

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Biología reproductiva de la serpiente semiacuática *Liophis semiaureus*
(Serpentes, Colubridae) en el nordeste de Argentina

Reproductive biology of the semi-aquatic snake *Liophis semiaureus*
(Serpentes, Colubridae) in the north-east of Argentina

SOLEDAD M. LÓPEZ^{1,2,*}, ALEJANDRO R. GIRAUDO^{1,3}, VANESA ARZAMENDIA^{1,3}
& MARGARITA CHIARAVIGLIO⁴

¹ Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL), José Maciá 1933, Santo Tomé, Santa Fe, Argentina

² Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas

³ Facultad de Humanidades y Ciencias

Universidad Nacional del Litoral, Ciudad Universitaria,
Paraje "El Pozo", 3000 Santa Fe, Argentina

⁴ Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba,
Vélez Sarsfield 299, Córdoba, Argentina

* Autor correspondiente: maria_soledadlopez@hotmail.com

RESUMEN

Las serpientes tienen una notable flexibilidad y diversidad en sus tácticas reproductivas, a pesar de ello, los estudios acerca de la biología reproductiva de especies sudamericanas en zonas subtropicales-templadas son escasos. Se analizó la biología reproductiva de *Liophis semiaureus* en el nordeste de Argentina, incluyendo la madurez y dimorfismo sexual, fecundidad y ciclo reproductivo. Las hembras maduras fueron significativamente más largas, presentaron mayor peso corporal y alcanzaron la madurez sexual a una longitud mayor que los machos. Los machos tuvieron colas más largas que las hembras. El ciclo reproductivo fue estacional con mayor actividad en los períodos templados del año aunque previos a la época de inundaciones. *Liophis semiaureus* invirtió más energía en la reproducción que en el crecimiento, lo que posibilita que comiencen a reproducirse con tamaños más pequeños con respecto a otras poblaciones, sin retrasar su reproducción hasta alcanzar mayores tamaños. Esta puede ser una estrategia ventajosa en climas estacionales. Las características reproductivas y de dimorfismo sexual en *L. semiaureus* se encontrarían influenciadas por aspectos filogenéticos, geográficos y ecológicos, lo que determina que la especie responda de manera general al patrón reproductivo del grupo taxonómico pero con particularidades propias determinadas por los factores geográficos y los requerimientos ecológicos.

Palabras clave: madurez y dimorfismo sexual, fecundidad, ciclo reproductivo, *Liophis semiaureus*, Argentina.

ABSTRACT

Snakes in subtropical warm zones have a wide flexibility and diversity in their reproductive tactics. In spite of it, the studies in South America about that are scanty yet. We analyzed sexual dimorphism, sexual maturity, fecundity and reproductive cycle of a semi-aquatic snake, *Liophis semiaureus*, in north-east of Argentina. Females were significantly longer and heavier than the males. Females reach sexual maturity with longer snout-vent length than the males. Males had longer tails than the females. The reproductive cycle was seasonal. The individuals were more active on the first warm stations of the year and before the floods. *Liophis semiaureus* spent more energy in reproduction than growth, so they began to reproduce with smaller bodies than others population, this pattern of reproduction could be a profitable strategy in an environment of seasonal climate. The reproduction and sexual dimorphism in *L. semiaureus* would be influenced by aspects phylogenetic, geographical and ecological. The above aspects were similar to the taxonomic group but with their own characteristics due to geographical factors and to ecological requirements.

Key words: maturity and sexual dimorphism, fecundity, reproductive cycle, *Liophis semiaureus*, Argentina.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es uno de los componentes principales de la historia de vida de los organismos, posibilitando la replicación de los genes y la existencia de los seres vivos (Pizzato 2003). Aspectos importantes de la reproducción como los ciclos reproductivos, la madurez sexual, la fecundidad y el dimorfismo sexual difieren entre especies y poblaciones, debido a que pueden estar condicionados por factores abióticos, ecológicos, ambientales, filogenéticos y geográficos (Vitt & Vangilder 1983, Cadle & Greene 1993, Di-Bernardo 1998, Barron & Andraso 2001, Giraudo et al. 2007). Las serpientes manifiestan una notable flexibilidad y diversidad en sus tácticas reproductivas, como por ejemplo en el modo o la frecuencia reproductiva, la estacionalidad y los múltiples apareamientos (Shine 2003). El período reproductivo en serpientes está generalmente relacionado con factores ambientales, aunque su extensión puede estar vinculada históricamente a determinados linajes filogenéticos (Shine 1989, Di-Bernardo 1998, Pizzato 2003). Sin embargo, la escasez de datos sobre historia natural y ecología reproductiva no permite una adecuada comparación de estos factores (Pizzato 2003). El potencial reproductivo de una especie y la viabilidad de sus embriones también pueden verse afectados a causa de acciones provocadas por causas antropogénicas como la pérdida del hábitat y la contaminación de los ambientes acuáticos y terrestres (Guillette & Iguchi 2003, Cardozo & Chiaraviglio 2008).

Si bien se han hecho esfuerzos estudiando la biología reproductiva principalmente en especies de Norteamérica, Europa y Australia (e. g. Shine 1993, Barron & Andraso 2001), en Sudamérica tales estudios son más escasos y han comprendido principalmente especies tropicales (e.g. Vitt & Vangilder 1983, Marques & Puerto 1998, Hartmann et al. 2004, Pinto & Fernández 2004, Bizerra et al. 2005, Monteiro et al. 2006). Debido a la alta riqueza de ofidios en el Neotrópico (Uetz 2000) los estudios reproductivos exhaustivos se han realizado sobre una pequeña proporción de especies siendo insuficientes para generalizar patrones y entender procesos (Pizzato & Marques 2002). La escasez de datos es aún mayor en áreas subtropicales y templadas de Sudamérica como

el nordeste de Argentina, donde también existe una elevada diversidad de ofidios (Giraudo et al. 2004, 2007).

Liophis miliaris (Linnaeus, 1758) es una especie con una historia taxonómica compleja (Giraudo et al. 2006 a). Dixon (1983), en una de las últimas revisiones taxonómicas del grupo, propuso siete subespecies que poseen distribuciones alopátridas o parapatridas en distintas cuencas o en sectores de grandes cuencas hidrográficas de Sudamérica, y varias de ellas presentan notables diferencias morfológicas y de coloración. Por ejemplo Giraudo et al. (2006a) analizaron las diferencias de las poblaciones más meridionales, *L. m. semiaureus* (Cope, 1862), y comprobaron que puede ser considerada una especie válida. De la misma manera otras poblaciones han sido sugeridas como posibles especies válidas (Pizzato & Marques 2006). No obstante, las subespecies y especies de este grupo, que denominaremos “*miliaris*” en adelante, tienen relaciones de parentesco estrechas (discusiones detalladas sobre la taxonomía del grupo pueden consultarse en Gans 1964, Dixon 1983, Giraudo 2001, Giraudo et al. 2006a, Pizzato & Marques 2006).

