

Artículos

Un paseo por el Dimorfismo Sexual

* Demián Slodki y * Soledad Valdecantos

* IBIGEO – CONICET y Museo y Facultad de Ciencias Naturales, UNSa.

Bertrand Russell dijo alguna vez la física es matemática no porque conozcamos mucho del mundo exterior sino porque lo que sabemos es demasiado poco. La biología, en esencia, no es matemática, pero no por ello entendemos más sobre el fascinante universo de la vida. Quizás uno de los aspectos de la belleza de la naturaleza radica en su resistencia a mostrarse a la razón con transparencia, sin embargo la curiosidad y el asombro que despierta constituyen la fuente esencial en la que se nutre el conocimiento, más allá de la imagen establecida de que conocer científicamente implica la aplicación rigurosa del método y la lógica.

Entre los fenómenos naturales que embelesan y fomentan esa curiosidad intrínseca del ser humano, que puede desvanecerse entre tanto ruido sordo, propio de nuestro tiempo, se encuentra la fenomenal diversidad orgánica. Incluye a los majestuosos elefantes cuyo comportamiento social, reflejado en tantos documentales puede deleitarnos; las libélulas con sus “alas antiguas” que con ágil vuelo seguramente han llamado la atención de una mirada distraída; los cardones que con porte esbelto parecen soportar en soledad las inclemencias del día y la noche; los sapos y ranas que le ponen música a las noches de verano; los lagartos de andar “primitivo” que nos remontan quizás a algunos millones de años atrás, cuando éramos como chimpancés erguidos caminando en algún lugar del África oriental, o aún mucho más atrás cuando los continentes no estaban donde están ahora y los dinosaurios poblaban la tierra, antes de su casi total extinción (casi, por que hay entre nosotros una rama persistente de la estirpe de los dinosaurios que al revés de los sapos y ranas cantan muy temprano por las mañanas: sí, las aves). Evidentemente, la lista podría seguir y seguir, pero hay otro hecho que cautiva los sentidos y ha desafiado sutilmente la razón desde los tiempos de los naturalistas del pasado: el dimorfismo sexual.

DIMORFISMO SEXUAL

Antes de adentrarnos en definiciones y caracterizaciones de cierta concisión, es preciso señalar que este asunto nos es cotidiano, donde del universo de variaciones y diferencias al que estamos acostumbrados, la más manifiesta entre los seres humanos es la que objetivamente existe entre los sexos; la mujer y el varón evidencian, ya desde la vida embrionaria, una diferencia morfológica de las estructuras reproductivas. Ahora bien, es obvio que no necesitamos recurrir a esa distinción estructural primaria para identificar un hombre o una mujer, también existen características sexuales secundarias que comienzan a exhibirse en la pubertad bajo el influjo hormonal (distribución del vello, tono de voz, curvas corporales, etc.), más allá de las diferencias de género, dominadas por un fuerte componente cultural, que hasta donde sabemos no existe en lo salvaje. Entonces, en rigor ¿de qué hablamos cuando hablamos de dimorfismo sexual? y ¿qué sabemos al respecto?

Sencillamente, y fiel a la terminología establecida, el conjunto de las diferencias morfológicas entre machos y hembras de una especie es lo que conocemos como dimorfismo sexual. Incluyendo nuestra convivencia íntima social con el tema, constituye un fenómeno ciertamente común entre los animales, aunque no del todo generalizado.

Además de nuestra propia especie, estamos muy familiarizados con algunos ejemplos populares. Si pensamos en los leones africanos, el macho adulto no sólo es el único poseedor de una profusa melena, sino que es considerablemente más grande que la hembra; también alguna vez habremos visto en televisión al pavo real asiático macho, con su copete erizado desplegar con total ostentación un enorme abanico de plumas en actitud de franco coqueteo

hacia una hembra de tono ceniciento, más pequeña, que haciendo caso omiso al pavoneo, sigue buscando con disimulada indiferencia sus semillitas en el suelo; o más cercano a nuestra tierra, los jilgueros, fáciles de reconocer por

su canto melodioso, pero también de observar buscando alimento o ramitas en el suelo de pastizales, donde entre machos amarillos y oliváceos vemos hembras más pálidas, parduzcas e incluso grisáceas, pero de tamaños semejan-

