

UCH-FC
MAG-B
L126
c.1

DETERMINANTES DE VARIABLES FISIOLÓGICAS Y CONDUCTUALES EN DOS
ESPECIES DE LAGARTOS PRISTIDACTYLUS: FILOGENIA Y AMBIENTE

Tesis
presentada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requerimientos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas
con mención en Zoología

por

MARIA ANTONIETA LABRA LILLO

Director de Tesis: Dr. Mario Rosenmann A.



1992

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por la candidata

MARIA ANTONIETA LABRA LILLO

ha sido aprobada por la Comisión informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas, con mención en Zoología.

Tutor:

Dr. Mario Rosenmann

Mario Rosenmann

Comisión Informante de Tesis:

Dr. Juan Cancino

Dr. Sergio Iturri

Dr. Mario Penna

Dr. Alberto Veloso

Juan Cancino
Sergio Iturri
Mario Penna
Alberto Veloso



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de tesis fue logrado gracias al financiamiento de los siguientes proyectos: DTI N-2594, FONDECYT 91-0842 y Beca de Postgrado Universidad de Chile 91-031. Por otra parte, debo mencionar que los datos presentados en esta tesis sobre ritmos de actividad constituyen una publicación actualmente en revisión.

Finalmente quisiera agradecer a todos los que de una u otra forma tuvieron que ver con las distintas fases de esta tesis. Es decir agradezco a todos (anarquía); por una parte a los que colaboraron en forma positiva, constituyendo un punto de apoyo. Dentro de los que pertenecen a esta categoría no quisiera dejar de mencionar a mi profesor y amigo Dr. Mario Rosenmann. En una segunda categoría se encuentran aquellos que con su actuar negativo (desagradable), de igual modo fueron un motor para seguir adelante.



Ricardo Rozzi

Miriam Díaz

GRACIAS:

Juan Cancian

Alberto Veloso

Andrés Sazo

Mario Rosenmann

Herman Zúñiga

Antonieta Killo

Francisco

Pablo Sabat

Bertrando

Scipio Iturriz

Marcelo Carval

Verónica Lambiño

Fernando Novoa

Julio Labra L.

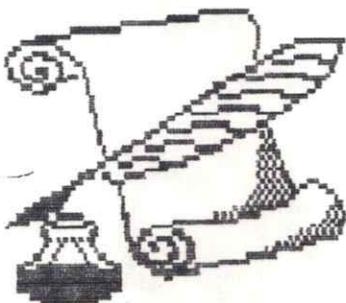
Mario Penna

Roberto Solís

Juan Saffran

Rafael Leonardi

Claudio Veloso



INDICE DE MATERIAS

	pagina
AGRADECIMIENTOS	iii
INDICE	iv
LISTA DE TABLAS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
RESUMEN	x
ABSTRACT	xiii
INTRODUCCION	1
I. MODELO DE TRABAJO	5
II. BIOLOGIA TERMICA	8
1. Temperaturas corporales preferenciales	8
2. Amplitud de nicho térmico	9
3. Uso de sustrato	10
4. Hipótesis del tópico	11
III. TASAS METABOLICAS	13
1. Hipótesis del tópico	15
IV. EVAPORACION	16
1. Hipótesis del tópico	17
V. RITMOS DE ACTIVIDAD	18
1. Hipótesis del tópico	19
VI. OBJETIVOS E HIPOTESIS CENTRALES	20



MATERIALES Y METODOS	22
I. ESPECIES ESTUDIADAS	22
II. BIOLOGIA TERMICA	23
1. Condición solitaria	23
2. Condición de agrupamiento	24
III. TASAS METABOLICAS	25
IV. EVAPORACION	26
V. RITMOS DE ACTIVIDAD	27
VI. ANALISIS ESTADISTICO	28
RESULTADOS	29
I. BIOLOGIA TERMICA	29
A. Condición solitaria	29
1. Temperaturas corporales preferenciales	29
2. Uso de sustrato	36
B. Condición de agrupamiento	38
1. Temperaturas corporales preferenciales	38
2. Uso de sustrato	39
II. TASAS METABOLICAS	40
1. Gasto Metabólico promedio diario	40
2. Metabolismo de reposo	44
3. Metabolismo medio máximo diurno	46
4. Metabolismo estandar	47
5. Metabolismo medio máximo nocturno	48