La biología reproductiva del grupo *Liophis miliaris* fue estudiada en cuatro poblaciones de la selva atlántica brasileña, incluyendo las subespecies *L. m. merremii* (Wied, 1821) y *L. m. orinus* (Griffin, 1916), registrándose variaciones en su dimorfismo sexual, frecuencia reproductiva y ciclo reproductivo en relación con diferencias climáticas y geográficas (Pizzato & Marques 2006). Para evaluar la influencia de factores filogenéticos, ecológicos, climáticos y antrópicos sobre las poblaciones naturales, se necesitan conocer previamente los patrones reproductivos de las especies realizando estudios sobre su historia de vida.

Liophis semiaureus se distribuye en la llanura Chaco-pampeana del Paraguay, Uruguay, sur de Brasil y nordeste de Argentina (Giraudo & Scrocchi 2002, Giraudo et al. 2006 a), en relación con los grandes ríos de llanura de la cuenca del Plata, en los ríos Paraguay, Uruguay, Paraná y de La Plata, y algunos de sus principales afluentes y humedales relacionados, teniendo las especies del grupo *miliaris* hábitos predominantemente acuáticos, respecto a otras especies del género

(Arzamendia 2006, Giraudo et al. 2006a, 2007).

Los antecedentes expuestos nos permiten proponer que (1) la población de *L. semiaureus* estudiada tiene características propias en cuanto a sus aspectos reproductivos y de dimorfismo sexual y (2) estas características son similares a las características que presentan poblaciones del grupo *miliaris* relacionadas geográficamente. Los objetivos de este trabajo son (1) determinar el rango de LHC en el cual la especie alcanza la madurez sexual, (2) determinar el grado de dimorfismo sexual en la población estudiada, (3) evaluar la fecundidad de las hembras y el ciclo reproductivo de machos y hembras a lo largo del año, y (4) determinar la época de nacimientos de la especie en el área de estudio. Nuestro trabajo aporta al conocimiento de la biología reproductiva de *L. semiaureus* en el noreste argentino y brinda una discusión con aspectos de la biología reproductiva de poblaciones simpátricas y poblaciones del grupo *miliaris* de zonas tropicales y subtropicales.

MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue realizado en el noreste argentino en la región de influencia del río Paraná (Fig. 1). Este gran río facilita que se extiendan selvas y bosques en galería hacia latitudes subtropicales y templadas de la provincia Paranaense (Cabrera 1994), aunque en el área de estudio se observa también la influencia de las provincias fitogeográficas que atraviesa en su recorrido, que son la Chaqueña, el Espinal y la Pampeana (Giraudo et al. 2006 b). El área presenta un mosaico muy complejo de hábitats incluyendo distintos tipos de bosques húmedos a semixerófilos, sabanas, palmares y diversos tipos de humedales lénticos y lóticos con diferentes comunidades de vegetación palustre y flotante (Giraudo et al. 2006b, Pensiero 2006). En la planicie de inundación del río Paraná existe una dinámica fuertemente modelada por los ciclos de

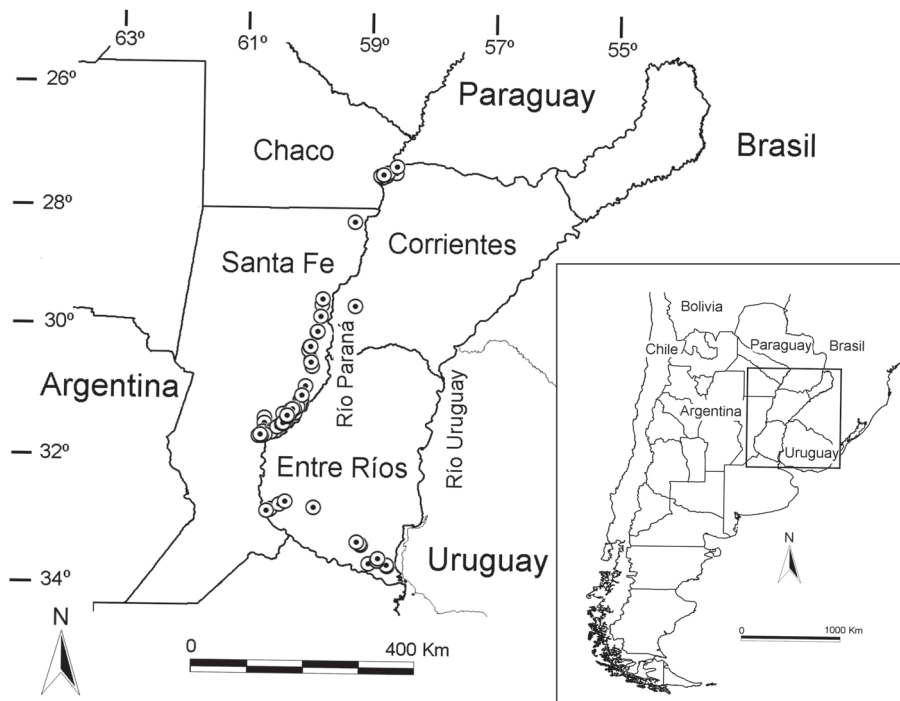


Fig 1: Localización geográfica de los especímenes analizados en el área de estudio.

Geographic location of analyzed specimens in the study area.

crecientes y bajantes del río (Neiff 1990, Burkart et al. 1999). El clima es estacional con meses templados en primavera (octubre-diciembre) y otoño (abril-junio), meses cálidos en verano (enero-marzo) y meses fríos en invierno (julio-setiembre). Para obtener la media mensual de temperatura y precipitaciones en el área de estudio, se promediaron los valores obtenidos en el puerto de la ciudad de Santa Fe y de Corrientes. Los niveles hidrométricos fueron tomados del puerto de Santa Fe. Las temperaturas medias mensuales variaron entre 14,17 y 26,93 °C, las precipitaciones medias mensuales entre 19,29 y 187,37 mm y el nivel hidrométrico mensual entre 2,7 y 3,9 m (Figs. 2, 5 y 6). Las precipitaciones anuales varían entre 1.000 y 1.500 mm, la estación lluviosa comienza en octubre y finaliza en abril y los niveles hidrométricos máximos anuales se registran en los meses de marzo y abril (Prado 1993, Iriondo & Paira 2007). Las mediciones de temperaturas medias mensuales (°C), precipitaciones (mm) y nivel hidrométrico (m) realizadas en el puerto de la ciudad de Santa Fe (1996-2006) fueron obtenidas por el Centro de Informaciones Meteorológicas, Facultad de

Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral, Prefectura Naval Argentina y la Dirección de Construcciones Portuarias y Vías Navegables. Las mediciones de temperaturas medias mensuales (°C) y precipitaciones (mm) realizadas en el puerto de la ciudad de Corrientes (1996-2006) fueron obtenidas por la estación meteorológica 871660 (SARC, http://www.tutiempo.net/clima/Corrientes_Aero/871660.htm).

