

---

## RELACIONES TÉRMICAS TEMPORALES EN UNA POBLACIÓN DE *LIOLAEMUS KOSLOWSKYI*

---

RICARDO MARTORI, LILIANA AUN & SANDRA ORLANDINI

Universidad Nacional de Río Cuarto. Agencia postal N° 3, (5800) Río Cuarto, Argentina.  
r.martori@exa.unrc.edu.ar

**R E S U M E N.** — El recurso térmico es uno de los principales limitantes en la actividad de los animales ectotérmicos, la preferencia por determinados rangos térmicos y los recursos etoecológicos para adecuar la temperatura corporal son un aspecto relevante de la biología de estos organismos.

En este estudio se realizaron muestras mensuales durante dos períodos de actividad entre el mes de diciembre de 1998 y febrero de 2000 registrando en 30 muestras 1078 observaciones de tres variables térmicas: temperatura corporal (TC), tomada inmediatamente después de la captura, temperatura del aire (TA) a 2 cm del sitio de avistaje y temperatura del sustrato (TS).

Simultáneamente se registró el tamaño corporal de cada individuo y el sexo.

La media de el tamaño corporal (LCC) fue de 54.10 mm, la media de la TC fue de 34.76 °C, la media de TA fue de 30.27 °C y para TS fue de 34.50 °C.

Se organizaron las muestras agrupándolas por medias totales, medias estacionales y cada una en forma independiente, luego se analizaron para cada tratamiento las pendientes obtenidas entre la TC/TA y TC/TS bajo el supuesto que la tendencia hacia la pendiente 1 significa termoconformidad. Se concluye que la temperatura corporal en general se ajusta mejor a la temperatura del aire, pero al agrupar muestras se pierde información acerca de las estrategias termorregulatorias diarias indicadas por las pendientes.

Según la oferta térmica del medio a veces la temperatura corporal se relaciona mejor con la del aire y a veces con el suelo y desarrollan estrategias para ganar o perder temperatura según las circunstancias.

Se realizó análisis de la temperatura corporal, tomando a sexo, meses y tamaño corporal como factores, y la temperatura del aire como covariable. Este análisis demostró que la variación mensual de las relaciones térmicas es significativa, también fue significativa la variación de la temperatura corporal con respecto al tamaño corporal, en cambio no se encontraron diferencias significativas de temperatura entre sexos.

Palabras clave: *Liolaemus*, temperatura corporal, termorregulación, variación temporal, Argentina.

**A B S T R A C T.** — The thermal resource is one of the main restrictions in the activity of ectothermic animals, the preference for certain thermal ranges and the ethologic and physiologic strategies to adapt the corporal temperature is an important aspect of the biology of these organisms.

In this study monthly samples were carried out during two periods of activity between the month of December of 1998 and February of 2000 registering in 30 samples 1078 observations of three thermal variables: corporal temperature (TC), taken immediately after the capture, temperature of the air (TA) to 2 cm of the sight place and the ground temperature (TS). Simultaneously each individual's body size and the sex was registered.

The mean of the corporal size (SVL) was of 54.10 mm, the mean of the TC was of 34.76 °C, the mean of TA was of 30.27 °C and the mean TS was of 34.50 °C.

The samples where analyzed independently, and also where grouped by month and season, for each treatment the regression slopes between the TC/TA and TC/TS where analyzed under the supposition that the tendency toward the slope 1 means thermoconformity. We concluded that the corporal temperature in general is adjusted better to air temperature, but important information about daily strategies gets lost when samples are grouped.

According to the thermal offer of the means the corporal temperature is sometimes related with the air and sometimes with the substrate and the lizards develop strategies to win or to lose temperature according to the temporal circumstances.

An analysis of the corporal temperature was carried out, considering sex, months and body size as factors, and the temperature of the air as covariable. This analysis demonstrated that the monthly variation of the thermal relationships is significant, also the variation of the body temperature was significant with regard to the body size, on the other hand they were not significant differences of temperature among sexes.

Key words: *Liolaemus*, body temperature, thermoregulation, temporal variation, Argentina.

## INTRODUCCIÓN

Uno de los aspectos claves de la biología de lagartos, es el modo por el cual pueden alcanzar y mantener la temperatura corporal relativamente constante, con alto grado de precisión en muchos casos, en contraste con otras especies de ectotérmicos (Avery, 1978).

La actividad termorregulatoria en lagartos es un proceso complejo que involucra la interacción de muchas variables diferentes, y se manifiesta por mecanismos fisiológicos y comportamentales (Middendorff y Simon, 1988).

El desplazamiento entre microhábitats de diferente oferta térmica, es probablemente el tipo más importante de comportamiento termorregulatorio en lagartos de climas templados (Pianka, 1986; Hager, 2000). Otros mecanismos comportamentales incluyen el cambio de posturas corporales y orientación al sol para el control del calentamiento y enfriamiento (Avery, 1978; Pianka, 1986; Pianka, 1993; Kingsbury, 1994).

La temperatura de actividad medida en campo (Avery, 1978), o temperatura normal de actividad (Avery y Bond, 1989), es el rango de temperaturas dentro del cual se encuentra la temperatura corporal media de actividad de la especie, y cada individuo muestra comportamiento activo, pudiendo cazar, alimentarse y desplegar actividades agonísticas. En la mayoría de las especies dicho rango es angosto (estonotérmicas), pero en otras es más amplio (euritérmicas).

Los parámetros de la biología térmica

constituyen una base importante para la generación de hipótesis acerca de los factores que intervienen en los modelos de historias de vida.

Los estudios en termorregulación son escasos en la región templada de Sud América, en parte debido a las dificultades y al esfuerzo que demanda el trabajo de campo, no obstante se han realizado algunas contribuciones para los géneros *Homonota* (Aun y Martori, 1994), *Pristidactylus* (Labra, 1995), *Teius* (Acosta y Martori, 1990), *Tropidurus* (Martori y Aun, 1994) y *Liolaemus* (Marquet *et al.*, 1989; Fuentes y Jacsic, 1979; Labra, 1996, 1998; Labra *et al.*, 2001; Carothers *et al.*, 1997; 1998, Martori *et al.*, 1998). No ocurre lo mismo en la literatura extranjera, donde este tema ha sido extensamente desarrollado.