III. EVAPORACION	52
IV. RITMOS DE ACTIVIDAD	54
1. Índice de actividad	54
2. Actividad acumulada	57
3. Intensidad de actividad	59
DISCUSION	61
I. TEMPERATURAS CORPORALES PREFERENCIALES Y SELECCION DE SUSTRATO	61
A. Condición solitaria	61
B. Condición de agrupamiento	66
C. Conclusión del tópico	69
II. TASAS METABOLICAS	71
A. Conclusión del tópico	75
III. EVAPORACION	76
IV. PATRONES DE ACTIVIDAD	78
CONCLUSIONES	80
BIBLIOGRAFIA	85

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Temperaturas corporales preferenciales y amplitud de nicho térmico, en condición solitaria y de agrupamiento en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	30
Tabla 2. Distribución de frecuencias de temperaturas corporales preferenciales en condición solitaria y de agrupamiento en <u>P. torquatus</u>	31
Tabla 3. Distribución de frecuencia de temperaturas corporales preferenciales en condición solitaria y de agrupamiento en <u>P. volcanensis</u>	32
Tabla 4. Temperaturas de los distintos sustratos	36
Tabla 5. Porcentaje de utilización de los distintos sectores experimentales en los terrario, en <u>P. torquatus</u>	37
Tabla 6. Porcentaje de utilización de los distintos sectores experimentales en los terrario, en <u>P. volcanensis</u>	37
Tabla 7. Consumo de oxígeno promedio diario a cuatro temperaturas en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	41
Tabla 8. Metabolismo de reposo a cuatro temperaturas en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	45
Tabla 9. Metabolismo medio máximo diurno a cuatro temperaturas en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	46
Tabla 10. Metabolismo estandar a cuatro temperaturas, en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	48
Tabla 11. Metabolismo medio máximo nocturno a cuatro temperaturas, en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	49
Tabla 12. Determinación de expansividad metabólica diurna, nocturna y total en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	50
Tabla 13. Estimación de Q_{10} para las cinco determinaciones metabólicas en <u>P. torquatus</u>	51

Tabla 14. Estimación de Q_{10} para las cinco determinaciones metabólicas en P. volcanensis 51

Tabla 15. Evaporación pulmonar y pulmo-cutánea a dos temperaturas en P. torquatus y P. volcanensis 53

Tabla 16. Calor disipado por evaporación pulmonar y pulmo-cutánea a dos temperaturas, y estimación de la relación pérdida/ganancia calórica metabólica en P. torquatus y P. volcanensis 54

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Diagrama de los presupuestos de energía calórica y alimentaria	3
Figura 2a. Temperatura corporal de <u>P. torquatus</u> . Fluctuaciones de las temperaturas corporales preferenciales en condición solitaria y de agrupamiento	34
Figura 2b. Temperatura corporal de <u>P. volcanensis</u> . Fluctuaciones de las temperaturas corporales preferenciales en condición solitaria y de agrupamiento	35
Figura 3a. Gasto metabólico promedio diario en <u>P. torquatus</u> , cuatro temperaturas en <u>P. torquatus</u> . .	42
Figura 3b. Gasto metabólico promedio diario en <u>P. volcanensis</u> , a cuatro temperaturas	43
Figura 4. Actividad locomotora porcentual durante 24 horas en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	56
Figura 5. Frecuencia acumulada de actividad en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	58
Figura 6. Intensidad de actividad en <u>P. torquatus</u> y <u>P. volcanensis</u>	60

RESUMEN

La temperatura corporal y la tasa metabólica son dos de las variables fundamentales de la fisiología ecológica de los reptiles. Dentro de este ámbito, han surgido posiciones divergentes respecto a las respuestas de organismos filogenéticamente relacionados, frente a la selección direccional. 1- "Planteamiento estático" (inercia filogenética), postula que la fisiología térmica y energética son evolutivamente conservados. 2- "Planteamiento lábil", argumenta que la fisiología responde relativamente rápido a la selección direccional. Es decir los factores ambientales, tales como temperatura ambiental, determinan la magnitud de dichas variables.