MÉTODOS

Se analizaron 123 especímenes procedentes del área de estudio (Apéndice), 94 fueron recolectados en muestreos realizados por rutas y caminos cercanos al río Paraná, y en búsquedas intensivas (Campbell & Christman 1982, Scott 1994) en sectores cercanos al río Paraná y depositados en el Instituto Nacional de Limnología, Santa Fe (INALI-CONICET-UNL); 29 especímenes fueron revisados de colecciones herpetológicas nacionales: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires (MACN); Colección Félix de Azara (CFA), depositada en la

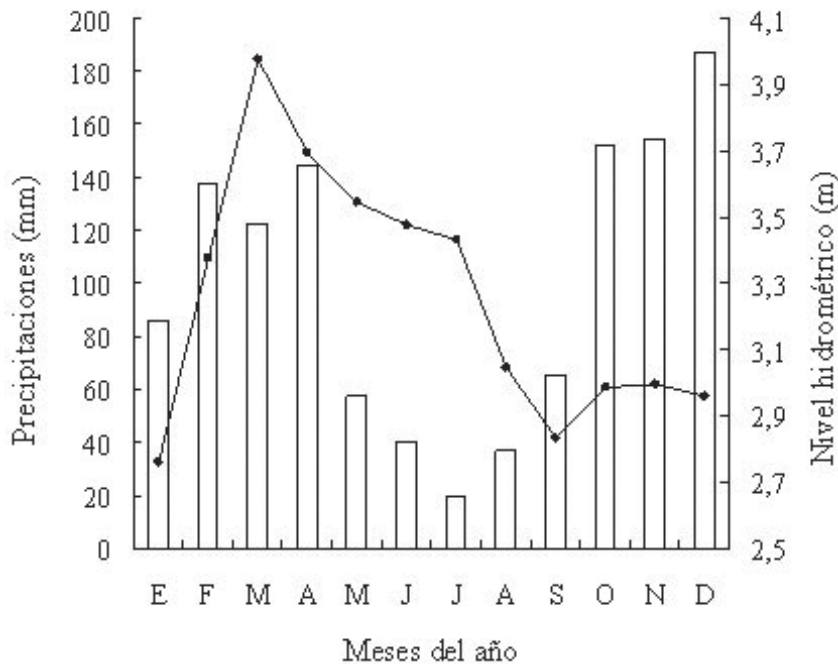


Fig. 2: Variación mensual de las precipitaciones (barras) y el nivel hidrométrico (círculos unidos por líneas) en el área de estudio en el período 1996-2006.

Monthly variations in precipitations (bars) and river level (circle joined by lines) on the study area between 1996-2006.

colección del MACN y Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (UNNEC). Los ejemplares fueron recolectados entre 1982 y 2006 (aunque la mayoría de ellos corresponden al período 1996-2006 en coincidencia con los registros climáticos; ver Pizzatto & Marques 2002, Girauo et al. 2007).

Para analizar el dimorfismo sexual, los ejemplares fueron sexados, pesados (g), se midieron la longitud hocico cloaca (LHC) y la longitud de la cola (LC), con cinta métrica o calibre de vernier. Se calculó el grado de dimorfismo sexual (SSD) como (promedio del LHC del sexo más grande / promedio del LHC del sexo más chico) – 1 (Shine 1994).

La condición reproductiva de los ejemplares fue estimada a través del examen de las gónadas. En las hembras se midió el diámetro del folículo ovárico derecho más largo, aquellas con folículos vitelogénicos mayores a 5 mm o con huevos en oviducto fueron consideradas maduras (Marques & Puerto 1998, Aguiar & Di-Bernardo 2005). Adicionalmente, se registró el número de huevos en las hembras grávidas. En los machos se consideraron maduros a aquellos que presentaron vasos deferentes enrollados, lo que indica la presencia de actividad espermática (Aguiar & Di-Bernardo 2005). El volumen testicular fue calculado utilizando la fórmula del volumen de la elipsoide $V = 4/3 abc$ donde a = radio del largo, b = radio del ancho, c = radio del alto (Pizzatto & Marques 2006). Se analizó el ciclo reproductivo de 43 hembras y 12 machos a lo largo del año en ejemplares que fueron recolectados entre 1982 y 2006.

Se aplicaron las pruebas de Shapiro-Wilks para evaluar la normalidad y la prueba F para la igualdad de las varianzas. Para analizar el dimorfismo sexual se comparó el LHC entre

machos y hembras utilizando la prueba t-Student. Debido a que el LC y el peso varían con el LHC, para comparar estas variables entre los sexos se utilizó un análisis de covarianza (ANCOVA) usando el LHC como covariable. Se examinó la relación entre el tamaño de la camada y el LHC de las hembras mediante el coeficiente de correlación de Spearman. Fueron utilizadas tablas de contingencia para evaluar la interacción entre los individuos reproductivos y las estaciones del año analizada con la prueba χ^2 . Los análisis estadísticos se calcularon mediante el programa Infostat versión 5.1 con una significancia de 0.05 (Di Rienzo et al. 2005, Universidad Nacional de Córdoba, <http://www.infostat.com.ar>).

RESULTADOS

Dimorfismo sexual

Las dimensiones corporales de los machos y las hembras se detallan en la Tabla 1. Las hembras maduras presentaron mayores LHC que los machos maduros (Prueba t de Student, $t_{49} = 7,26$; $P < 0,0001$), siendo el SSD de 0,48. Los machos presentaron colas más largas que las hembras en relación al LHC (Análisis de covarianza, $F_{2,33} = 38,04$; $P < 0,0001$) y las hembras tuvieron mayor peso corporal que los machos en relación al LHC (Análisis de covarianza, $F_{2,13} = 24,75$; $P < 0,0001$).

Madurez sexual y fecundidad

Las hembras alcanzaron la madurez sexual con mayor longitud corporal que los machos, la hembra madura más pequeña tuvo 547 mm de LHC y el macho maduro más chico tuvo 305

TABLA 1
Medidas corporales en adultos de *Liophis semiaureus*.

