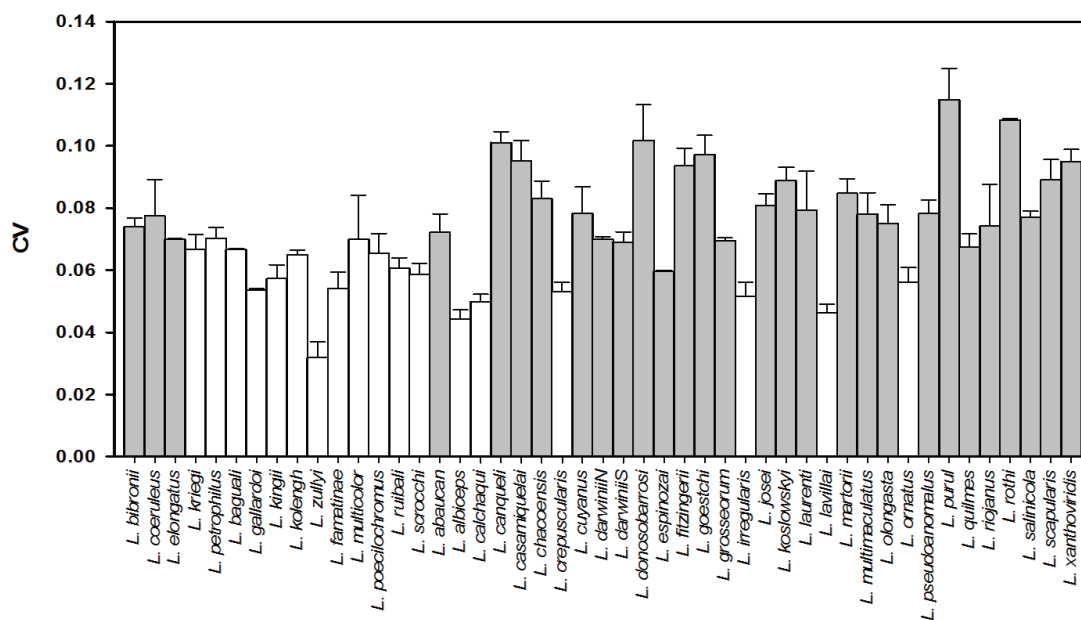


Figura 2. Media \pm DE del coeficiente de variación (CV) de las 47 especies de *Liolaemus* estudiadas, representando su precisión termorreguladora. Las barras blancas indican especies vivíparas (que raramente superan un CV de 0.065, mayor precisión) y las barras grises indican especies ovíparas (que raramente presentan un CV menor a 0.065, menor precisión).

Figure 2. Mean variation coefficient (CV) value \pm DE (Standard deviation) for each of the 47 species of *Liolaemus* studied here representing the thermoregulation accuracy of the species. White bars correspond to viviparous species (rarely over 0.065 CV value, higher precision) and gray bars indicate CV of oviparous species (rarely lower than 0.065, lower precision).

No obstante, el modelo en el que se incluyen la temperatura media y la amplitud térmica anuales presentó el mayor r^2 y menor AIC (Tabla 1a). Es posible que el balance de especies utilizadas en el presente trabajo y sus distribuciones geográficas contribuyan a este cambio en los resultados respecto de los estudios previos en el género. Cabe destacar que entre las especies estudiadas aquí, el 55 % de las mismas habitan climas fríos. Es también probable que la eficiencia termorreguladora de las 16 especies patagónicas y de altura (Moreno Azócar et al. 2013; Valdecantos et al. 2013; este estudio), permita modular la T_c de estas lagartijas a pesar de la gran variabilidad térmica de los climas rigurosos que habitan. Adicionalmente, en el presente estudio se analizan los datos con una metodología estadística distinta, lo que también puede arrojar resultados diferentes. Finalmente, la hipótesis de clima variable ha mostrado resultados contrapuestos, como por ejemplo en insectos, Addo-Bediako et al. (2000) verificaron la hipótesis mientras que Overgaard et al. (2011) no.