En la literatura una mayor cantidad de información apoya el planteamiento lábil. Suponiendo entonces, un efecto importante de los factores ambientales, el objetivo central de la tesis es determinar el efecto del ambiente sobre las variables centrales de los presupuestos de energía calórica y alimentaria (temperatura corporal y metabolismo), en especies de lagartos Pristidactylus, que presentan una diferenciación importante del tipo de habitat utilizado. Por una parte, P. torquatus habita en bosques de Nothofagus, mientras que P. volcanensis en matorrales, postulándose que tal ocupación

sería una condición reciente y derivada, del tipo básico de habitat del género. Sin embargo, dado que esto no ha sido probado, el segundo objetivo de la tesis, es tratar de determinar a través del estudio de tales variables fisiológicas, el posible cambio de habitat de esta especie. Además, se intenta determinar si existe una labilidad diferencial de las variables térmicas y energéticas, en función de las variables abióticas del ambiente.

Se midieron y compararon variables térmicas y energéticas, en las especies mencionadas. Además, para una mejor comprensión del efecto ambiental, se analizaron variables altamente lábiles a las condiciones ambientales, esto es evaporación y patrones de actividad.

No se detectaron diferencias significativas entre las especies en las variables centrales de los presupuestos mencionados. Por ejemplo, ambas especies presentan una temperatura corporal preferencial de 28 °C. Es decir, las variables fundamentales no cambian, a pesar de las diferencias en las condiciones ambientales, apoyando así a la proposición estática. Sin embargo, existen asociadas a dichas variables fundamentales, variables menores (i.e. en biología térmica, la amplitud del nicho térmico) las que si responde de acuerdo a la disponibilidad natural de recursos térmicos, es decir se ajustan al planteamiento lábil. Esto resultados permiten

sugerir, que los planteamientos propuestos como antagónicos, realmente no lo son, y el ajuste de los resultados a alguno de estos planteamiento dependerá del tipo de análisis de las variables mencionadas.

La segunda problemática planteada, respecto a la separación de P. volcanensis del habitat básico de los Pristidactylus chilenos, no fue aclarada en su totalidad. Solamente se detectaron diferencias en las variables conductuales, y en base a esto es posible proponer, que esta especie sólo presenta cambios incipientes en su fisiología. Sin embargo, la mantención de los caracteres básicos (temperatura corporal y metabolismo) sugeriría que el genoma Pristidactylus es altamente conservador, dado que además, no se encontraron diferencias en los valores de evaporación, esperándose que tales cambios ocurriesen relativamente rápido en términos evolutivos.

Finalmente, dado que en ambas especies los resultados de las variables fundamentales de los presupuestos de energía calórica y alimentaria, fueron similares, no es posible señalar en estas especies cual de las variables resulta ser más lábil frente a los cambios ambientales.

ABSTRACT

Body temperature and metabolism are two of the fundamental variables of the physiological ecology of reptiles. Based in the response of phylogenetically related species to the directional selection, two opposite positions appear in the literature. 1- "Static position" (phylogenetic inertia) point out that thermal and energetic physiology, are evolutionary conservatives. 2- "Labile position", argument that animal physiology follow relatively quickly the directional selection. That is, environmental factors, as ambient temperature, determine the magnitude of such variables.

Literature support the labile position. Thus, assuming an important effect of environmental factors, the main objective of this thesis is to determine the effects of the environment, over the central variables of the alimentary and caloric budgets, that is, body temperature and metabolism, using species of Pristidactylus lizards, that experiment an important difference in their habitat conditions. On one hand, P. torquatus inhabit Nothofagus forest, whilest P. volcanensis is a scrubland dwelling species, assuming that habitat use, is a derived and recent condition in this genus. Because no information support this idea, the second objective is

determine through the study of such physiological variables (body temperature and metabolism), the supposed habitat change of this species. By other hand, I attempt to determine differences in the lability of the thermal and energetic variables, as a function of the environment.

Thermal and energetic variables were measured and compared. Also, variables of high lability to the environmental conditions, like evaporation and activity patterns, were analyzed too.