Size measurements in adults of *Liophis semiaureus*.

Carácter	Females			Males		
	N	Media ± DE (mm)	Rango (mm)	N	Media ± DE (mm)	Rango (mm)
LHC	29	777 ± 149	547-1147	22	530 ± 119	305-700
LC	21	147 ± 23	113-200	16	117 ± 22	69-150
Peso	24	191 ± 86	67-411	22	87 ± 47	25-187

mm de LHC (Tabla 1). El porcentaje de hembras maduras por rango de LHC fue mayor al 50 % a partir de los 651 mm y todas las hembras fueron maduras a partir de los 951 mm de LHC (Fig. 3). Todos los machos fueron maduros a partir de los 451 mm de LHC (Fig. 4). Cinco hembras presentaron los oviductos agrandados en los meses de noviembre y diciembre, otras cinco hembras contenían huevos en sus oviductos entre los meses de noviembre y enero. La media del tamaño de la camada fue de $8 \pm 3,81$ ($n = 5$; rango = 3 – 12) y no estuvo relacionado al LHC de las hembras (correlación de Spearman, $r = -0,08$; $P = 0,88$).

Ciclo reproductivo

Los ciclos reproductivos tanto en hembras como en machos fueron estacionales, con mayor actividad en el período templado-cálido del año, aunque previos a la época de mayor altura en el nivel hidrométrico que ocurre entre marzo y abril. Las hembras maduras en actividad reproductiva fueron encontradas entre los meses de octubre y febrero (Fig. 5). Los machos

presentaron actividad espermática entre los meses de octubre y diciembre, coincidiendo con los primeros meses de actividad reproductiva de las hembras (Fig. 6). El número de individuos reproductivos fue significativamente diferente a lo largo del año (prueba Chi cuadrado, $\chi^2_3 = 50,52$, $P < 0,0001$). No se encontraron individuos en actividad reproductiva en otoño e invierno. De un total de 26 neonatos, siete (27 %) fueron encontrados en el mes de febrero, el resto se encontraron a lo largo del año excepto en los meses de julio, agosto y septiembre. El neonato más pequeño midió 170 mm de LHC y se encontró en febrero, por lo cual es probable que los nacimientos ocurran en esta época.

DISCUSIÓN

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual es usual en los ofidios (Sironi et al. 2000, Bertona & Chiaraviglio 2003, Pleguezuelos & Fahd 2004), pudiendo representar una característica común de un grupo

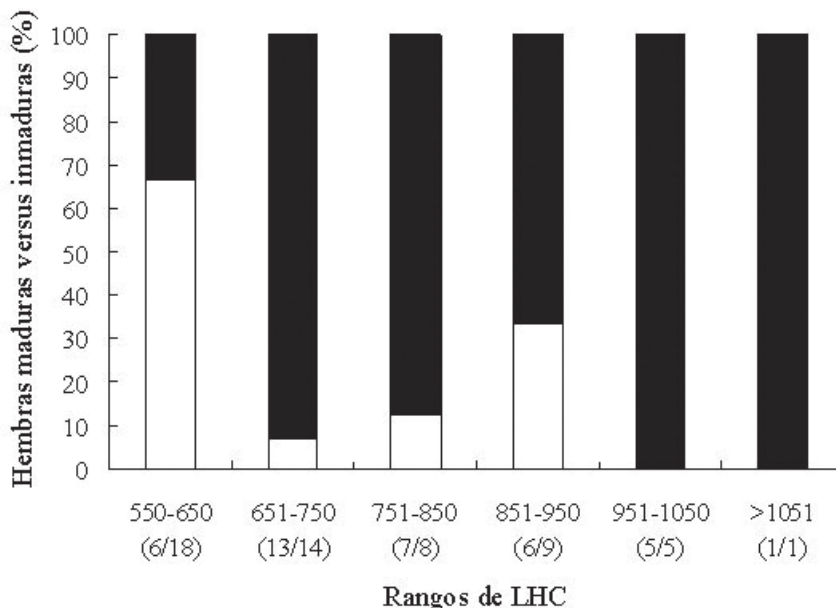


Fig. 3: Frecuencia de hembras reproductivas en diferentes rangos de edad (LHC). Los números entre paréntesis indican el número de hembras reproductivas en relación al número total de hembras, las barras negras indican el porcentaje de hembras maduras y las barras blancas el porcentaje de hembras inmaduras.

Ratio of reproductive females in different body size classes. The numbers in brackets indicate the number of reproductive females in relation to the total number of females, the black bars indicate the percent of mature females and the white bars the percent of immature females.

taxonómico o estar relacionado con determinados requerimientos ecológicos (Madsen & Shine 1993). Las especies del grupo *miliaris* en general presentan dimorfismo sexual, como fue mencionado para *L. semiaureus* y en coincidencia con este trabajo por Giraudo et al. (2006 a), para *Liophis miliaris merremii* y *Liophis miliaris orinus* por Pizzatto & Marques (2006) y para *Liophis miliaris orinus* en el largo de la cola por Giraudo et al. (2006a). Basándonos en estos antecedentes, el dimorfismo sexual podría estar relacionado al grupo taxonómico, aunque también existen diferencias entre las poblaciones. En la población del noreste argentino el SSD consistió en más del doble de las poblaciones de *L. miliaris* estudiadas por Pizzatto & Marques (2006). La diferencia se encuentra en el mayor tamaño corporal (LHC) de las hembras de *L. semiaureus* analizadas, sin embargo los machos

tuvieron LHC semejantes a las poblaciones del grupo *miliaris* en el Brasil. Las ventajas que producen en la fecundidad los cuerpos más largos de las hembras pueden influenciar el grado de dimorfismo sexual de una especie (Shine 1994, Chiaraviglio et al. 2003, Pizzatto 2003). Es probable que las hembras de *L. semiaureus* tengan mayores requerimientos energéticos para la viabilidad de sus huevos respecto a otras especies del grupo *miliaris* de regiones intertropicales. En consecuencia, es posible que la existencia del dimorfismo sexual en una especie esté determinada por el grupo taxonómico al que pertenece, pero las variaciones en el dimorfismo entre especies de ese grupo o entre diferentes poblaciones de una misma especie se deban a factores ecológicos, geográficos o ambientales (Kendeigh 1969, Graves 1991, Shetty & Shine 2002, Scott 2003, Pizzatto 2005).