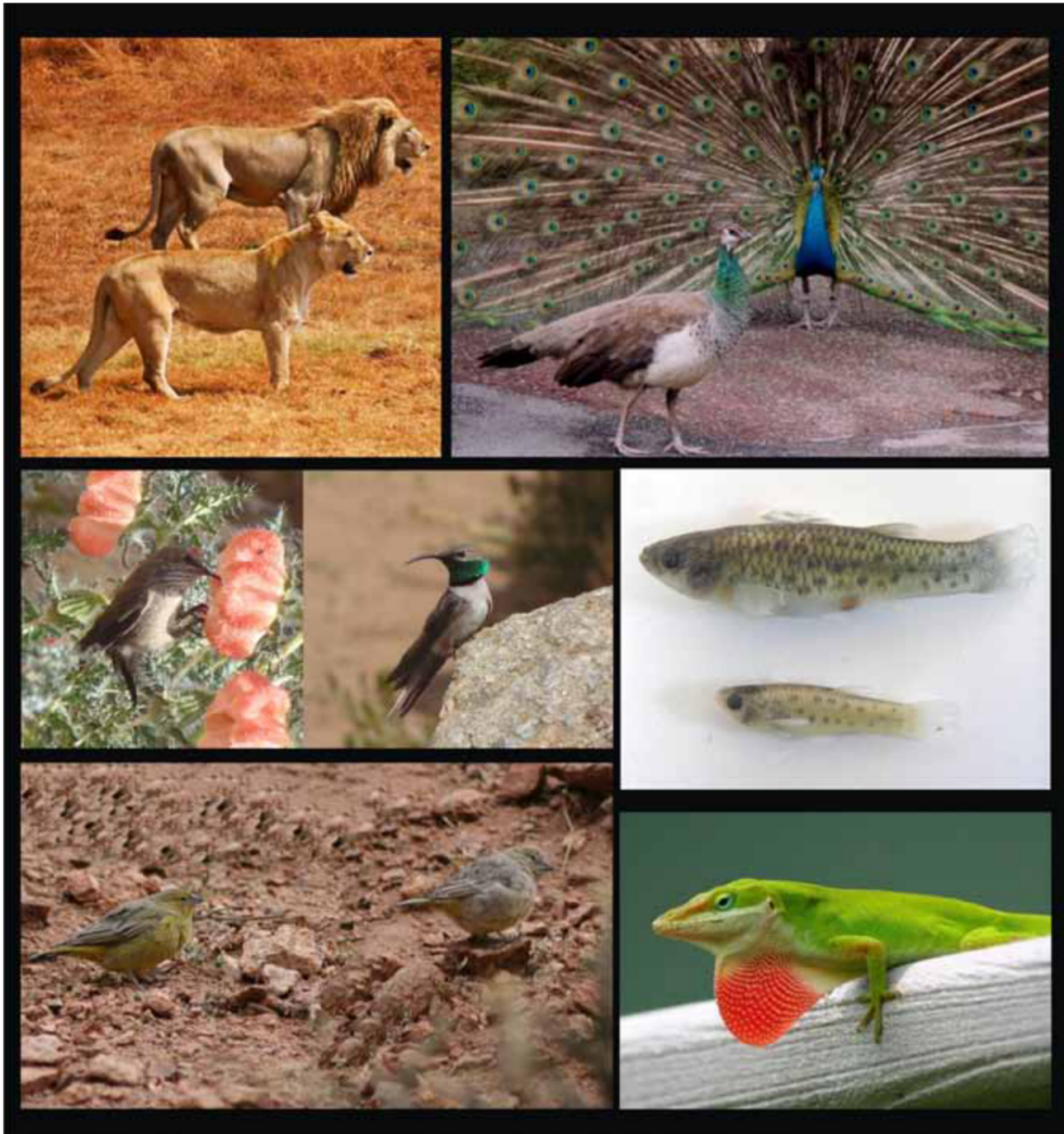


Figura 1. Distintas especies mostrando dimorfismo sexual. Arriba: a la izquierda macho y hembra del león africano, atrás el macho de mayor tamaño con melena y más adelante la hembra más chica sin melena, Fuente: http://www.biodiversityexplorer.org/mammals/carnivora/panthera_leo.htm, Foto: Callie de Wet; a la derecha macho y hembra del pavo real asiático, el macho desplegando su abanico de plumas con “ojos”, Fuente: <http://pioneerbiology.wordpress.com/>. Centro: a la izquierda hembra y macho del picaflores puneño, el macho con llamativa garganta color verde, Fotos: Soledad Valdecantos; a la derecha hembra (arriba) de mayor tamaño y macho (abajo) más chico de madrecitas del río Arenales, Foto: Virginia Martínez. Abajo: a la izquierda macho y hembra del jilguero oliváceo de la Puna de Salta, Fotos: Soledad Valdecantos; a la derecha macho de un *Anolis* mostrando su colorida expansión gular. Fuente: <http://nextdoor-nature.org/>, Foto: Ken Slade.

tes (Figura 1); y cómo olvidar a los ya aludidos sapitos que despiertan a la noche con la caída de las primeras lluvias de cada año, y los machos, provistos de un gran saco vocal inician bajo el mando de una batuta mágica sus cantos corales de ritmo complejo, llamando a las hembras a los sitios escogidos para el apareamiento. Los ejemplos y detalles que se podrían ilustrar de cada uno son, una vez más, abrumadores y fascinantes. Pero, en particular ¿cómo se manifiestan, cuándo lo hacen, estas diferencias sexuales secundarias en los enigmáticos lagartos, y específicamente en algunos que habitan nuestra región?