No significant differences were detected between both species, in the central variables of the budgets just mentioned. For example, both species exhibit a preferential body temperature of 28°C. That is, that the fundamental variables did not change, even the extreme differences in the environmental conditions. These data support the static position. However, associated to the fundamental variables, minor variables (i. e. in thermal biology, the niche thermal breadth), respond to the availability of thermal resources, adjust to the labil position. These data allow to suggest that both positions, proposed as antagonic, are not real, and the agreement of the results to one of both position, will depend of the analitical level of the variables under study.

The second problem, related with the separation of P. volcanensis from the basic habitat of the Chilean

Pristidactylus, was not resolved. Differences in the behavioral variables were only detected. Based in this result, it is possible to propose that the species showed an incipient change in their physiology. However, the maintenance of the basic physiological characters (body temperature and oxygen consumption), suggest that the Pristidactylus genome, could be viewed as highly conservative, because no differences were also evident in evaporation. It is expected that in an evolutionary sense, such changes will occur relatively rapid in a evolutionary sense.

Finally, because no differences were detected between the fundamental variables of the caloric and alimentary budget, is not possible to propose in these species, what kind of variables are more labile to the enviromental changes.

INTRODUCCION

Los diversos factores ambientales, bióticos y abióticos, afectan la fisiología y ecología de los organismos. Dichos factores son factibles de ser jerarquizados en función de las necesidades fundamentales de los organismos, las que pueden variar estacionalmente, en función de la ontogenia, madurez reproductiva, debido a interacciones con otros organismos (presión de depredación) o por la disponibilidad de recursos.

A modo de ejemplo, la actividad de los organismos ectotermos, normalmente está modulada por la temperatura ambiental (T_a), sin embargo, la actividad desplegada en terreno por el lagarto Varanus griseus se encuentra determinada principalmente por la presencia de alimento, antes que por T_a (Vernet *et al.*, 1988).

Dicha capacidad de jerarquización, inciden en la adaptabilidad de los organismos, definida como el grado en el cual un organismo o especie puede permanecer o adaptarse a un amplio rango de ambientes por mecanismos fisiológicos o genéticos, consistiendo en una plasticidad evolutiva (genética) como también fenotípica. Adaptabilidad es entonces, una medida de éxito actual y potencial en una condición de variación temporal o espacial (Endler, 1986).

Esta adaptabilidad esta determinada por adaptaciones, definidas como: "características que causan que sus poseedores sea en promedio mejor que aquellos que no las poseen" (Stern,

1970), siendo básicamente fisiológicas, conductuales y morfológicas. Su estudio permitiría entonces, entender los mecanismos de ajuste a ambientes particulares.

Por ejemplo, las características fisiológicas de los organismos permiten entender en gran medida sus abundancias y límites de distribución (Brown y Gibson, 1983). Se desarrolla fuertemente en los últimos años la fisiología ecológica, en un intento por mejorar el conocimiento de las relaciones organismo - ambiente. Esta disciplina utiliza elementos y teorías de la ecología y la fisiología, lo que se traduce, en ecuaciones de presupuestos, entendiendo a los organismos como sistemas abiertos al flujo de materia y en último término, de energía.

Las ecuaciones de presupuestos son útiles en predecir el comportamiento de los organismos, permitiendo una contrastación de patrones observados con aquellos teóricos o generan explicaciones mecanicistas (ver simposium, "Constraints of bioenergetics on animal population dynamics". *Physiol. Zool.* 62(2), 1989). En ectotermos y particularmente en reptiles, la literatura relativa a presupuestos es abundante (*i. e.* Tracy, 1982; Spotila y Standora, 1985). Se desprende de la literatura la existencia de dos variables fundamentales interdependientes: temperatura corporal y metabolismo. Estas variables modulan una serie de otras variables y son además los ejes fundamentales y moduladores de los presupuestos de energía calórica y alimentaria (Fig. 1).