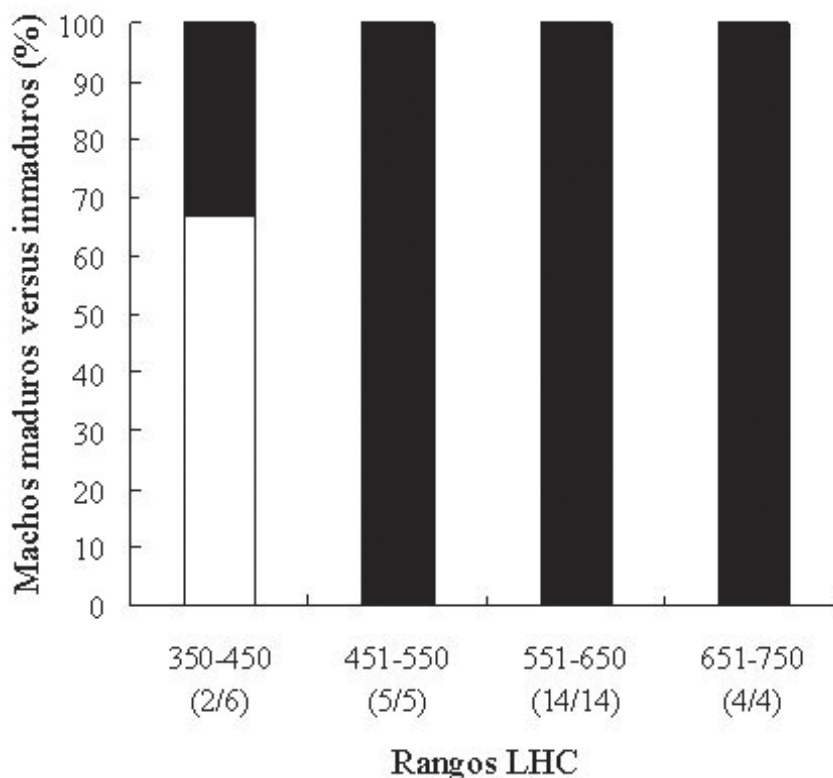


Fig. 4: Frecuencia de machos reproductivos en diferentes rangos de edad (LHC). Los números entre paréntesis indican el número de machos reproductivos en relación al número total de machos, las barras negras indican el porcentaje de machos maduros y las barras blancas el porcentaje de machos inmaduros.

Ratio of reproductive males in different body size classes. The numbers in brackets indicate the number of reproductive males in relation to the total number of males, the black bars indicate the percent of mature males and the white bars the percent of immature males.

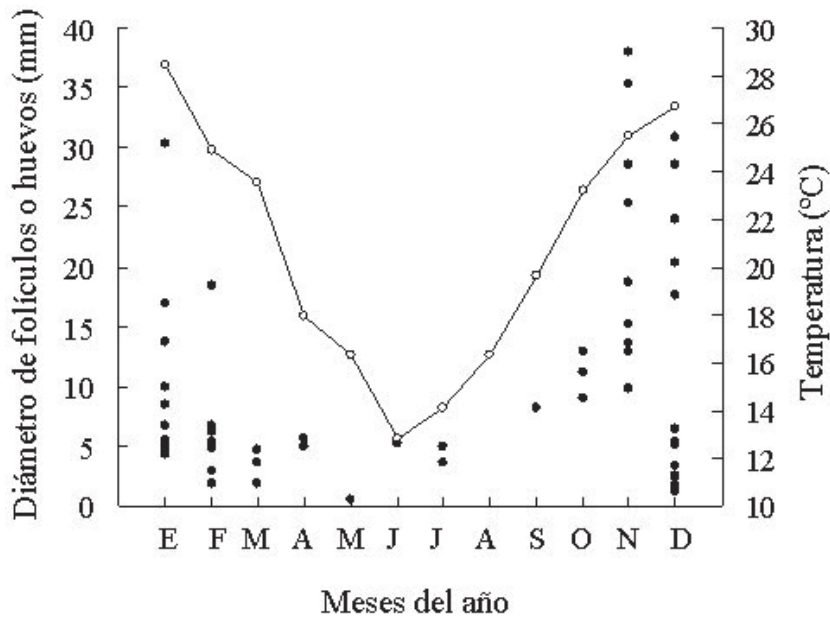


Fig. 5: Variación mensual en el diámetro del folículo ovárico o huevo más largo en hembras de *L. semiaureus* (círculos) y variación mensual de la temperatura en el área de estudio (círculos unidos por líneas).

Annual variation in the diameter of the largest follicle or egg of the *L. semiaureus* females (circles) and monthly variation of the environmental temperature in the study area (circle joined by lines).

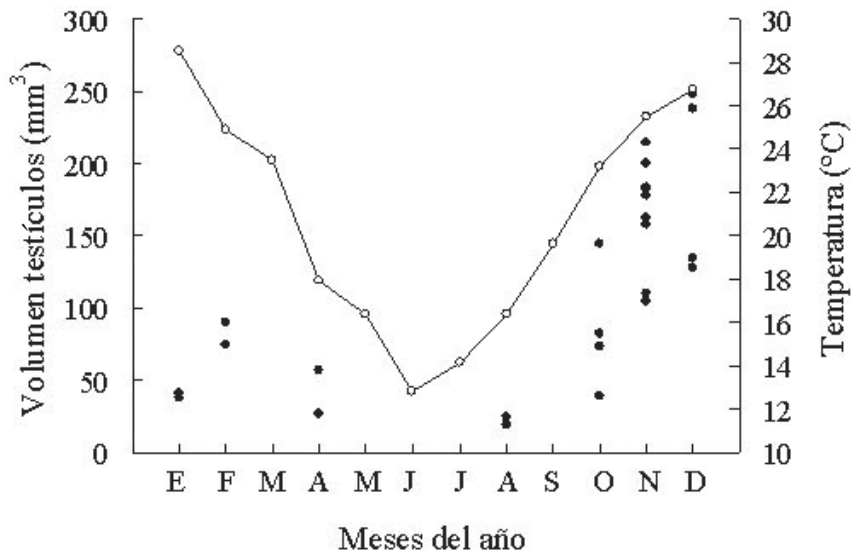


Fig. 6: Variación mensual en el volumen testicular de machos de *L. semiaureus* (círculos) y variación mensual de la temperatura en el área de estudio (círculos unidos por líneas).

Annual variation in the testicular volume of the *L. semiaureus* males (circles) and monthly variation of the environmental temperature in the study area (circle joined by lines).