A partir de un estudio de Shine (1985), se ha aceptado que las especies vivíparas de reptiles suelen ser más frecuentes en climas fríos, de ahí la asociación entre los modos reproductivos y la distribución geográfica. Llamativamente, nuestro estudio no indica que la temperatura tenga una vinculación directa con la presencia o no de especies vivíparas, pero la elevación sí resultó ser un indicador de viviparismo. Si bien el origen del viviparismo (una de las transformaciones más espectaculares en las estrategias vitales) es un hecho bien documentado (Shine 1985; Hodges 2004), sus causas son aún poco comprendidas (Lambert y Wiens 2013). Probablemente las bajas temperaturas y su variación sean limitantes para el desarrollo adecuado de los huevos en nidos (e.g., Jones y Lovich 2009). Además del efecto potencial de la altitud sobre la temperatura ambiental, se han propuesto otros factores que pueden operar en función de la evolución del viviparismo; por ejemplo, la reducción de oxígeno en el ambiente podría afectar al desarrollo embrionario en el interior de los huevos (Andrews 2002), un efecto que podrían compensar las estructuras placentarias. Otro aspecto que se ha considerado es el comportamiento termorregulador de la madre para compensar o mitigar la variabilidad térmica presente en ambientes rigurosos; y, en tercer lugar, la falta de humedad, que puede comprometer el futuro de los huevos depositados en el nido (Hodges 2004).

La T_{pref} suele considerarse como biológicamente importante por su relación con la T_o (Bauwens et al. 1995). Por otra parte, no es una variable inmutable, fijada genéticamente, sino que puede variar temporal y espacialmente (Christian y Bedford 1995; Andrews 1998); además se ha observado que puede variar en diferentes momentos de la historia natural de una especie, como ocurre durante la preñez (Beuchat 1988; Braña 1993; Andrews y Rose 1994; Mathies y Andrews 1997). Por ejemplo, las hembras de *Lacerta vivipara* (Van Damme et al. 1986), *Sceloporus jarrovi* (Mathies y Andrews 1997) y *Sphenomorphus indicus* (Ji et al. 2006) tienen T_c menores cuando están grávidas, probablemente debido a los efectos perjudiciales de las altas temperaturas para el desarrollo de los embriones (Ji et al. 2007). A su vez, se ha observado en algunas especies de *Mabuya* las hembras preñadas regulan su temperatura con mayor precisión, manteniendo así estable la temperatura para el desarrollo de los embriones (Ji et al. 2007).

Una comparación entre más de 800 especies de reptiles (174 vivíparas y 678 ovíparas) reveló que las especies vivíparas habitan climas más fríos (temperaturas medias 5.5 °C más bajas) que las ovíparas (Meiri et al. 2013). Sin embargo, la diferencia en la temperatura corporal no fue tan pronunciada (1.9 °C), no obstante es significativa (Meiri et al. 2013), corroborando la hipótesis de clima frío para el viviparismo en reptiles. Nuestro estudio con *Liolaemus* muestra que las temperaturas medias ambientales de los sitios donde habitan las especies vivíparas son en promedio 4.7 y 5.6 °C (anuales y estacionales, respectivamente) inferiores a los sitios que habitan las especies ovíparas. En cambio, la T_{pref} es 0.66 °C mayor en las especies vivíparas. Estos resultados, conjuntamente con los de Meiri et al. (2013) sugieren que el ambiente limita la posibilidad de éxito en caso de depositar los huevos en nidos, en tanto que fisiológicamente los adultos pueden alcanzar T_c similares a las de las especies que habitan ambientes más cálidos (Meiri et al. 2013), por lo que mantener embriones intrauterinos puede ser ventajoso. Las hembras de *Sceloporus jarrovi* sí presentan menores temperaturas corporales durante la preñez y termorregulan con mayor precisión (Andrews 1997), al igual que los scíncidos (Ji et al. 2007), lo que muestra que no sólo la temperatura interna es importante, sino controlar el rango de variación, evitando potencialmente los límites de tolerancia de los embriones. Las especies vivíparas de *Liolaemus* estudiadas aquí muestran una mayor precisión termorreguladora en

el laboratorio que las especies ovíparas (CV un 25 % menor), lo que puede estar relacionado con la hipótesis de manipulación materna (Webb et al. 2006). No obstante, lo realmente relevante es que las hembras presenten este rasgo durante la preñez. Datos preliminares en 19 especies del grupo *Liolaemus boulengeri*, clado en el que hay tanto especies ovíparas como vivíparas, muestran que las hembras de las especies vivíparas tienen mayor precisión termorregulatoria durante la preñez que los machos, hembras no preñadas o hembras ovíparas (Cruz et al., datos no publicados).