FIGURA 1

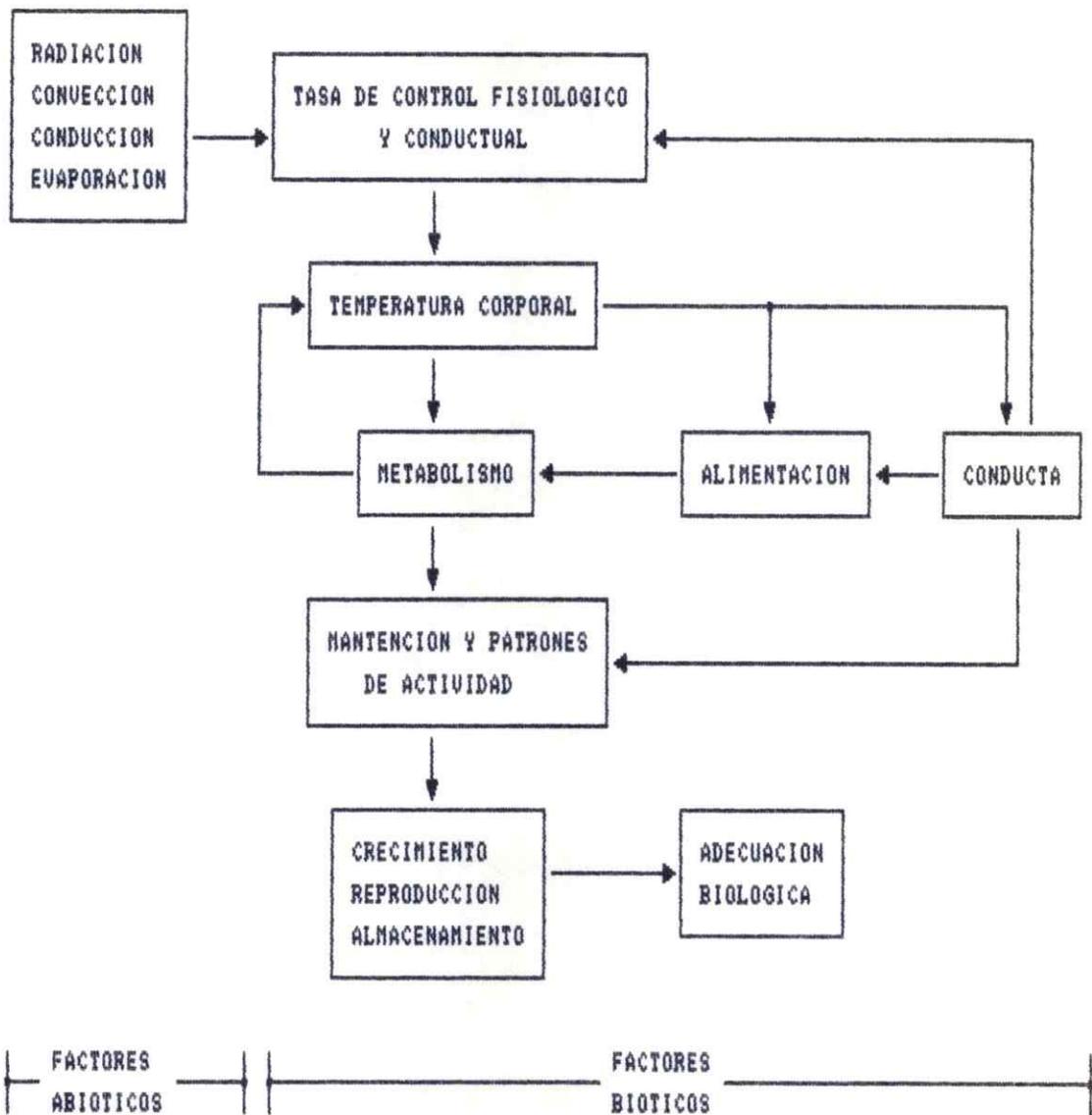


Figura 1. Diagrama que muestra la relación entre los presupuestos de energía calórica y alimentaria, ilustrando además las interacciones entre los factores bióticos y abióticos (Modificado de Spotila y Standora, 1985).

Dentro de la fisiología térmica de reptiles, y particularmente en relación a la variable temperatura corporal, en las últimas tres décadas han surgido visiones divergentes, en relación a las respuestas de organismos pertenecientes a especies filogenéticamente emparentadas, frente a la selección direccional (Hertz et al., 1983).

1- "Proposición estática", (inercia filogenética o rigidez evolutiva), enfatiza que la fisiología térmica es evolutivamente conservativa y relativamente insensible a los cambios ambientales, lo que implicaría la existencia de restricciones de naturaleza filogenética para experimentar cambios. El sentido de estabilidad, sólo hace referencia a la mantención de ciertos caracteres dentro del grupo, los que incluso podrían servir como distintivos.