## OBJETIVOS

Los objetivos específicos a desarrollar en este trabajo son:

- 1) Estimar la relación mensual y estacional entre la temperatura corporal (TC) con las variables térmicas ambientales: temperatura del aire (TA) y del suelo (TS)
- 2) Verificar si la (TC) varía según sexo, tamaño corporal y período de actividad.
- 3) Analizar en cada muestra relación entre las tres variables térmicas y la variación temporal de sus relaciones.

## MATERIAL Y MÉTODOS

*Liolaemus koslowskyi* fue descrito en 1993 al dividir *L. darwini* en varias especies estrechamente relacionadas que se distribuyen en un gradiente norte-sur, en los valles de las Sierras Pampeanas desde Salta hasta el norte de la Patagonia (Etheridge, 1993).

Esta especie se distribuye desde el centro sur de Catamarca hasta el centro norte de La Rioja y presenta en su área de distribución poblaciones excepcionalmente densas y muy apropiadas para estudios demográficos.

El sitio de estudio, es un ambiente característico del Monte, se presenta como una planicie suavemente ondulada interrumpida frecuentemente por causas temporarios y se encuentra a 5 Km. de la localidad de Anillaco, La Rioja (28°49' W, 66°57' S).

La vegetación dominante está compuesta por *Larrea cuneifolia*, *Bulnesia retama* y *Cassia aphylla* y bosques de *Prosopis flexuosa* en las depresiones. La altura media es de 1200 msnm y las precipitaciones de 250 mm anuales.

Desde el punto de vista metodológico este proyecto se encuadra en un modelo de investigación exploratoria (Jaeger y Halliday, 1998). Estos autores diferencian dos modelos básicos de estudios zoológicos, los exploratorios y los confirmatorios.

En una investigación exploratoria se presentan en la introducción los antecedentes y se justifica el estudio de la situación novedosa, el objetivo final de la investigación exploratoria es obtener nuevos conocimientos, de los cuales, hipótesis confirmatorias pueden ser generadas posteriormente.

Otro aspecto para tener en cuenta es la posibilidad de realizar generalizaciones; en este tipo de desarrollo se deberá establecer claramente el alcance de las inferencias por la dificultad de trabajar con réplicas en ambientes naturales donde no existe control de variables.

Para el diseño del protocolo se campo y el diseño experimental se siguieron en

general los procedimientos utilizados por Smith y Ballinger (1994) por coincidir conceptualmente con nuestra propuesta.

Se obtuvieron 30 muestras de un día desde diciembre de 1998 a febrero de 2000; se realizaron entre dos y cuatro muestras por campaña según las condiciones ambientales. Para cada fecha de muestreo se siguió siempre el mismo protocolo de trabajo. La captura se hizo a mano con la ayuda de una horqueta, solamente fueron capturados los lagartos activos, que se estuvieran asoleando o desplazando. Siempre se llegó al sitio de estudio antes del comienzo de la actividad de los lagartos y se comenzó el relevamiento con el primer avistaje. No se repitieron datos del mismo ejemplar dentro de cada fecha de muestreo.

Para cada individuo se siguió el siguiente protocolo: se registró hora de captura, largo canto rostral-cloaca (LCC), sexo, temperatura cloacal (TC) que se tomó inmediatamente después de la captura, mediante el empleo de un termómetro de bulbo fino de lectura rápida, marca Miller & Weber (0.1 °C). La temperatura del aire (TA) se midió a dos centímetros del sustrato y la temperatura del suelo (TS) se obtuvo apoyando el bulbo del termómetro sobre el suelo, en el lugar donde se avistó al lagarto, evitando la radiación solar directa y la acción del viento. En los casos en que se demoró mucho tiempo (más de un minuto) para la captura, o que el lagarto se desplazara a grandes distancias antes de ser capturado, se desecharon los datos térmicos por considerar que la temperatura pudo haber variado por el exceso de actividad.

Se calcularon las temperaturas medias (TCM, TAM y TSM) del conjunto de datos obtenidos en campo, como también el desvío estándar y el rango. La temperatura corporal media, la media del aire y la del sustrato fueron calculadas como la media de la sumatoria de todas las observaciones.

Para evaluar la variación mensual de la relación de cada una de las variables

ambientales (TS, TA) con la temperatura corporal (TC), se agruparon mensualmente las muestras obtenidas, luego se graficaron los estadísticos de dispersión y se ajustaron a una curva por mínimos cuadrados. Se calculó también la media, rango y desviación de las medidas corporales (LCC).

Se analizó la relación entre las variables TC/TA y TC/TS bajo el supuesto (Huey y Slatkin, 1976; Pianka, 1986) que existe un gradiente de valores de pendiente donde los valores que tienden a uno indicarían termoconformidad y las pendientes que tienden a cero termorregulación.

Se calculó primero la correlación entre TA y TS y como ésta siempre fue alta se utilizó la correlación múltiple tomando a TC como variable dependiente y TA y TS como independientes.

Para analizar la distribución de la variable dependiente temperatura corporal (TC) se llevó a cabo el análisis de la covarianza (ANCOVA). Se analizaron los factores sexo, tamaño corporal y mes, considerando a la temperatura del aire como covariable. Para analizar el tamaño corporal con respecto a la temperatura corporal se subdividió la muestra en siete grupos de tamaño: menores de 35, de 40, 45, 50, 55, 60 mm, y mayores de 65 mm.

Para independizar el tamaño corporal de la temperatura corporal se efectuó un análisis de residuales considerando a la temperatura corporal como variable independiente y el tamaño corporal como variable dependiente, luego se realizó una ANOVA de los residuales de la TC tomando a los meses como factor.