Está claro que no hay una única orientación en el modo en que se evidencia el dimorfismo sexual, de hecho en los lagartos se puede expresar de variadas maneras; en el tamaño corporal (el macho es más grande que la hembra o incluso puede suceder al revés), en la presencia en uno de los sexos de expansiones gulares, crestas y otros caracteres ornamentales, en distintas proporciones morfométricas (corporales), en el patrón de diseño o dibujo de la piel y en la coloración.

En 1871 Darwin publicó *The Descent of man and Selection in Relation to Sex* (El origen del hombre y la selección en relación al sexo), obra no tan célebre como el clásico Origen de las Especies pero que instaló una airada controversia al entrometerse con los estereotipos reinantes de su tiempo sobre el lugar que le concernía dentro de la historia natural a la especie humana, y en ella, al margen de especular sobre los orígenes de la humanidad, fortalece la idea de selección sexual para explicar la existencia y evolución del dimorfismo. Si bien Darwin se enfocó fuertemente en las características sexuales secundarias de aves y mamíferos, incluyó algunas anécdotas herpetológicas*, entre las que se encuentran, ejemplo inevitable, las elaboradas ornamentas de los camaleones machos (Cuadro 1).

LIOLAEMUS Y EL DIMORFISMO SEXUAL

Liolaemus es un género de lagartos sudamericanos comprendido por un enorme número de especies (más de 200) cuya distribución abarca desde las costas del Atlántico hasta grandes alturas en las montañas andinas. Ocupan una gran diversidad de ambientes, desde los Andes de Perú hasta Tierra del Fuego en el extremo sur de Argentina, pero muchas veces las divergencias

observables entre especies estrechamente emparentadas son muy sutiles, y del mismo modo, las diferencias sexuales entre los individuos de una misma especie no siempre se declaran con la vehemencia con que lo hace en otros grupos de reptiles; recordemos las crestas y “cuernos”, o la policromía cambiante que pueden adornar a camaleones machos, o los grandes pliegues extensibles que emergen desde las gargantas como abanicos coloreados en las lagartijas del género *Anolis* del centro y sur de América, o las iguanas marinas (*Amblyrhynchus cristatus*) de las Islas Galápagos en las cuales los machos pueden doblar en tamaño a las hembras.

COLORES Y DISEÑOS

Lo primero que atrae nuestra atención para poder discernir entre los sexos, de entre una variedad potencial de caracteres, es la coloración. En muchas especies del género los machos presentan colores brillantes y llamativos, fundamentalmente en la región dorsal aunque no es extraño encontrar otras zonas corporales con características distintivas (flancos, vientre, garganta, etc.). Pero en ocasiones no hay diferencias en el color en sí mismo, sino que la variación se concentra en la intensidad o disposición de las tonalidades.

Por ejemplo, en *Liolaemus multicolor*, que ocupa enormes extensiones de la Puna de Salta y Jujuy, los machos tienen una coloración de ornamento dorsal naranja, amarillo y celeste, pero que no se distribuyen uniformemente en todos los individuos, sino que exhiben variación en la localización y posibles combinaciones. El celeste, típicamente se presenta en forma de pequeños parches de escasas escamas (1 a 4) en flancos y región dorsolateral del tronco, mientras que el naranja y amarillo, en general de disposición semejante, se ubican principalmente entre las series de manchas paravertebrales o estrías negras, entre los spots (puntos negros) laterales y muchas veces se extienden hacia el flanco y región ventrolateral del tronco. Si bien la presencia de un color no implica la ausencia de otro, es habitual la predominancia de alguno de ellos sobre los demás. En esta especie el dicromatismo sexual (una de las formas del dimorfismo) lo hallamos en la intensidad de

***Herpetológicas** se refiere a Herpetología, rama de la biología que se concentra en el estudio de anfibios y reptiles (sin incluir a las aves)**

CUADRO 1

Básicamente dos son las fuerzas involucradas en la selección sexual, por un lado la elección de los miembros de un sexo (por lo general los machos) por parte del otro sexo (las hembras). Aquí, si hay varios machos disponibles y sólo una hembra para el apareamiento, y no tienen un control directo sobre el camino que conduce a la hembra, algunos pueden exhibir algún rasgo que los hace “más atractivos” para la hembra (se habla así de selección intersexual). Por el otro lado, cuando un sexo (típicamente el macho) es el que determina el acceso al otro sexo (la hembra) y debe monopolizarlo, entonces los miembros del sexo controlador deben competir entre sí, ya sea combatiendo directamente, o utilizando comportamientos estereotipados de agresión o amenaza para acceder al otro sexo (dado que el éxito reproductor depende de la competencia entre miembros del mismo sexo, hablamos de selección intrasexual). Resumiendo, en un caso se reproducen los “galanes” y en el otro los “vencedores”.