Por otra parte, el componente filogenético no debe ser descartado, ya que se ha observado que especies cuyos ancestros son vivíparas y que invadieron regiones con condiciones propicias para la oviparidad mantuvieron el viviparismo (e.g. *Sceloporus serrifer* y *S. macdougalli*; Lambert y Wiens 2013). En el caso de *Liolaemus*, existen clados totalmente vivíparas o totalmente ovíparas, por lo que la presencia de variación en este aspecto es sumamente importante (como se observa en el grupo *L. boulengeri* en nuestro estudio). Por ello, el uso de métodos comparativos filogenéticos ayuda a la comprensión de los resultados y permite la consideración de estas relaciones.

En conclusión, nuestros datos no permiten considerar la hipótesis del clima frío como modeladora de la distribución de las especies de *Liolaemus* estudiadas. No obstante, hay una tendencia que muestra que las especies vivíparas están asociadas a climas de altura y que presentan una capacidad termorreguladora más precisa que las especies ovíparas. Nuestros resultados sugieren que el clima modela ciertos aspectos de la distribución y de la historia natural de las especies en este grupo de lagartijas.

Agradecimientos

Los autores agradecen a J. Acosta, P. Bellagamba, G. Blanco, N. Clemens, J. Melville R. Sehman, S. Quinteros por su ayuda en el campo durante las colectas de ejemplares. A los administradores de Parques Nacionales (L. Buria, APN) y direcciones de Fauna silvestre provinciales (S. Montanelli, Chubut; L.B. Ortega, Santa Cruz; M. Failla, Rio Negro; F. Lonac, Neuquén; P. Barlanga, Mendoza y M. Jordán, San Juan). A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina (PICT 06-01205) y al Consejo Nacional de Investigaciones científicas y Tecnológicas (PIP 2846 y PIP 6287) que financiaron parte de las tareas realizadas.