Para analizar la distribución de las variables térmicas estacionalmente se agruparon todas las observaciones en cuatro períodos denominados: Verano 1999, Otoño, Primavera y Verano 2000. Primero se calcularon los estadísticos de dispersión para cada una de las variables térmicas y del tamaño corporal. Luego se calculó la correlación entre TA y TS y como esta resultó significativa para todas

las estaciones, se calculó una regresión múltiple considerando a la TC como variable dependiente y la TS y TA como variables independientes para cada estación. Para establecer diferencias estacionales para cada una de las variables térmicas y para el tamaño corporal, se las analizó mediante el test de Kruskal-Wallis utilizando estaciones como factor.

Se analizaron independientemente cada una de las muestras obtenidas, mediante una regresión múltiple de la variable dependiente TC con respecto a la TA y TS, siguiendo el mismo procedimiento utilizado en las muestras estacionales, luego se analizaron las coordenadas de cada muestra de las pendientes de TA y TS entre sí y contra la media de la TC.

Para determinar diferencias de la TC durante el período de actividad, se subdividió cada muestra en períodos de 80 minutos y se comparó cada tramo mediante el test de Kruskal-Wallis para detectar las diferencias de la variable dependiente TC con respecto a la variable temporal. Se utilizó este test porque al subdividir las observaciones, la variable no satisfacía los supuestos de normalidad y homogeneidad.

## RESULTADOS

Se obtuvieron 1077 datos de las tres variables térmicas para el período considerado; el número de observaciones de cada una de las 30 muestras fluctuó entre 19 a 53 individuos por día.

La TCM (temperatura corporal media) para la totalidad de las muestras promedió 34.76 °C (Sd= 2.77, rango: 26-38 °C) mientras que la TAM (temperatura media del aire) 30.27 °C (Sd= 3.76, rango: 19-35 °C) y la TSM (temperatura media del sustrato) registrada en el sitio de captura fue 34.70 °C (Sd= 5.58, rango: 22-43 °C). El LCCM (tamaño medio corporal) fue de 54.10 mm (Sd= 8.47, rango: 33-64 mm).

Un aspecto a tener en cuenta es que

el umbral mínimo de actividad es una TC de alrededor de los 24 °C y un TA de 20 °C y por lo menos un mínimo de radiación solar; si estas condiciones mínimas no se daban no comenzaba la actividad de los lagartos.

En la figura 1 se representa la variación temporal de las tres variables térmicas agrupadas mensualmente.

La temperatura corporal media osciló entre los 29.49 a 36.66 grados centígrados, una variación del orden de los 7 grados entre muestras; en cambio la variación dentro de cada muestra es menor, variando de 1.40 a 3.77 grados centígrados.

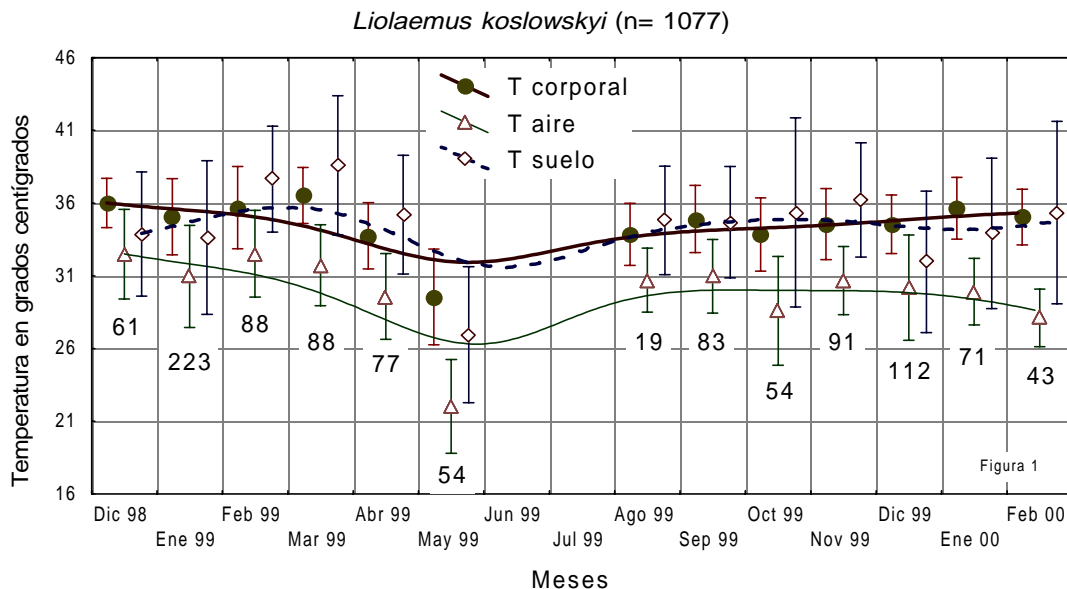
Cuando se analiza la oferta térmica del aire, ésta es más variada, de 20.80 a 32.81 °C con una variación entre muestras de 12 °C y una variación intra muestra de 1.11 a 3.99 °C y muy inferior a las medias de la temperatura corporal.

En cambio la temperatura del sustrato presenta mayor variación debido en parte a la estructura del suelo y a la exposición a los rayos solares. Las medias variaron entre los 26.24 y 40.95 °C con una varia-

ción entre muestras de 13.45 °C siendo en general superior a la temperatura corporal. La variación intra muestra fue también mayor, de 1.29 a 7.74 °C.

Para conocer la relación entre la temperatura corporal y las dos variables ambientales TA y TS, previamente se analizó la correlación existente entre las dos variables ambientales; como éstas estaban significativamente relacionadas (Pearsons  $r = 0.66$ ) se realizó una regresión múltiple entre la temperatura corporal (variable dependiente) y las temperaturas del aire y sustrato (variables independientes) para tener en cuenta en el análisis su interacción. El resultado obtenido para todas las muestras agrupadas fue: TC/TA  $\beta = 0.48^*$  y TC/TS:  $\beta = 0.22^*$  y  $R^2 = 0.42$   $p < 0.001$ , que muestra una pendiente positiva y significativa para la TA y una moderada dispersión de los valores térmicos indicada por los valores de la  $R^2$ .