Madurez sexual y fecundidad

Las hembras de *L. semiaureus* alcanzan la madurez sexual con mayores LHC que los machos, en coincidencia con las poblaciones del grupo *miliaris* estudiadas por Pizzato (2003). Esta característica podría estar indicando diferencias en los requerimientos de cada sexo para poder lograr la reproducción, sin embargo los porcentajes de machos o hembras maduras en las diferentes clases de edad probablemente expresen mejor algunos aspectos reproductivos de las especies (Aguiar & Di-Bernardo 2005).

Si bien la frecuencia de hembras reproductivas aumenta a medida que aumenta el tamaño corporal y por lo tanto las hembras de mayor tamaño tienen mayores probabilidades de reproducirse, la frecuencia de hembras reproductivas fue alta en la mayoría de los rangos de LHC (> 65 % en cinco de seis rangos). En un ambiente de clima estacional un retraso en la reproducción podría resultar en un fracaso reproductivo de ese año, teniendo que posponer la reproducción hasta el próximo año. En cambio, serpientes que habitan climas tropicales y se reproducen de forma continua pueden invertir más en crecimiento, iniciando la reproducción con cuerpos más largos, lo que les posibilitaría la producción de mayor cantidad de huevos (Pizzato & Marques 2006). La tendencia que las hembras más grandes producen una mayor camada es común en las serpientes, pero las diferentes especies difieren en la relación entre el tamaño de la madre y el número de crías o huevos (Bertona & Chiaraviglio 2003). En nuestro trabajo no existió relación entre el LHC de las hembras y el número de huevos, posiblemente la producción de camadas más pequeñas se compense con una mayor proporción de hembras que se reproducen con LHC más pequeños. Los machos presentan el mismo patrón, el porcentaje de machos maduros es del 100 % en 3 de los 4 rangos de LHC. Los machos que alcanzan la madurez sexual con menor tamaño corporal comienzan a reproducirse más precozmente. Cuando la competición por el acceso a las hembras depende de la búsqueda y no de la lucha, machos que maduran más temprano pueden encontrar a las hembras antes en relación con los de maduración tardía. Por lo tanto, cuando no hay combate entre machos, los machos maduros más chicos son favorecidos por la selección natural

(Shine 1994). Los individuos de la población estudiada invierten más energía en la reproducción que en el crecimiento, lo que posibilita que comiencen a reproducirse con cuerpos más pequeños con respecto a otras poblaciones, y que no retrasen la reproducción hasta alcanzar tamaños corporales mayores. Posiblemente esta sea una estrategia que les brinda ventajas en un ambiente de clima estacional.

Ciclo reproductivo

El nordeste argentino es una región de clima subtropical-templado cuya estacionalidad está marcada principalmente por la temperatura, el nivel hidrométrico y las precipitaciones. En el área de estudio *L. semiaureus* presentó actividad reproductiva estacional coincidiendo con los meses templados y cálidos del año. En los primeros meses de primavera ambos sexos estuvieron activos y este es posiblemente el momento donde machos y hembras se encuentran para aparearse coincidiendo los períodos de cópula, ovulación y producción espermática (sincronía reproductiva de la población). Los machos disminuyen su actividad al finalizar la estación. A fines de la primavera y principios del verano, en los meses previos al ascenso del nivel hidrométrico (noviembre-enero), se encontraron hembras con huevos en oviducto o con oviductos agrandados. Las especies ovíparas necesitan poner los huevos durante los meses cálidos del año para su incubación, a diferencia de las especies vivíparas que pueden elevar su temperatura corporal exponiéndose a una fuente de calor y de esa manera retener los embriones durante más tiempo (Aguiar & Di-Bernardo 2005). Asimismo, en determinadas regiones, las especies ovíparas deben hacer sus puestas lo suficientemente temprano para evitar que los huevos se expongan al aumento del nivel del río o a los primeros fríos (Shine & Bull 1979, Giraud et al. 2007). Esta modalidad diferencia a *L. semiaureus* de la especie *Helicops leopardinus* (Schlegel, 1837), también de hábitos acuáticos con la cual cohabita, cuya reproducción es vivípara y su ciclo reproductivo está relacionado con el ascenso del nivel hidrométrico (Giraud et al. 2007). Estas dos especies simpátricas manifiestan diferentes modalidades y estrategias reproductivas en un

mismo hábitat. *Liophis semiaureus* se asemeja más en su reproducción a otra especie simpátrica terrestre, *Philodryas patagoniensis* (Girard, 1858) estudiada en la misma área (Giraud et al. 2007, López & Giraud 2008) y esto se debe posiblemente a su condición ovípara. Además de la temperatura y el nivel hidrométrico, la estacionalidad en las precipitaciones (con dos picos marcados a principios y fines del verano) puede ser un factor importante en la estacionalidad del ciclo reproductivo de *L. semiaureus*, como sucede con otras especies semiacuáticas cuya mayor fuente de alimentos depende de la formación de cuerpos de agua formados con las lluvias (Saint-Girons 1982, Pizzato 2003); el forrajeo ha sido señalado como uno de los factores más importantes que puede influenciar la frecuencia de nacimientos (Di-Bernardo 1998). El mayor porcentaje de neonatos se encontró a mediados y fines del verano, en mitad de la estación más lluviosa, lo que podría estar indicando la época de nacimientos.

CONCLUSIÓN

Si bien *L. semiaureus* responde de manera general al patrón de dimorfismo sexual del resto de las especies del grupo *miliaris* y su ciclo reproductivo es similar al de *L. miliaris orinus*, la población estudiada tiene características propias en ambos aspectos.

El dimorfismo sexual es una característica que la relaciona con taxones hermanos, pero el grado de SSD es más acentuado y esto se debe probablemente a las diferencias en los requerimientos energéticos de las hembras en las diferentes regiones geográficas para lograr la viabilidad de sus camadas.

El ciclo reproductivo de *L. semiaureus* en el nordeste argentino es más semejante al de las poblaciones de *L. miliaris orinus* que al de las poblaciones más septentrionales de *L. miliaris merremii* (Pizzato 2003). Las semejanzas en la reproducción de ambas especies podría deberse a similitudes en la estacionalidad climática a lo largo del año, ya que si bien *L. m. orinus* habita más al norte en la provincia biogeográfica Atlántica del este de Paraguay, nordeste de Argentina y sudeste de Brasil, vive en alturas mayores con inviernos fríos, como los de las poblaciones meridionales (Di Bernardo 1998,

Giraud et al. 2006a). A pesar de tener patrones semejantes con ciclos reproductivos estacionales, presentan diferencias en cuanto a la madurez sexual ya que en la población de *L. semiaureus* la misma se logra con cuerpos más pequeños. Otra diferencia es la media del número de huevos que es menor en *L. semiaureus* y no presenta correlación con el tamaño de la hembra.