Referencias

- Addo-Bediako, A., Chown, S.L., Gaston, K.J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 739–45
- Adolph, S.C., Porter, W.P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist* 142: 273–295.
- Andrews, R.M. 1997. Evolution of viviparity: variation between two sceloporine lizards in the ability to extend egg retention. *Journal of Zoology* 243: 579–595.
- Andrews, R.M. 1998. Latitudinal and elevational variation in body temperatures of *Sceloporus* lizards. *Journal Thermal Biology* 23: 329–334.
- Andrews, R.M. 2000. Evolution of viviparity in squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology* 250:243–253.
- Andrews, R.M. 2002. Low oxygen: a constraint on the evolution of viviparity in reptiles. *Physiological Biochemical Zoology* 75: 145–154.
- Andrews, R.M., Rose, B.R. 1994. Evolution of viviparity: constraints on egg retention. *Physiological Zoology* 67: 1006–1024.
- Angilletta, M.J. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31: 541–545.
- Angilletta, M. J. 2009 Thermal adaptation. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249–268.
- Avery, R.A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: C. Gans, C. Pough, F.H. (eds) *Biology of the Reptilia. Vol. 12. Physiological C. Physiological ecology*, pp 93–166. Academic Press, New York. Estados Unidos.
- Bauwens, D., Garland, T. Jr, Castilla, A.M., Van Dame, R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological and behavioural covariation. *Evolution* 49: 848–863.
- Beuchat, C.A. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology* 13: 135–142.
- Blackburn, D.G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia* 3: 185–205.
- Blackburn, D.G. 2000. Classification of the reproductive patterns of amniotes. *Herpetological Monographs* 2000: 371–377.
- Blackburn, D.G. 2005. Amniote perspective on the evolutionary origins of viviparity and placentation. En: Grief H.J., Uribe, M.C. (eds). *Viviparous fishes*, pp. 301–322. New Life Publications, Homestead, FL. Estados Unidos.
- Bonino, M.F., Moreno Azócar, D.L., Tulli, M.J., Abdala, C.S., Perotti, M.G., Cruz, F.B. 2011 Running in cold weather: morphology, thermal biology, and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal of Experimental Zoology A* 315:495–503
- Boretto, J.M., Ibagüengoytia, N.R. 2006. Asynchronous spermatogenesis and biennial female cycle of the viviparous lizard *Phymaturus antofagastensis* (Liolaemidae): reproductive responses to high altitudes y temperate climate of Catamarca, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 27: 25–36.
- Boretto, J.M., Ibagüengoytia, N.R. 2009. *Phymaturus* of Patagonia, Argentina: reproductive biology of *Phymaturus zapalensis* (Liolaemidae) and a comparison of sexual dimorphism within the genus. *Journal of Herpetology* 43: 96–104.
- Boretto, J.M., Ibagüengoytia, N.R., Acosta, J.C., Blanco, G.M., Villavicencio, H.J., Marinero, J.A. 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: 427–432.
- Bozinovic, F., Rojas J.M., Maldonado K., Sabat P., Naya D.E. 2010. Between-population differences in digestive flexibility in the olivaceous field mouse. *Zoology* 113: 373–377
- Bozinovic, F., Bastías, D.A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S.A., Angilletta Jr., M.A. 2011a. The mean y variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology* 84: 543–552.
- Bozinovic, F., Calosi, P., Spicer, J.I. 2011b. Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42: 155–179.
- Braña, F. 1993. Shifts in body temperature and escape behaviour of female *Podarcis muralis* during pregnancy. *Oikos* 66: 216–222.
- Bueno, J., López-Urrutia, A. 2012. The offspringdevelopment- time/offspring-number trade-off. *The American Naturalist* 179: E196–E203.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection, multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York, Estados Unidos. ISBN 978-0-387-22456-5.
- Carothers, J.H., Fox, S.F., Marquet, P.A., Jaksic, F.M. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 297–309
- Castañeda, L.E., Lardies, M.A., Bozinovic, F. 2004. Adaptive latitudinal shifts in the thermal physiology of a terrestrial isopod. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1–15.
- Chown, S.L., Gaston, K.J., Robinson, D. 2004. Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology* 18: 159–67
- Christian, K.A., Bedford, G.S. 1995. Seasonal Changes in Thermoregulation by the Frillneck Lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in Tropical Australia. *Ecology* 76: 124–132.
- Cruz, F.B., Fitzgerald, L.A., Espinoza, R.E., Schulte II, J.A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 1559–1578
- Cruz, F.B., Belver, L., Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., Blanco, G., Canovas, M.G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112: 425–432
- David, J.R., Gibert, P., Moreteau, B., Gilchrist, G.W., Huey, R.B. 2003. The fly that came in from the cold: recovery time from low-temperature exposure in *Drosophila subobscura*. *Functional Ecology* 17:425–430.
- Estay, S.A., Lima, M., Bozinovic, F. 2014. The role of temperature variability on insect performance and population dynamics in a warming world. *Oikos* 123: 131–140.
- Fernández, J.B., Smith Jr., J., Scolaro, A., Ibagüengoytia, N.R. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36: 15–22.