Los resultados de la ANCOVA de la variable dependiente temperatura corporal (TC), utilizando a la temperatura del aire como covariable, para el período es-



**Figura 1:** Resumen de los 12 meses estudiados, los puntos representan a las TC, los triángulos a la TA y los rombos a la TS. La línea vertical representa dos desviaciones standard. La curva representa un ajuste de cuadrados mínimos, el número debajo de la línea representa el tamaño de la muestra.

tudiado fueron: para el factor sexo:  $F_{(1,1061)} = 2.58$   $p < 0.05$ .

Se analizó la variación de la temperatura corporal tomando como factor los grupos de tamaño seleccionados, el resultado obtenido fue:  $F_{(6,1061)} = 28.54$   $p < 0.00001$ , el test de Scheffe indicó que el grupo de tamaño menor de 35 mm tenía temperatura corporal significativamente menor al resto y los grupos de 40 y 45 mm tenían temperatura significativamente menor a los mayores.

El mismo análisis para el factor meses fue:  $F_{(12, 1061)} = 9.69$   $p < 0.00001$ . Estos resultados indicaron diferencias significativas para los meses y la temperatura corporal.

Las medias de las temperaturas corporales se mantuvieron constantes durante la mayoría de los meses estudiados a excepción de los meses de abril y mayo que presentaron valores significativamente distintas (Test de Scheffe).

Como el análisis de covarianza mostró que los individuos más pequeños tenían temperaturas más bajas, se corrió una ANOVA entre la variable independiente tamaño corporal y meses como factor, para comprobar si los tamaños corporales eran diferentes según los meses. El resultado de este estudio fue:  $F_{(12;1062)} = 72.16$   $p < 0.001$ , indicando diferencias significativas de tamaño corporal para los meses mayo, agosto y septiembre (Test de Scheffe). Esta disminución de la media del tamaño corporal se debe a la presencia de juveniles y sub adultos activos en esta época del año.

El descenso se la temperatura corporal durante abril y mayo de 1999 podría deberse a dos causas, primero a la menor talla de los individuos evaluados y segundo la menor disponibilidad térmica, y fue necesario realizar un análisis de residuales de la regresión para eliminar la influencia del factor tamaño. Luego de realizado este análisis (figura 2), las temperaturas corporales siguieron siendo significativamente diferentes independientemente del tamaño corporal según una ANOVA realizada considerando a los residuales de la TC como variable dependiente y los meses como factor.  $F_{(12;1062)} = 14.69$   $p < 0.001$ .

Cuando se agruparon los datos por estaciones (tabla 1) en: verano 1999, otoño, primavera y verano 2000 se observa que la temperatura corporal, la temperatura del aire y el tamaño corporal son significativamente diferentes. Test de Kruskal-Wallis: TC:  $H_{(3;1062)} = 36.37$   $p < 0.0001$ , TA:  $H_{(3;1062)} = 83.26$   $p < 0.0001$ , y LCC:  $H_{(3;1062)} = 83.26$ , en cambio para la temperatura del suelo el test no dio significativo.

Para todas las estaciones las medias de los parámetros considerados fueron menores en el otoño, salvo la TS que tuvo diferencias no significativas, coincidentemente en este mes se registraron también las mayores desviaciones.

La regresión múltiple entre la temperatura corporal y las variables ambientales en cada estación dieron valores significativos y altos para las pendientes de TA en ambos veranos (0.50 y 0.55) y va-

* Significativo 0.05	Verano 1999	Otoño	Primavera	Verano 2000
$\beta$ TA / TC	0.50*	0.33*	0.39*	0.55*
$\beta$ TS / TC	0.18*	0.47*	0.16*	0.01
$R^2$	0.42	0.58	0.24	0.31
Error	1.95	2.39	2.01	1.72
$r$ TA/TS	0.72*	0.68*	0.68*	0.65*
X TC	35.37 ds 2.56	33.82 ds 3.66	34.49 ds 2.30	35.42 ds 2.05
X TA	31.60 ds 3.40	28.60 ds 4.87	30.27 ds 3.13	29.20 ds 2.34
X TS	34.63 ds 5.06	34.52 ds 6.43	34.34 ds 4.94	34.45 ds 5.62
X LCC	58.13 ds 3.48	50.04 ds 10.04	51.60 ds 8.69	56.73 ds 7.79
n	374	222	367	115

**Tabla 1:** Resumen de datos agrupados según estaciones,  $\beta$ TA/TC y  $\beta$ TS/TC son valores de la pendiente de la regresión múltiple,  $r$  es el valor de la correlación de Spearman entre las dos variables ambientales, las X son las medias y desviaciones estándar de las variables.

lores algo menores para el otoño y la primavera, (0.33 y 0.39).

Las pendientes para la TS durante el mismo período contrastaron con los valores obtenidos para la  $\beta$ TA, durante los dos veranos se obtuvieron los valores menores (0.18 y 0.01), para el otoño se obtuvo el valor mayor de la pendiente TS (0.47), mayor también que la pendiente obtenida para la TS, en cambio durante la primavera el valor de la pendiente fue casi nula (0.01).

Las interacciones entre ambas ofertas térmicas fue muy intensa durante todas las estaciones, (test de Spearman)  $r$  = verano 99: 0.72, otoño 2000: 0.68, primavera 2000: 0.68, y verano 2000: 0.65.

Se seleccionaron 25 muestras de actividad diaria, en general se analizaron dos

muestras en días sucesivos para cada campaña.

En la tabla 2 se presentan las pendientes de regresión, la intersección y el  $R^2$  entre TC y la variable independiente TA y TS, además de los estadísticos de dispersión de las muestras estudiadas.