La selección sexual no es otra cosa que una de las formas que puede adoptar la selección natural y fue propuesta formalmente por Darwin en 1871 con la obra *The Descent of man and Selection in Relation to Sex* (El origen del hombre y la selección en relación al sexo). La selección natural en su acepción original y hablando genéricamente, se refiere al éxito reproductivo diferencial de los organismos y puede actuar por supervivencia, fecundidad o fertilidad diferenciales, pero también puede actuar a través del éxito de apareamiento diferencial, que es en definitiva lo que denominamos selección sexual. Sin embargo, siendo una parte de la otra, pueden entrar en conflicto, sobre todo cuando el énfasis de la “eficacia” de los organismos se pone sobre la supervivencia y no sobre la reproducción diferencial. Teóricamente la selección sexual pudo explicar lo que la selección natural no: el dimorfismo sexual. En la figura se ven ilustraciones originales de los ejemplos herpetológicos en la obra de Darwin (machos arriba y hembras abajo). A: *Triturus cristatus*, B: *Chamaeleo owenii* y C: *Chamaeleo bifurca* (Pough et al, 2001).

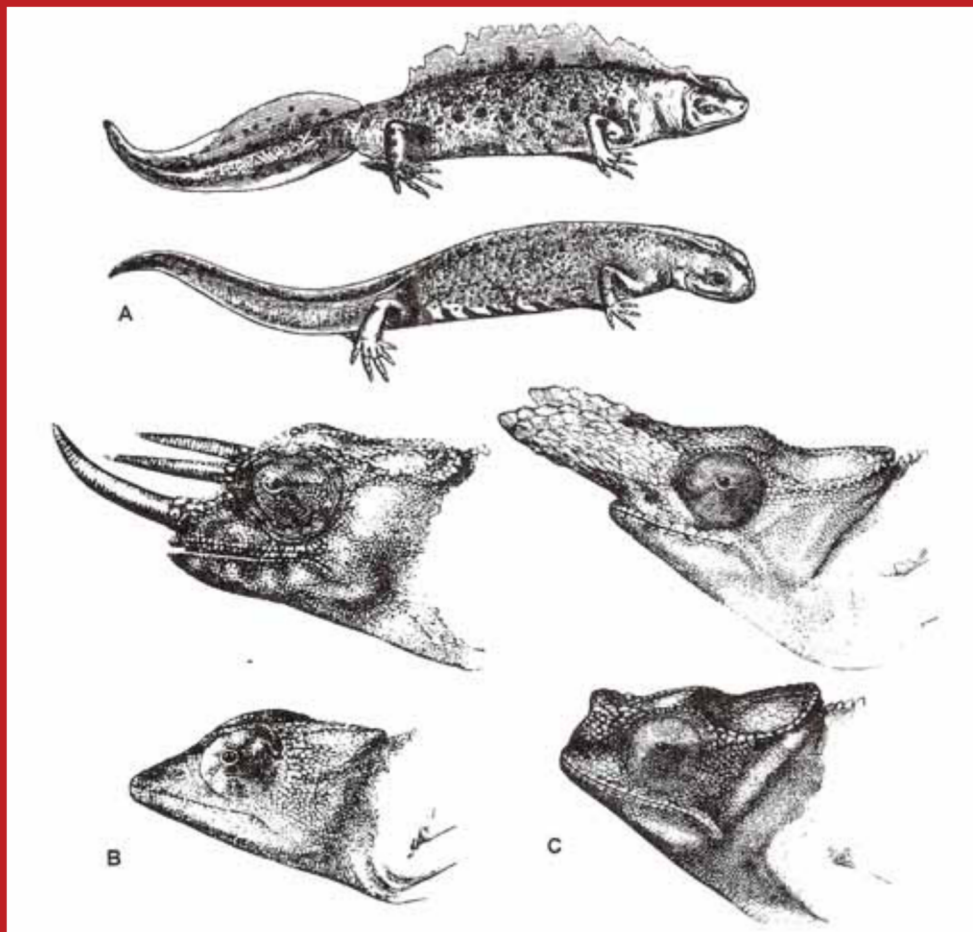




Figura 2. Machos y hembras de *Liolaemus multicolor*. Arriba: a la izquierda y al medio machos con coloración amarilla y naranja típicos de la especie. Se muestra la ubicación de las escamas celestes y la distribución de la coloración. A la derecha, coloración de los muslos de un macho en vista ventral. Abajo: a la izquierda hembra con tonalidades naranjas menos intensa que los machos, esta coloración aunque es poco típica se la puede encontrar en algunas hembras. Al centro hembra con coloración castaña, típica de la especie. A la derecha región ventral de una hembra mostrando la ausencia de coloración en los muslos. Fotografías: Soledad Valdecantos.

la coloración ornamental, con una marcada vivacidad en las tonalidades masculinas, pero nunca hay exclusividad en un sexo, a excepción de los muslos amarillos en machos, siendo grises en hembras (Valdecantos y Lobo, 2007) (Figura 2).