- Gaston, K.J., Blackburn, T.M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science. Malden, MA, Estados Unidos.
- Gibert P., Huey R.B. 2001. Chill-coma temperature in *Drosophila*: effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* 74: 429–434.
- Gvozdík, L. 2012. Plasticity of preferred body temperatures as means of coping with climate change? *Biology Letters* 8: 262–265
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford. Reino Unido.
- Hodges, W.H. 2004. Evolution of viviparity in horned lizards (*Phrynosoma*): testing the cold-climate hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1230–1237
- Hoffmann, A.A. 2010. Physiological climatic limits in *Drosophila*: patterns and implications. *Journal of Experimental Biology* 213: 870–880.
- Hoffmann, A.A., Hallas, R.J., Dean, J.A., Schiffer, M. 2003. Low potential for climatic stress adaptation in a rainforest *Drosophila* species. *Science* 301: 100–102.
- Huey, R.B., Bennett, A.F. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41: 1098–1115.
- Ibargüengoytia, N.R., Cussac, V.E. 1996. Reproductive biology of the viviparous lizard, *Liolaemus pictus* (Tropiduridae): biennial female reproductive cycle? *Herpetological Journal* 6: 137–143.
- IPCC 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis—Summary for Policymakers*. International Panel Climatic Change. Disponible en: <http://www.ipcc.ch/SPM2feb07.pdf>
- Ji, X., Chen, F., Du, W.G., Chen, H.L. 2003. Incubation temperature affects hatchling growth but not sexual phenotype in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Journal of Zoology*. 261: 409–416.
- Ji, X., Lin, L.H., Luo, L.G., Lu, H.L., Gao, J.F. Ha, J. 2006. Gestation temperature sexual phenotype, morphology, locomotor performance and growth of neonatal brown forest skink, *Sphenomorphus indicus*. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 88: 453–463.
- Ji, X., Lin, C.-X., Lin, L.-H., Qiu, Q.-B., Du, Y. 2007. Evolution of viviparity in warm-climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1037–1045
- Jones, L.L.C., Lovich, R.E. 2009. *Lizards of the American South West: a photographic field guide*. Rio Nuevo Publishers, Tucson, AZ, Estados Unidos.
- Kristensen, T.N., Hoffmann, A.A., Overgaard, J., Sørensen, J.G., Hallas, R., Loeschcke, V. 2008. Cost and benefit of cold acclimation in field-released *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 105: 216–221.
- Lamb, K.P. 1961. Some effects of fluctuating temperatures on metabolism, development and rate of population growth in the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae*. *Ecology* 42: 740–745.
- Lambert, S.M., Wiens, J.J. 2013. Evolution of viviparity: a phylogenetic test of the cold-climate hypothesis in phrynosomatid lizards. *Evolution* 67: 2614–2630
- Li, H., Qu, Y.F., Hu, L.J., Ji, X. 2009. Evolution of viviparity in cold-climate lizards: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolutionary Ecology* 23: 777–790.
- Martins, E.P. 1996. Conducting phylogenetic comparative analyses when the phylogeny is not known. *Evolution* 50: 12–22
- Mathies, T., Andrews, R.M. 1997. Influence of pregnancy on thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology* 11: 498–507.
- Medina, M., Sclaro, A., Mández-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles, D.B., Ibargüengoytia, N.R. 2012. Thermal biology of genus *Liolaemus*: a phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37: 579–586.
- Meiri, S., Bauer, A.M., Chirio, L., Colli, G.R., Das, I., Doan, T.M., Feldman, A., Castro Herrera, F., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O., Uetz, P., Van Damme, R. 2013. Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography* 22: 834–845.