Al analizar las pendientes de regresión, se optó por analizar solamente la pendiente de la temperatura del aire sobre la temperatura corporal de acuerdo con Huey y Slatkin (1976) y Pianka (1986), pero se tuvo en cuenta la interacción entre la TS y TA, que para todas las muestras fue significativa (Spearman:  $r$  de 0.58 a 0.91).

Las pendientes obtenidas para la regresión entre la TC y TA fueron sumamente diversas desde pendientes negativas en

Muestra	$\beta$ TS	$\beta$ TA	Inter	R2	n	XTC	ds	XTA	ds	XTS	ds
D98	0,46*	0,32	23	0,55	25	35,6	1,8	31,92	3,17	32,24	3,92
E99a	0,12	0,71*	21	0,39	53	34,96	2,8	30,97	3,99	32,8	5,59
E99b	-0,05	0,75*	23,16	0,49	66	35,83	2,09	31,29	3,7	34,88	6,55
E99c	0,24	0,34	21,27	0,32	76	35,38	2,14	31,76	2,78	34,41	3,17
F99a	0,35	0,22	11,27	0,25	46	35,83	1,63	32,81	1,11	37,38	1,57
F99b	0,82*	0,01	12,15	0,68	40	35,52	3,82	32,17	4,27	38	5,16
M99a	0,62*	0,03	21	0,42	39	36,66	2,24	32,25	2,81	40,95	3,99
M99b	0,62*	-0,26	31,78	0,23	29	36,55	1,4	31,14	2,71	37,4	3,67
Ab99a	0,13	0,42*	28	0,16	43	33,42	2,24	29,49	3,09	33,27	2,36
Ab99b	0,96*	-0,47*	26,97	0,42	35	34,17	2,27	29,71	2,87	38,31	2,55
My99a	0,53	0,05	20,64	0,3	31	29,61	2,92	20,8	2,72	27,5	5,39
My99b	0,39	-0,07	20,38	0,11	27	29,49	3,77	23,58	3,2	26,24	3,54
Ag99	0,25	0,35	18,54	0,25	19	33,89	2,18	30,68	2,26	34,64	3,76
S99a	0,28	0,59*	3,59	0,59	29	36,45	1,59	32,41	1,52	36,73	1,29
S99b	0,42	0,29	24,89	0,45	27	35,26	1,63	30,92	2,67	33,8	4,81
O99a	0,24	0,23	34	0,04	38	35,21	1,45	30,08	3,49	35,84	7,74
O99b	0,08	0,27	21,87	0,1	17	30,82	1,55	25,29	1,49	34,29	2,49
N99a	0,25	0,33	17	0,12	42	33,67	2,07	29,45	1,82	34,17	3,81
N99b	0,18	0,37	18,2	0,28	38	36,05	2,25	32,45	1,94	38,47	4,08
D99a	0,81*	-0,18	30	0,52	36	35,53	1,52	29,78	3,16	35,64	5,29
D99b	0,45*	0,27*	25,33	0,38	70	35,13	1,8	29,48	2,84	32,33	5,5
E00a	-0,04	0,44	18	0,17	46	35,98	1,67	31,11	1,23	35,98	3,24
E00b	-0,55*	0,01	2,29	0,7	26	35,08	2,68	27,81	2,24	30,29	5,96
F00a	0,1	0,32	22	0,11	24	35,67	1,55	29,12	1,19	38,5	3,58
F00b	0,22	0,33	24,01	0,28	29	35,07	2,12	28,14	2,42	33,41	5,82

**Tabla 2:** La letra mayúscula indica el mes de la muestra, el número el año, la letra minúscula identifica muestras de días sucesivos. Los símbolos iguales que en tabla 1. El asterisco indica  $p < 0.05$ .

abril de 1999 (-0.47) a pendientes positivas (0.75) en enero de 1999 (Tabla 2).

Con la finalidad de analizar la dispersión de las medias de las temperaturas corporales y su relación con las pendientes, se ubicó cada fecha de muestra con estas coordenadas con la finalidad de comprobar si muestras sucesivas tenían ubicación similar (figura 3).

En general no se observa ningún tipo de agrupamiento temporal, pero existe una concentración de muestras entre los 33 a 36 grados centígrados de TC y pendientes de 0.20 a 0.50.

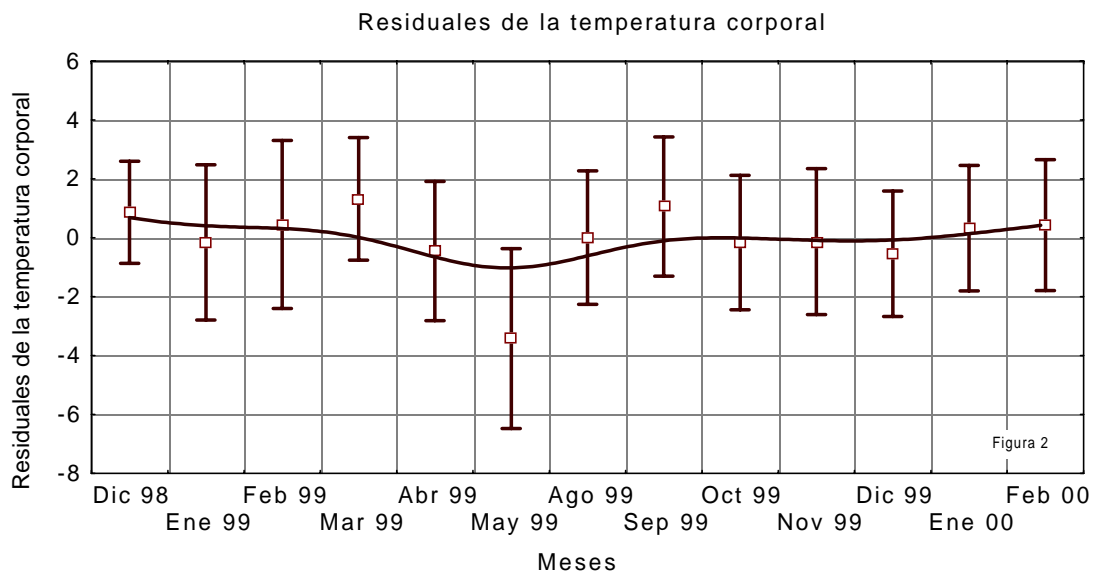
Sólo tres medias de las TC se alejan del resto, mayo 1999 con medias de 29.61 °C y 29.49 °C y octubre con 30.82 °C, indicando que en la mayoría de los casos estos organismos se mueven en un rango relativamente estrecho de temperaturas corporales.