Las características de la reproducción y dimorfismo sexual de *L. semiaureus* están influenciados por aspectos filogenéticos, geográficos y ecológicos, lo que determina que la especie responda de manera general al patrón reproductivo del grupo taxonómico pero con particularidades propias determinadas posiblemente por los factores geográficos y los requerimientos ecológicos.

AGRADECIMIENTOS

A Yanina Prieto, Manuel Verzeñassi, Javier Urban y Silvia Regner por su ayuda en el campo y trabajo de laboratorio. A Patricia Severin, Horacio Vera, César Morzán, Claudio Torres, Carlos y Yolanda Gamarra, Alan y Susana Sandrigo, familia Escalante, Ramón Regner y Esteban Creus por el aporte de ejemplares. Al personal del Instituto Nacional de Limnología que colabora en nuestras tareas. A los curadores de museos e institutos que nos permitieron las consultas de las colecciones: Gustavo Carrizo, Carlos Virasoro y Beatriz Alvarez. Al ingeniero Rodríguez y al técnico Ignacio Cristina del Centro de Informaciones Meteorológicas, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral, por facilitarnos los datos meteorológicos. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Esta investigación fue financiada por los siguientes proyectos: PEI 6129 (CONICET), PICT 2002 N° 01-12831 (ANPCyT), CAID 2005 PE 249 (UNL), PICTO 2005 N° 15-23191 (UNL, ANPCyT) y PIP 2004 N° 6487.

LITERATURA CITADA

ARZAMENDIA V (2006) Las serpientes (Reptilia) de los ríos Paraná y Uruguay: patrones de diversidad y rol de los ríos como corredores faunísticos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y

- Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. 145 pp.
- AGUIAR LPS & M DI-BERNARDO (2005) Reproduction of the water snake *Helicops infrataeniatus* (Colubridae) in southern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 527-533.
- BARRON JN & GM ANDRASO (2001) The influence of fall foraging success on follicle number in the northern water snake, *Nerodia sipedon*. *Journal of Herpetology* 35: 504-507.
- BERTONA M & M CHIARIVIGLIO (2003) Reproductive biology, mating aggregations, and sexual dimorphism of the Argentine *Boa constrictor occidentalis*. *Journal of Herpetology* 37: 510-516.
- BIZERRA A, OAV MARQUES & I SAZIMA (2005) Reproduction and feeding of the colubrid snake *Tomodon dorsatus* from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 33-38.
- BURKART R, NO BÁRBARO, RO SÁNCHEZ & DA GÓMEZ (1999) Eco-Regiones de la Argentina. Programa de Desarrollo Institucional, Componente de Política Ambiental, Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina. 42 pp.
- CABRERA AL (1994) Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería (Argentina)* 2: 1-85.
- CADLE JE & HW GREENE (1993) Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of Neotropical snake assemblages. En: Rickelers RE & D Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*: 281-293. University Chicago Press, Chicago, USA.
- CAMPBELL HW & SP CHRISTMAN (1982) Field techniques for herpetofaunal community analysis. En: Scott NJ Jr. (ed) *Herpetological communities*: 193-200. *Wildlife Research Report* 13, U. S. Department Interior. Fish and Wildlife Service, Washington, USA.
- CARDOZO G & M CHIARAVIGLIO (2008) Landscape changes influence the reproductive behaviour of a key "capital breeder" snake (*Boa constrictor occidentalis*) in the Gran Chaco region, Argentina. *Biological Conservation* 141: 3050-3058.
- CHIARAVIGLIO M, M BERTONA, M SIRONI & S LUCINO (2003) Intrapopulation variation in life history traits of *Boa constrictor occidentalis* in Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 65-74.
- DI-BERNARDO M (1998) História natural de uma comunidade de serpentes da borda oriental do planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis Doctoral, Instituto de Biociencias do Campus de Rio Claro, Universidad Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil. 119 pp.
- DI RIENZO JA, CW ROBLEDO, MG BALZARINI, F CASANOVES, L GONZALEZ & M TABLADA (2005) InfoStat Software Estadístico. Universidad Nacional de Córdoba. URL: <http://www.infostat.com.ar>.
- DIXON JR (1983) Taxonomic status of the South American snakes *Liophis miliaris*, *L. amazonicus*, *L. chrysostomus*, *L. mossoroensis* and *L. purpurans*. *Copeia* 3: 791-802.
- GANS C (1964) A redescription and geographic variation in *Liophis miliaris* Linné, the common Water Snake of Southeastern of South America. *American Museum Novitates* 2178: 1-58.
- GIRAUDO AR (2001) Diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo. Taxonomía, biogeografía y conservación. *Literature of Latin America*, Buenos Aires, Argentina. 285 pp.
- GIRAUDO AR & GJ SCROCCHI (2002) Argentinean snakes: an annotated checklist. *Smithsonian Herpetological Information Service (USA)* 132: 1-70.
- GIRAUDO AR, V ARZAMENDIA & MS LÓPEZ (2004) Ofidios del litoral de Argentina (Reptilia: Serpentes): Biodiversidad y síntesis sobre el estado actual de conocimiento. *INSUGEO Miscelánea (Argentina)* 12: 5-12.
- GIRAUDO AR, V ARZAMENDIA & P CACCIALI (2006a). Geographic variation and taxonomic status of the southernmost populations of *Liophis miliaris* (Linnaeus, 1758) (Serpentes: Colubridae). *Herpetological Journal* 16: 213-220.
- GIRAUDO AR, J PENSIERO & V ARZAMENDIA (2006b). Jaukanigás: una visión biogeográfica de la región. En: Giraudo AR (ed) *Sitio Ramsar Jaukanigás: biodiversidad, aspectos socioculturales y conservación* (Río Paraná, Santa Fe, Argentina): 30-33. *Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Humedales para el Futuro, Ramsar, Santa Fe, Argentina*.
- GIRAUDO AR, V ARZAMENDIA & MS LÓPEZ (2007) Reptiles. En: Iriondo MH, JC Paggi & MJ Parma (eds) *The middle Paraná river: limnology of a subtropical wetland*: 341-362. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- GRAVES GR (1991) Bergmann's rule near the equator: Latitudinal clines in body size of an Andean passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 2322-2325.
- GUILLETTE LJ & T IGUCHI (2003) Contaminant-induced endocrine and reproductive alterations in reptiles. *Pure and Applied Chemistry* 75: 2275-2286.
- HARTMANN MT, OAV MARQUES & M ALMEIDA-SANTOS (2004) Reproductive biology of the southern Brazilian pitviper *Bothrops neuwiedi pubescens* (Serpentes, Viperidae). *Amphibia-Reptilia* 25: 77-85.
- IRIONDO MH & AR PAIRA (2007) Physical geography of the basin. En: Iriondo MH, JC Paggi & MJ Parma (eds) *The middle Paraná river: limnology of a subtropical wetland*: 7-31. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- KENDEIGH SC (1969) Tolerance of cold and Bergmann's rule. *Auk* 86: 13-25.
- LÓPEZ MS & AR GIRAUDO (2008) Ecology of the snake *Philodryas patagoniensis* (Serpentes, Colubridae) from Northeast Argentina. *Journal of Herpetology* 42: 474-480.
- MADSEN T & R SHINE (1993) Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in European grass snakes. *Evolution* 47: 1-4.
- MARQUES OAV & G PUORTO (1998) Feeding, reproduction and growth in the crowned snake *Tantilla melanocephala* (Colubridae), from southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 19: 311-318.
- MONTEIRO C, CE MONTGOMERY, F SPINA, RJ SAWAYA & M MARTINS (2006) Feeding, reproduction, and morphology of *Bothrops mottogrossensis* (Serpentes, Viperidae, Crotalinae) in the Brazilian Pantanal. *Journal of Herpetology* 40: 408-413.
- NEIFF JJ (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia (Venezuela)* 15: 424-441.
- PENSIERO JF (2006) Flora y vegetación de Jaukanigás. En: Giraudo AR (ed) *Sitio Ramsar Jaukanigás: Biodiversidad, Aspectos Socioculturales y Conservación* (Río Paraná, Santa Fe, Argentina):