- Moreno Azócar, D.L., Vanhooydonck, B., Bonino, M., Perotti, M.G., Abdala, C., Schulte, II J.A., Cruz F.B. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of lizards of the *Liolaemus goetschi* group (*Liolaemini*: Iguania) *Oecologia* 171: 773–788.
- Navas, C.A., Carvajalino-Fernández, J.M., Saboyá-Acosta, L.P., Rueda-Solano, L.A., Carvajalino-Fernández, M.A. 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: patterns of mean and variance and inference from environmental data. *Functional Ecology* 27: 1145–1154
- Orme, C.D.L., Freckleton, R.P., Thomas, G.H., Petzoldt, T., Fritz, S.A., Isaac, N.J.B. 2012. CAPER: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 145–151.
- Overgaard, J., Kristensen, T.N., Mitchell, K.A., Hoffman, A.A. 2011. Thermal tolerance in widespread and tropical *Drosophila* species: Does phenotypic plasticity increase with latitude? *The American Naturalist* 178: 80–96.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877–884.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Parker S.L., Andrews R.M. 2007. Incubation temperature y phenotypic traits of hatchling *Sceloporus undulatus* : implications for the northern limits of distribution. *Oecologia* 151: 218–231.
- Qualls F.J., Andrews R.M. 1999. Cold climates and the evolution of viviparity in reptiles: cold incubation temperatures produce poor-quality offspring in the lizard, *Sceloporus virgatus*. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 67: 353–376.
- Qualls F.J., Shine R. 1998. *Leista bougainvillii*, a case study for the evolution of viviparity in reptiles. *Journal of Evolutionary Biology* 11: 63–78.
- R Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0. Disponible en: <http://www.R-project.org>.
- Revell, L.J. 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217–223.
- Rodríguez-Serrano, E., Navas, C.A., Bozinovic, F. 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34: 306–309
- Schulte, J.A., Macey, J.R., Espinoza, R.E., Larson, A. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 69: 75–102.
- Shine, R. 1983. Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia* 57: 397–405.
- Shine, R. 1987. The evolution of viviparity: ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudechis*: Elapidae). *Copeia* 1987: 551–563.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. En: B.C. Gans y F. Billet, (eds.) *Biology of the Reptilia, Vol 15, Development* pp. 605–694. John Wiley and Sons, Inc., New York. Estados Unidos.
- Shine, R. 2002. Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles? *The American Naturalist* 160: 582–593.
- Shine, R. 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58: 1809–1818.
- Shine, R. 2005. Life-history evolution in reptiles. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 36: 23–46.
- Shine, R., Harlow, P. 1993. Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard. *Oecologia* 96: 122–127.
- Sites Jr., J.W., Reeder, T.W., Wiens, J.J. 2011. Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 42: 227–244.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731–2739
- Valdecantos, S., Martínez, V., Lobo, F., Cruz, F. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126–134.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Verheyen, R.F. 1986. Selected body temperatures in the lizard *Lacerta vivipara*: variation within and between populations. *Journal of Thermal Biology* 11: 219–222.
- Wall M., Shine R. 2008. Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis* Gray, Pygopodidae): Laboratory studies can provide misleading results. *Journal of Thermal Biology* 33: 274–279.
- Wapstra, E. 2000. Maternal basking opportunity affects juvenile phenotype in a viviparous lizard. *Functional Ecology* 14: 345–352.
- Webb, J.K., Shine, R., Christian, K.A. 2006. The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution* 60: 115–122.