En cambio cuando se analiza la dependencia de la temperatura corporal con la temperatura del aire, expresada por la pendiente de regresión, éstas son muy variadas expresando muy diversas formas de relación que difieren de la pendiente general obtenida para la totalidad de las observaciones que fue  $b = 0.48$ .

Si se analizan las coordenadas de cada muestra según un eje pendiente de TA contra pendiente de TS, (figura 4) estas se ordenan según una pendiente negativa ubicándose hacia el extremo derecho de la distribución las muestras donde prevalece la dependencia hacia el sustrato, y hacia el extremo izquierdo las muestras que dependen de la temperatura del aire. En el centro se observa un gradiente de situaciones termorregulatorias que combinan pendientes de valor bajo de ambos parámetros térmicos.

Se debe destacar que la diversidad de respuestas de la temperatura corporal a la oferta térmica pasan desapercibidos cuando se agrupan estacionalmente los datos.

Para evaluar la variación de la temperatura corporal durante el día de actividad se dividió cada muestra en períodos de 80 minutos y mediante el test de Kruskal-Wallis se analizaron como factor la sección del día y como variable independiente la temperatura corporal. Los meses de enero 99, febrero 99, marzo 99 y octubre 99 resultaron muy significativamente diferentes ( $p < 0.001$ ), los meses de diciembre 98, abril 99 y septiem-



**Figura 2:** Análisis de residuales de las temperaturas corporales, se mantienen las mismas convenciones de la figura 1.



bre 99 cada segmento resultó muy diferente ( $p < 0.01$ ) y los meses de mayo 99, noviembre 99, diciembre 99, enero 00 y febrero 00 no presentaron diferencias.

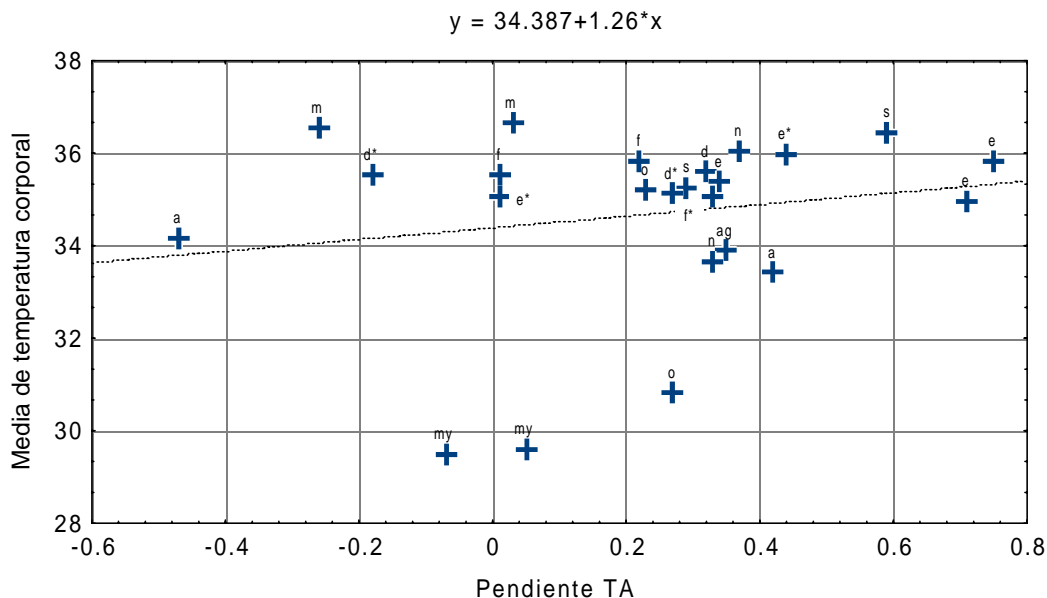
### DISCUSIÓN

Marquet *et al.* (1989), trabajando con 4 especies de *Liolaemus* de altura en los Andes del norte de Chile: *L. ornatus*, *L. islugensis*, *L. alticolor* y *L. jamesi*, encontraron que la temperatura corporal media es cercana a 29 °C. Labra (1996, 1998) Labra *et al.* (2001) presenta datos de temperaturas corporales de campo de varias especies de *Liolaemus* de Chile con valores medios de la temperatura corporal que van de los 28.78 °C a 35.49 °C, esta autora propone que las especies de *Liolaemus* poseen una fisiología térmica conservada, debido a restricciones filogenéticas, y señala además la potencialidad del ambiente térmico de influir en la TCM. Fuentes y Jaksic (1979) estudiaron ocho especies de *Liolaemus* en Chile central, registrando TCM de 34.2 °C a 35.3 °C, con una tendencia de aumento de la

temperatura corporal cuando aumentaba la altitud desde el nivel del mar a los 2000 m de altura; Carothers *et al.* (1998) encuentran para 10 especies de *Liolaemus* de Chile temperaturas corporales medias de 33.03 a 35.49 °C.

Nuestros resultados de 34.76 °C para una altitud de  $\pm 1100$  m se encuentran en el rango de todos sus registros, pero si observamos los datos por muestra de una sola población de *L. koslowskyi*, podemos observar que estos valores abarcan el rango de temperaturas corporales de las especies citadas, poniendo en duda la validez de los registros de temperatura corporal de muestras pequeñas; este tipo de generalizaciones que no consideran la posibilidad de variación de las temperaturas corporales, comprometen la validez de las explicaciones basadas sobre información puntual o fragmentaria que no reflejan la amplitud de la variación térmica de cada especie.