En *Liolaemus irregularis*, que comparte una porción de su distribución en la puna con *L. multicolor* en los alrededores de San Antonio de los Cobres, los machos presentan un patrón de manchas negras irregulares con una coloración de fondo dorsal celeste-verdosa o gris azulado y en algunos ejemplares aparece un intenso amarillo o naranja ventral, incluido los muslos. En esta especie, las hembras

carecen de los patrones dorsales característicos y el color de fondo es castaño, a menudo con tonalidades naranjas y amarillas. Por otro lado, la coloración en los muslos está ausente, aunque en la región ventral pueden tener tonalidades amarillo-naranja pero nunca con el vigor presente en los machos (Figura 3).



Figura 3. Machos y hembras de *Liolaemus irregularis*. Arriba: tres machos, los de la izquierda presentan dos diseños de dibujo típicos de la especie en región dorsal, en uno las manchas son discontinuas y en el otro una sola mancha grande cubre el dorso del animal. El macho de la derecha presenta la región ventral totalmente amarilla aunque es más frecuente que la coloración solo se extienda bajo la garganta y vientre. Centro: cuatro hembras, las dos de la izquierda presentan patrones dorsales que se pueden encontrar en la especie. Una con fondo castaño pero con dos franjas dorsolaterales amarillo-naranja y la otra es castaña mostrando solo coloración gris-castaña típica. Abajo: Región de la cloaca* de una hembra (izquierda) y un macho (derecha) indicando la coloración de los muslos. Fotografías: Soledad Valdecantos.

Cloaca* cavidad posterior del cuerpo que se comunica con el exterior a través de un orificio cloacal y sobre la cual desembocan los productos procedentes de las gónadas (órganos reproductores) riñones e intestino, interviniendo así en la reproducción, eliminación de orina y defecación de muchos animales, entre ellos anfibios y reptiles (incluyendo las aves).



Figura 4. Machos y hembras de *Liolaemus poecilochromus*. Arriba: un macho (izquierda) y una hembra (derecha) en posición dorsal. El macho con patrón de coloración y dibujo típico de la especie, se puede observar la banda amarilla lateral formando una serie consecutiva de figuras que se asemejan a rombos y la hembra castaña típica de la especie. Abajo: a la izquierda región ventral de dos machos mostrando coloración amarilla y el otro sin coloración. A la derecha, región ventral de la garganta de una hembra con coloración y un macho sin coloración. Fotografías: Federico Arias.

Liolaemus poecilochromus, igualmente puneña, pero con una distribución geográfica que abarca el suroeste de la provincia de Salta y el departamento Antofagasta de la Sierra en Catamarca, y más estrechamente emparentado con *L. multicolor* que con *L. irregularis*, se caracteriza por la presencia en el dorso de los machos y región dorsolateral, un par de bandas continuas amarillo intenso a ambos lados de la línea vertebral que se extiende desde el cuello hasta la base de la cola a la altura de los miembros traseros, y siempre sobre un fondo oscuro (en algunos individuos las bandas no se constituyen completamente y queda formada una serie consecutiva de figuras que asemejan rombos). Ciertos machos también pueden presentar en la región ventral una coloración amarilla similar a *L. irregularis* aunque de menor intensidad. Las hembras de *L. poecilochromus*, de la misma manera que las otras dos especies, son de color castaño, pero ventralmente y en la región gular algunas exhiben un matiz naranja suave, ausente en machos (Figura 4).

Si bien estas breves descripciones de caracteres que presentan dicromatismo sexual, y ejemplificando sólo con tres especies, incluyen lógicamente coloración, y se mencionan como al pasar los patrones de diseño, es necesario aclarar que color y patrón no son lo mismo y puede haber dimorfismo en la coloración de una especie sin que suceda lo mismo con los dibujos de la piel, o a la inversa. En una lagartija, o mejor dicho en cualquier animal se puede delimitar el cuerpo en distintas regiones y analizar en cada una si se reconoce un diseño que se repite en el mismo lugar en todos o la mayoría de los individuos, de modo que discriminando el sexo se puede establecer si el patrón encontrado constituye o no un carácter dimórfico. Por ejemplo, para el citado *Liolaemus multicolor*, determinar el dimorfismo del patrón dorsal no es una cuestión tan obvia y directa, sobre todo por la considerable variación existente, que en términos generales exhibe un continuo que va desde los dibujos casi imperceptibles, sólo insinuaciones, hasta la presencia de un penetrante estriado oscuro que parece cubrir la mayor parte del dorso (Figura 5). Discretizando esta variación continua en una serie de patrones fijos y evaluando cómo se distribuyen los sexos en estas categorías establecidas y arbitrarias, pero necesarias para el análisis, surgen claras tendencias que permiten identificar el dicromatismo sexual (Valdecantos y Lobo, 2007).