Apéndice 1

Lista de especies estudiadas por localidad y número de individuos (N) utilizados con los valores medios de Temperatura preferida (Tsel) y su coeficiente de variación (CV).

List of species studied here by locality and number of individuals per species (N). Also mean preferred temperature (Tsel) and coefficient of variation (CV).

Especie	N	Localidad	CV	Tsel
<i>L. abaucan</i>	16	12 km. Al S de Palo Blanco, Catamarca, Argentina	0.072	35.184
<i>L. albiceps</i>	23	10 km. al S Est. Muñano, Salta, Argentina	0.044	35.654
<i>L. baguali</i>	14	40 km. S cruce RN40 y RP29, Santa Cruz, Argentina	0.067	37.423
<i>L. bibronii</i>	8	19 km. W de Ing. Jacobacci, Río Negro, Argentina	0.074	34.519
<i>L. calchaqui</i>	17	Hualinchay, Tucumán, Argentina	0.050	35.116
<i>L. canqueli</i>	8	46 km. SE de Paso de los Indios, Chubut, Argentina	0.101	33.696
<i>L. casamiquelai</i>	9	La Esperanza, Río Negro, Argentina	0.095	34.298
<i>L. chacoensis</i>	36	33 km. E de Anillaco, La Rioja, Argentina	0.083	32.790
<i>L. coeruleus</i>	6	10 km. W Primeros Pinos, Neuquén, Argentina	0.078	37.477
<i>L. crepuscularis</i>	13	2 km. S Minas Capillitas, Catamarca, Argentina	0.053	35.651
<i>L. cuyanus</i>	36	31 km. S Tinogasta, Catamarca, Argentina	0.078	33.845
<i>L. darwinii</i>	16	110,7 Km. S Villa Unión, LA Rioja, Argentina	0.068	34.821
<i>L. darwinii</i>	33	3 km. N Puerto Madryn, Chubut, Argentina	0.069	34.889
<i>L. donosobarrosi</i>	8	2 km. NE Matancilla, Mendoza, Argentina	0.102	36.910
<i>L. elongatus</i>	13	10 km. W Primeros Pinos, Neuquén, Argentina	0.070	36.038
<i>L. espinozai</i>	21	15 km. S Santa María, Catamarca, Argentina	0.060	36.250
<i>L. famatinae</i>	9	Mina La Mexicana, cerro Famatina, La Rioja, Argentina	0.054	34.442
<i>L. fitzingeri</i>	9	Int. RP 1 y RP 32, Chubut Argentina	0.094	33.043
<i>L. gallardoii</i>	8	PN Perito Moreno, Santa Cruz, Argentina	0.054	36.093
<i>L. goestchi</i>	8	15 km. N General Roca, Río Negro, Argentina	0.097	32.530
<i>L. grosseorum</i>	3	El Nihuil, Mendoza, Argentina	0.069	37.354
<i>L. irregularis</i>	22	5 km. W San Antonio de los Cobres, Salta, Argentina	0.052	36.118
<i>L. josei</i>	16	El Zampal, Mendoza, Argentina	0.081	36.481
<i>L. kingii</i>	7	2 km. S Tres Cerros, Santa Cruz, Argentina	0.057	34.801
<i>L. kolengh</i>	7	70 km. S Los Antiguos, Santa Cruz, Argentina	0.065	31.790
<i>L. koslowskyi</i>	36	4 km. E Anillaco, La Rioja, Argentina	0.089	34.588
<i>L. kriegi</i>	15	7 km. N El Huecú, Neuquén, Argentina	0.067	35.171
<i>L. laurenti</i>	22	31 km. S Tinogasta, Catamarca, Argentina	0.079	35.314
<i>L. lavillai</i>	24	26 km. N La Poma, Salta, Argentina	0.046	35.205
<i>L. martorii</i>	5	2 km. N Las Grutas, Río Negro, Argentina	0.085	32.391
<i>L. multicolor</i>	3	10 km. al S Est. Muñano, Salta, Argentina	0.070	34.875
<i>L. multimaculatus</i>	13	Arenas Verdes, Buenos Aires, Argentina	0.078	35.372
<i>L. olongasta</i>	32	50 km. S Villa Unión, LA Rioja, Argentina	0.075	33.780
<i>L. ornatus</i>	15	2.5 km. S Susques, Jujuy, Argentina	0.056	36.248
<i>L. petrophilus</i>	9	45 km. SW Paso del Sapo, Chubut, Argentina	0.070	35.216
<i>L. poecilochromus</i>	8	40 km. E Paso San Francisco, Catamarca, Argentina	0.066	34.689
<i>L. pseudoanomalous</i>	16	4 km. E Anillaco, La Rioja, Argentina	0.078	33.403
<i>L. purul</i>	6	149 km. S Zapala, Neuquén, Argentina	0.115	35.427
<i>L. quilmes</i>	33	Santa María, Catamarca, Argentina	0.067	35.463
<i>L. riojanus</i>	3	5 km. N Baldecito, La Rioja, Argentina	0.074	36.196
<i>L. rothi</i>	3	Ea. Piedras Blancas, Río Negro, Argentina	0.108	33.287
<i>L. ruibali</i>	19	24 km. NE Uspallata, Mendoza, Argentina	0.061	35.965
<i>L. salinicola</i>	8	Medanitos, Catamarca, Argentina	0.077	34.258
<i>L. scapularis</i>	10	45 km. E Los Nacimientos, Catamarca, Argentina	0.089	32.980
<i>L. scrocchii</i>	6	8 km. E Olacapato, Salta, Argentina	0.059	34.040
<i>L. xanthoviridis</i>	7	2 km. S. Dos Pozos, Chubut Argentina	0.095	33.673
<i>L. zullyi</i>	7	25 km. S Los Antiguos, Santa Cruz, Argentina	0.032	36.437