Otro aspecto importante a tener en cuenta es la existencia de estrategias termorregulatorias, y de existir ellas si son tigmotérmicas o heliotérmicas o una combinación de ellas, además de diferen-



**Figura 3:** Coordenadas de las muestras diarias, en el eje x pendiente TA/TS para cada muestra. En el eje y media de la temperatura corporal media de cada muestra.

ciar la influencia de la radiación solar de la temperatura del aire.

Marquet *et al.* (1989) afirman que el género *Liolaemus* es heliotérmico, por lo cual estiman la actividad termorregulatoria utilizando unicamente a la TA como variable ambiental. Los resultados de Martori *et al.* (1998) indican la importancia del calentamiento tigmotérmico, no sólo en su aspecto beneficioso como proveedor de energía, sino también en su aspecto problemático, cuando el sobrecalentamiento del suelo dificulta e impide la actividad de los lagartos.

Huey y Slatkin (1976) y Pianka (1986) indican que el gradiente entre la termconformidad completa se representa por una pendiente de regresión igual a 1 y los distintos grados de termorregulación que tienden a valores planos de la pendiente, son un indicador de la capacidad de mantener la TC diferente de la oferta térmica ambiental, y utilizan esta metodología para ordenar numerosas especies de lagartos en un gradiente de termconformes a termorreguladores.

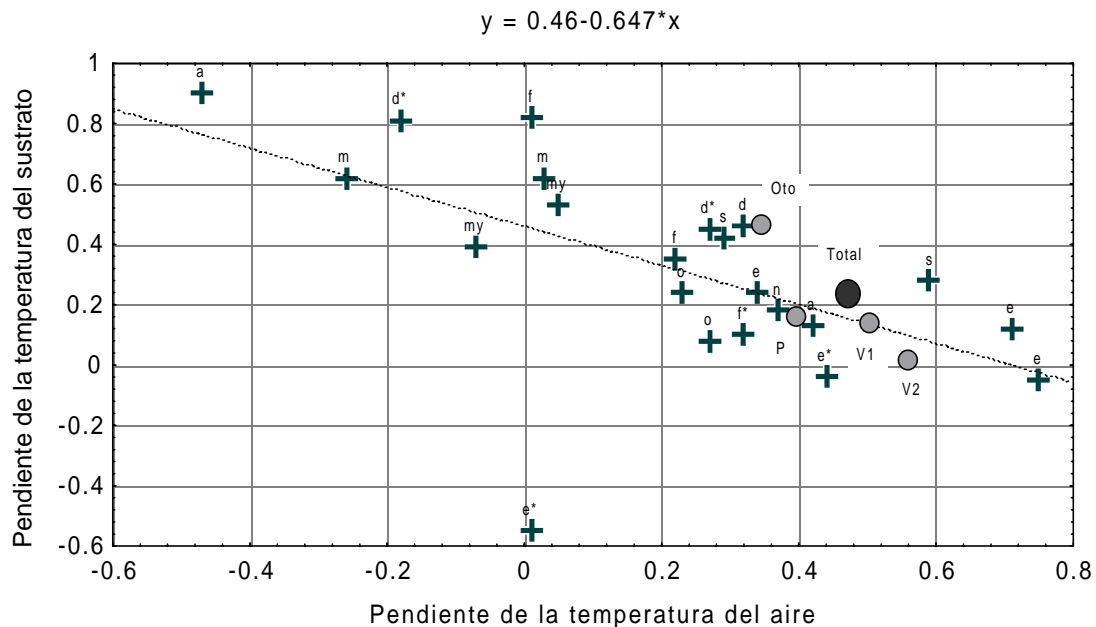
En el caso de *L. koslowskyi* las pen-

dientes obtenidas de los datos agrupados fue 0.48 para TC/TA y 0.22 para TC/TS; esto indica que el cuerpo se mantiene relativamente independiente de la temperatura del suelo y relativamente relacionado con la temperatura del aire

Esta selección de afinidades según la disponibilidad de recurso térmico se pone de manifiesto al analizar las pendientes de regresión de las muestras diarias (figura 4), cuando las muestras relativamente más termorreguladas se agrupan hacia el centro del gradiente.

En este gradiente de coordenadas se observa que hasta en el caso de días contiguos como las muestras de abril 1999, la ubicación en el gradiente es muy distinta ( $\beta_{TA} = 0.42, -0.47$ ) ( $\beta_{TC} = 0.13$  y  $0.90$ ) o muestras del mismo mes como en el caso de enero que presenta coordenadas similares en dos años diferentes y coordenadas diferentes en días contiguos, ( $\beta_{TA} = 0.71, 0.75, 0.34$ ) para un año y ( $0.44$  y  $0.01$ ) para el otro año, ( $\beta_{TS} -0.05, 0.24, 0.349$ ) y ( $0.44, 0.01$ ).

Se pueden definir dos situaciones problemáticas diferentes en la relación



**Figura 4:** Coordenadas de las muestras diarias, en el eje x Pendiente TC/TA para cada muestra, en el eje y pendiente de TC/TA para cada muestra.

del organismo con el recurso térmico, un problema es el de la termoconformidad contra la termorregulación, en la figura 3 si fueran absolutamente termorreguladores los individuos tendrían similares TC y todos los puntos deberían estar en una línea horizontal, pero algunos puntos se escapan de la línea indicando variación de las TC. El segundo problema es el origen del recurso térmico, que está sub evaluado por las variables utilizadas, la radiación directa y otras fuentes térmicas; además las interacciones entre ellas puede jugar un papel importante, pero del recorte disponible en el resumen de la figura 4, podemos esperar que la concentración de las muestras en los extremos del gradiente indicaría relativa conformidad con un recurso y la ubicación al centro algún grado de termorregulación.