Figura 5. Región dorsal de *Liolaemus multicolor*. Las fotografías en blanco y negro destacan los tres diseños de dibujo típicos que pueden ser encontrados en los ejemplares de la especie. Izquierda: Patrón dorsal liso, sin manchas ni estrías que está presente mayoritariamente en las hembras. Centro: Patrón dorsal con manchas latero-dorsales pequeñas y Derecha: Patrón dorsal con estrías transversales grandes. Los dos últimos patrones son característicos y están presentes mayoritariamente en los machos. Esquema modificado de Valdecantos y Lobo (2007).

DIMENSIONES

El tamaño del cuerpo ha sido siempre en este contexto un tema recurrente y ampliamente abordado en numerosas publicaciones, y los intentos en descifrar los procesos subyacentes al dimorfismo, se han centrado muchas veces en las dimensiones corporales diferenciales. La medida de tamaño básica es la longitud total de un organismo, pero en las lagartijas se prescinde de medir la cola, considerando únicamente desde la punta del hocico hasta el margen posterior de la cloaca* (Figura 6), obteniendo así la “longitud hocico-cloaca”. La razón, que no es caprichosa, radica en la autotomía caudal, fenómeno curioso pero común y compartido por muchísimos grupos de reptiles, que implica la capacidad de cortar la cola a través de planos de fractura vertebral. Si bien la cola se regenera, no lo hace según un patrón de longitud siempre proporcional al cuerpo o al largo original de la cola, por lo tanto, incluirla en mediciones corporales introduciría sesgos evidentes que alterarían los resultados reales.

Muchas especies del género *Liolaemus*, tienen machos con mayor longitud hocico-cloaca. En *Liolaemus irregularis* son 11,82% más grandes alcanzando una media de 84,23 mm versus las hembras que promedian 72,40 mm. Pero no ocurre lo mismo en *L. multicolor* donde ambos sexos son de tamaños equivalentes. Con menor frecuencia, también existen casos de lagartijas donde las hembras son de mayor tamaño que los machos. Por ejemplo, en *Phymaturus*, género de lagartos muy emparentado con *Liolaemus*, hay especies, habitantes de nuestra Patagonia, cuyas hembras son más grandes que los machos (Cruz et al., 2005).

Otras mediciones o proporciones referidas a tamaños se pueden expresar como dimórficas, siendo habituales la longitud de la cabeza (que se obtiene considerando el largo desde la punta del hocico hasta el borde anterior de la cavidad timpánica) y del tronco (tomado entre el margen posterior de los miembros anteriores y el anterior de los posteriores). Si nos detenemos un segundo nos damos cuenta que ambas variables son componentes del largo total y, curiosamente, aún cuando no se manifiesta como un patrón estrictamente constante pero sí con marcada frecuencia, en especies que no revelan diferencias entre los sexos en la longitud total como