- 35-40. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Humedales para el Futuro, Ramsar, Santa Fe, Argentina.
- PINTO RR & R FERNANDES (2004) Reproductive biology and diet of *Liophis poecilogyrus* poecilogyrus (Serpentes, Colubridae) from southeastern Brazil. *Phyllomedusa* 3: 9-14.
- PIZZATO L (2003) Reprodução de *Liophis miliaris* (Serpentes:Colubridae) no Brasil: influência histórica e variações geográficas. Tesis Doctoral, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil. 92 pp.
- PIZZATO L (2005) Reproductive biology of the "glass snake" *Ophiodes fragilis* (Squamata: Angidae) in south-east Brazil. *Herpetological Journal* 15: 9-13.
- PIZZATTO L & OAV MARQUES (2002) Reproductive biology of the false coral snake *Oxyrhopus guibei* (Colubridae) from southern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 495-504.
- PIZZATTO L & OAV MARQUES (2006) Interpopulational variation in sexual dimorphism, reproductive output, and parasitism of *Liophis miliaris* (Colubridae) in the Atlantic forest of Brazil. *Amphibia-Reptilia* 27: 37-46.
- PLEGUEZUELOS JM & S FAHD (2004) Body size, diet and reproductive ecology of *Coluber hippocrepis* in the Rif (Northern Morocco). *Amphibia-Reptilia* 25: 287-302.
- PRADO DE (1993) What is the Gran Chaco vegetation in South America? A redefinition. Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. *Candollea* 48: 615-629.
- SAINT-GIRONS H (1982) Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* 38: 5-16.
- SCOTT NJ (1994) Complete species inventories. En: Heyer RW, MA Donnelly, RW McDiarmid, H Lac & MS Foster (eds) *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians: 78-79*. Smithsonian Institute, Washington. USA.
- SCOTT MB (2003) Body size evolution in snakes: evidence from island populations. *Copeia*: 81-94.
- SHETTY S & R SHINE (2002) Sexual divergence in diets and morphology in Fijian sea snakes *Laticauda colubrina* (Laticaudinae). *Austral Ecology* 27: 77-84.
- SHINE R (1989) Constraints, allometry, and adaptation: food habits and reproductive biology of Australian brownsnakes (*Pseudonaja*: Elapidae). *Herpetologica* 45: 195-207.
- SHINE R (1993) Sexual dimorphism in snakes. En: Seigel RA & JT Collins (eds) *Snakes ecology and behavior: 49-86*. McGraw-Hill, Inc. New York.
- SHINE R (1994) Sexual dimorphism in snakes revisited. *Copeia*: 326-356.
- SHINE R (2003) Reproductive strategies in snakes. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 995-1004.
- SHINE R & JJ BULL (1979) The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *The American Naturalist* 113: 905-923.
- SIRONI M, M CHIARAVIGLIO, R CERVANTES, M BERTONA & M RÍO (2000) Dietary habits of *Boa constrictor occidentalis*, in the Cordoba Province, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 21: 226-232.
- UETZ P (2000) How many reptile species? *Herpetological Review* 31: 13-15.
- VITT LJ & LD VANGILDER (1983) Ecology of a snake community in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 4: 273-296.

APÉNDICE

Detalle de las provincias, departamentos, sigla y número de colección de los 123 especímenes analizados. INALI, Instituto Nacional de Limnología, Santa Fe; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires; CFA, Colección Félix de Azara, depositada en la colección del MACN; UNNEC, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

ESPECIMENES ANALIZADOS

Provincia de Corrientes: Departamento Capital: CFA 30, 111, 146, 214, 222, 243, 247, 292, 741, 742, 756, 788, 789, 790, INALI 1662, 1673, MACN P24, P25, P26, P27, P28, P29, P30, P31, P32, P33, P34, UNNEC 744, 963; Departamento San Cosme UNNEC 984; Provincia de Entre Ríos: Departamento Islas del Ibicuy: INALI 1489, 1507, 1511, 1512, 1517, 1550, 1551, 1559, 1560, 1562, MACN 2013; Departamento Victoria: INALI 2354, 2356, 2989, 3005, 3215; Provincia de Santa Fe: Departamento Garay: INALI 625, 691, 738, 835, 1091, 1163, 1169, 1175, 1181, 1185, 1213, 1214, 1293, 1294, 1295, 1323, 1327, 1332, 1383, 1384, 1622, 1626, 1627, 1630, 1650, 1890, 2076, 2197, 2199, 2216, 2231, 2262, 2278, 2283, 2520, 2636, 2638, 2727, 2732, 2856, 2888, 2944, 2950, 2951, 2952, 3066, 3067, 3073; Departamento General Obligado: INALI 688, 1005; Departamento La Capital: INALI 989, 999, 1079, 1292, 1597, 1611, 1612, 1632, 1643, 1649, 1683, 1696, 1767, 1782, 1841, 2160, 2200; Departamento San Javier: INALI 966, 978, 1275, 1525, 1531, 1533, 2154, 2572, 2802, 3047.