Smith y Ballinger (1994) indicaron que durante distintas épocas del año, las temperaturas corporales se mantenían relativamente constantes mientras que las temperaturas del aire variaban significativamente, deduciendo que durante algunas épocas del año éstos termorregulaban en forma distinta, y sugieren que hacen más uso de comportamientos termorregulatorios durante el invierno.

En nuestro caso también encontramos diferencias en el otoño, con menor temperatura del aire cuando la temperatura corporal se relaciona mejor con la del sustrato ( $\beta$  0.47), a diferencia del resto del año que la temperatura corporal es más afín con la del aire, ( $\beta$  0.50, 0.39, 0.55)

En general las relaciones diarias entre las variables térmicas, indica que la temperatura corporal se correlaciona con la temperatura del aire, más regular, o con la del suelo, más variable, según las condiciones del día, y se puede observar en campo una serie de posturas que adoptan los lagartos o selección de microhábitats, tanto para aumentar la temperatura corporal, como se evidencia al observar que siempre al comenzar la actividad la temperatura corporal es superior a la temperatura

del medio, o en días de baja oferta térmica cuando esta situación se mantiene durante toda la jornada, permaneciendo los lagartos cerca de los refugios, asoleándose en áreas protegidas del viento. La situación se revierte cuando la oferta térmica supera la temperatura corporal preferida, y se observa que los lagartos se mantienen dentro de la sombra de la vegetación y realizan breves salidas para alimentarse o asolearse, hasta que la temperatura aumenta demasiado y se retiran a los refugios.

Este estudio sugiere que la generalización de información térmica tanto para presentar medias de temperaturas corporales y pendientes que indican termorregulación, ocultan la verdadera riqueza de los fenómenos termorregulatorios al colapsar las muestras diarias en agrupamientos mensuales o estacionales.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Río Cuarto por haber subsidiado parcialmente el proyecto.

Agradecemos a Ricardo Juárez, Fernando Gallego, Cristina Rozzi Gimenez y Juan Carlos Acosta por colaborar en los trabajos de campo y a Félix Cruz y Gabriela Perotti por su hospitalidad en Anillaco.

#### REFERENCIAS

- ACOSTA, J. C. & R. A. MARTORI. 1990. Ecología de una población de *Teius oculatus* (Sauria: Teiidae) de Río Cuarto. II. Utilización espacio temporal y relaciones térmicas. *Cuad. herpetol.* 5: 19-24.
- AUN, L & R. A. MARTORI. 1994. Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuad. herpetol.* 8 (1): 90-96.
- AVERY, R. A. 1978. Lizards-A study in thermoregulation. The Institut of Biology Studies in Biology No. 109.

- EVERY, R. A. & D. J. BOND. 1989. Movement patterns of lacertid lizards: effects of temperature on speed, pauses and gait in *Lacerta vivipara*. *Amphibia-Reptilia*, 10: 77-84.
- CAROTHERS, J. H., S. F. FOX, P. A. MARQUET & F. M. MARQUET. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 297-309.
- CAROTHERS, J. H., P. A. MARQUET & F. YAKSIC. 1998. Thermal ecology of a lizard assemblage along an andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71: 39-50.
- CEI, J. M. 1993. Reptiles del noroeste y este de la Argentina. Monografía XIV. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino. Italia.
- ETHERIDGE, R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (Squamata: Iguania: Tropicuridae) in Northern Argentina. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze naturali*, Torino, 2 (1): 137-199
- FUENTES, E. R. & F. M. JAKSIC. 1979. Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia* 3: 546-548.
- HAGER, S. B. 2000. Variation in body temperature and thermoregulatory behaviour between two populations of the lesser earless lizard *Holbrookia maculata*. *Contemporary Herpetology* 1: 1-8.
- HUEY, R. B. & M. SLATKIN. 1976. Costs and benefits of thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51: 363-384.
- JAEGER, R. G. & T. R. HALLIDAY. 1998. On confirmatory versus exploratory research. *Herpetologica*, 54: 64-66.
- KINGSBURY, B. A. 1994. Thermal constraints and eurythermy in the lizard *Elgaria multicarinata*. *Herpetologica*, 50 (3): 266-273.
- LABRA, A. 1995. Thermoregulation in *Pristidactylus* lizards (Polycridae): effects of group size. *Journal of Herpetology*, 29 (2): 260-264.
- LABRA, A. 1996. Comparaciones intraespecíficas de la temperatura corporal selecta de lagartos *Liolaemus*: un caso de biología térmica conservativa. IV Congreso Latinoamericano de Herpetología, Libro de resúmenes, pp. 234, Santiago de Chile.
- LABRA A. 1998. Selected body temperatures of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71: 349-358.
- LABRA, A., M. SOTO GAMBOA & F. BOZINOVIC. 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert dwelling lizards. *Ecocience*, 8: 413-420.
- MARQUET P. A., J. C. ORTIZ, F. BOZINOVIC & F. M. JAKSIC. 1989. Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia*, 81: 16-20.
- MARTORI R. & L. AUN. 1994. Aspects of the Ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia-Reptilia*, 15: 317-326.
- MARTORI R., P. VIGNOLO & L. CARDINALE. 1998. Relaciones térmicas de una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania: Tropicuridae). *Revista Española de Herpetología*, 12: 19-26.
- MIDDENDORF G. A. & C. A. SIMON. 1988. Thermoregulation in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*: the influences of age, time, and light condition on body temperature and thermoregulatory behaviors. *The Southwestern Naturalist*, 33 (3): 347-356.
- PIANKA, E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press. New Jersey. 208 pp.

PIANKA, E. R. 1993. The many dimensions of a lizard's ecological niche. pp: 121-154, in: Lacertids of the Mediterranean basin. E. D. Volakos, W. Bohme, V. Perez Mellado & P. Maragon (Eds.) University of Athens, Greece.

SMITH, G. R. & R. E. BALLINGER. 1994. Thermal ecology of *Sceloporus virgatus* from Southeastern Arizona, with comparisons to *Urosaurus ornatus*. *J. Herp.* 28: 65-69.