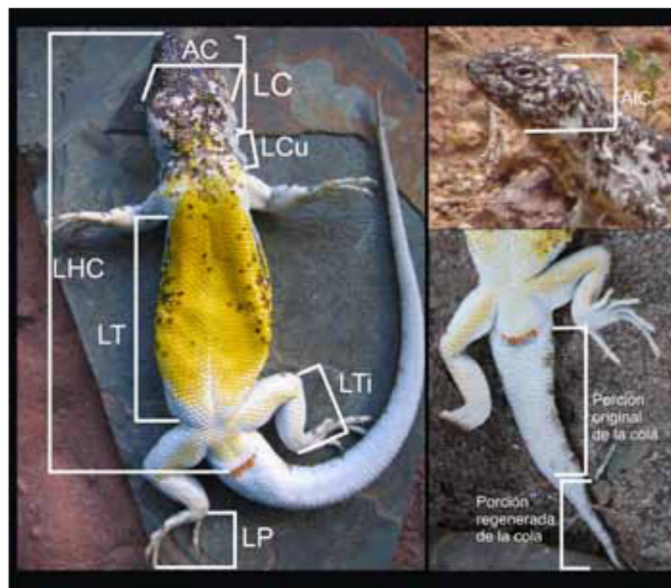


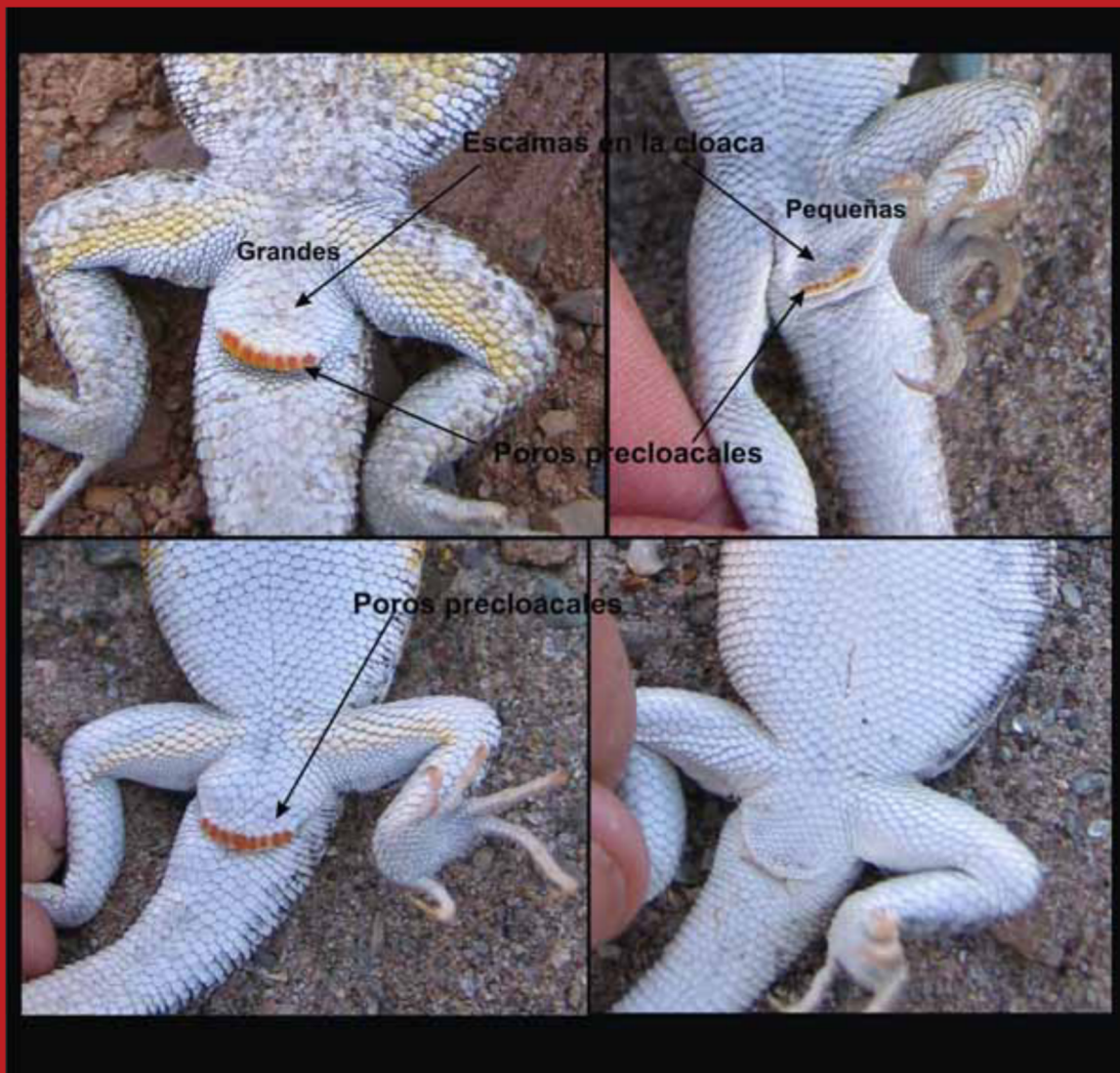
Figura 6. Macho de *Liolaemus irregularis* indicando las dimensiones corporales normalmente usadas para realizar comparaciones entre sexos. Izquierda: Obsérvese que la cola no está incluida en la media de la longitud hocico-cloaca (LHC) y que la longitud del cabeza (LC), la longitud del tronco (LT) y la longitud del cuello (LCu) están las tres incluidas en la LHC. Derecha: Arriba vista lateral indicando como se mide la altura de la cabeza y abajo, vista ventral de un ejemplar macho con la cola cortada, se ve la porción original de la cola y la porción regenerada, más corta. LHC: longitud hocico-cloaca, LC: longitud de la cabeza, AIC: altura de la cabeza, AC: ancho de la cabeza, LCu: longitud del cuello, LT: longitud del tronco, LTi: longitud de la tibia, LP: longitud del pie. Fotografías: Soledad Valdecantos.

sucede con *Liolaemus multicolor*, los lagartos machos tienden a tener cabezas más grandes y troncos más cortos que las hembras, compensándose así las longitudes totales.

Dijimos antes que el dimorfismo sexual puede manifestarse de diversas maneras en distintas especies y los ejemplos descritos revelan también que en una misma especie el dimorfismo se expresa en una variedad de rasgos. Ahora bien, todos los caracteres que son distintos en machos y hembras no necesariamente han aparecido al mismo tiempo en el transcurso de la evolución. Esto significa que cuando se pretende deducir las causas históricas de un fenómeno como el dimorfismo sexual, que puede involucrar una multiplicidad de rasgos, debemos ser muy cautelosos al invocar fuerzas evolutivas tales como la selección sexual.

CUADRO 2

En las especies mencionadas en el texto: *Liolaemus irregularis*, *L. multicolor* y *L. poecilochromus*, pero también en otras del género, existen más caracteres de la morfología que difieren marcadamente entre sexos. En la figura se muestran la región cloacal de un macho (A) y una hembra (B) de *L. irregularis*. Se observa en esta región una serie de escamas que en los machos son grandes, triangulares y superpuestas, mientras que en las hembras son pequeñas, redondeadas y casi sin imbricación. Esto no es exclusivo de *L. irregularis*, sino que el carácter es compartido por otras especies del género estrechamente relacionadas (Abdala, 2007). Lo interesante es que este mismo carácter (forma de las escamas cloacales) no resulta dimórfico en *L. multicolor* (C: macho y D: hembra). Otro rasgo que también puede ser dimórfico en el *Liolaemus* son los poros precloacales. Los poros precloacales son aberturas en las escamas del borde de la cloaca por donde se liberan secreciones de glándulas exocrinas presentes en el tegumento local. En la foto se observa la secreción de color naranja intenso característico de las especies con poros. En *L. irregularis* y en especies relacionadas (grupo *ornatus*), tanto machos como hembras tienen poros, aunque hay diferencias sexuales en el número y el tamaño (más grandes, con secreciones profusas y abundantes en machos). (Fotos A y B). En *L. multicolor*, estas estructuras con sus glándulas asociadas sólo están presentes en machos, facilitando por otro lado, nuestro inmediato reconocimiento de los sexos, no siempre evidente a primera vista (Foto C y D). Fotografías: Soledad Valdecantos.



Por otro lado, la presencia de un mismo carácter dimórfico en varias especies relacionadas, en teoría podría atribuirse a evolución independiente del carácter, lo que comúnmente se conoce como paralelismo, o a la herencia a partir de un mismo ancestro común. Estas alternativas suponen dos escenarios muy diferentes respecto a la evolución de los rasgos.

Las hipótesis de relaciones filogenéticas (genealógicas) entre especies, que se construyen a partir del análisis de datos comparativos, como lo son diversos caracteres de los organismos, proveen las herramientas que permiten resolver tentativamente esta disyuntiva.

De este modo, el contexto filogenético, restringe en cierta medida la posibilidad de formular hipótesis especulativas sobre el origen de los patrones de dimorfismo sexual observados en especies relacionadas.

Por ejemplo, *Liolaemus irregularis*, especie dimórfica respecto a la forma y tamaño de las escamas de la región cloacal (Cuadro 2), entre otros caracteres ya mencionados, deriva junto a otras cinco especies de la Puna de un mismo ancestro común y por lo tanto en conjunto forman un grupo denominado “grupo de *Liolaemus ornatus*” (Abdala, 2007). Si en el análisis de la morfología de las escamas cloacales en machos y hembras, descubrimos que el carácter es dimórfico para todas las especies del grupo *ornatus*, concluimos que son dimórficas para el carácter en cuestión por que han heredado esa condición a partir de un ancestro común dimórfico. En esta trama no podemos saber cómo el ancestro común del grupo adquirió la condición dimórfica, pero sí por qué sus descendientes manifiestan dimorfismo en la forma y tamaño de las escamas cloacales; sencillamente, por que lo han heredado.

Por otro lado, no todos los caracteres dimórficos se constituyen como tales al mismo tiempo durante el desarrollo y crecimiento del organismo. En *L. multicolor*, las diferencias del patrón tegumentario descriptas se manifiestan antes de alcanzar la madurez sexual, mientras que los poros precloacales se

diferencian junto con la madurez, y la longitud del tronco lo hace aún bastante después.

Lo expuesto evidencia que el estudio del dimorfismo sexual puede abordarse desde distintas perspectivas, pero el desarrollo de nuestro conocimiento sobre este fenómeno biológico depende de un espíritu integrador, que indague con cautela sobre lo aún desconocido, pero que se permita titubear ante los dogmas establecidos.

LITERATURA CITADA Y RECOMENDADA

Abdala CS. 2007. Phylogeny of the Boulengeri group (Iguania: Liolaemidae, *Liolaemus*) based on morphological and molecular characters. *Zootaxa* 2007: 1–84.

Cruz F, S Quinteros, F Lobo, MG Perotti. 2005. Dimorfismo Sexual en *Phymaturus* y la regla de Rensch, un puzzle difícil de resolver. VI Congreso Argentino de Herpetología. Paraná, Entre Ríos: 17.

Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Murray, London).

Lobo F, R Espinoza, S Quinteros. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 25: 1–30.

Pough FH, RM Andrews, JE Cadle, ML Crump, AH Savitzky, KD Wells. 2001. *Herpetology*, 2nd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Valdecantos MS, F Lobo. 2007. Dimorfismo sexual en *L. multicolor* y *L. irregularis* (Iguania: Liolaemidae). *Revista Española de Herpetología* 21: 55–69.