2- "Proposición lábil" argumenta que la fisiología térmica responde relativamente rápido a la selección direccional, es decir las presiones (factores) ambientales determinan los valores de dichas variables

A la fecha existe un mayor acúmulo de datos que tiende a favorecer la proposición lábil. Suponiendo entonces, un efecto importante de las condiciones ambientales sobre la fisiología térmica, extensible además a la fisiología energética, resulta de interés hacer una comparación de variables térmicas y energéticas (dada la relevancia ya discutida de éstas) en especies filogenéticamente emparentadas, que presenten una diferenciación importante en el tipo de habitat utilizado, y

más aun, si ésta fuese una condición derivada. De esta manera, la relación filogenética que implica relaciones de ancestro y por ende posibles restricciones a cambios que impone un acervo genético común, permitiría abordar mediante experimentos el papel de factores ambientales como determinantes de la fisiología de las especies.

I MODELO DE TRABAJO

Las especies de Pristidactylus se encuentran distribuidas en forma de parches tanto en Chile como en Argentina. Se ha propuesto, dada la ocurrencia del género a ambos lados de la cordillera de Los Andes, que estas especies se diferenciaron de un tronco primitivo antes del levantamiento de la cordillera (Formas, 1979).

Por otra parte, las especies chilenas son consideradas ancestrales en relación a las encontradas en los ecosistemas argentinos (Cei, 1986; Etheridge y De Queiroz, 1988 citado en: Frost y Etheridge, 1989). Mas aún, la especie chilena P. torquatus, ha sido propuesta por Cei (1986) como primitivo y "probable relicto de los precursores del género" (pp. 83), siendo la ocupación estricta de bosques de Nothofagus una de sus características, así como también del resto de los Pristidactylus chilenos (Donoso-Barros, 1966).

Sin embargo, Lamborot y Díaz (1987) describen para Chile a P. volcanensis, como un residente del matorral precordillerano. Existen algunas evidencias que podrían estar

apoyando la proposición de Lamborot y Díaz (1987) respecto de que el tipo de habitat utilizado por esta especie es una condición reciente y derivada producto de un deterioro de los bosques de Nothofagus:

1- El tipo de habitat utilizado es similar al de la especie transandina P. scapulatus (Cei, 1986).

2- Estudios realizados en bosques de Nothofagus oblicua, la especie más boreal del género, señalan que dada su distribución discontinua, en el pasado (última glaciación) la extensión de la especie habría sido más amplia (Golowasch, et al. 1982), y relativamente continua (Casassa, 1989).

3- Se ha propuesto que una desaparición de Nothofagus en la zona central sería producto de una sobre-explotación por parte del hombre (Casassa, 1986).

3- Vuilleumier (1968), propuso que la fauna de vertebrados asociada a Nothofagus, habría sufrido pocas alteraciones durante los eventos locales de glaciación. Un ejemplo lo constituiría la distribución geográfica de la especie Batrachyla taeniata, propia de los bosques del sur de Chile, la que se encuentra también en las cercanías de Valparaíso (V Región) asociada a tales bosques, sugiriéndose que B. taeniata habría seguido el desplazamiento de los bosques (Formas, 1979), existiendo evidencias de ocupación secundaria de matorrales de Acacia (Sallaberry et al., 1981).

Todo esto reafirma la posibilidad de que P. volcanensis hubiese especiado asociado a tales bosques, con una derivación

posterior y reciente (en terminos evolutivos) a zonas de matorral, producto de una desaparición del bosque.

La mayor diversidad ecológica de las especies argentinas de Pristidactylus sería consecuencia de un efecto mas pronunciado de las glaciaciones en esta zona. Este hecho produjo lagos interglaciales al Oeste de Argentina, que cubren desde los 33° hasta aproximadamente los 36°S (Vuilleumier, 1971), abarcando las zonas de La Rioja, Mendoza y San Juan, constituyendo probablemente un importante mecanismo de aislamiento, ya que la mayoría de tales especies se encuentran en esta zona (Cei, 1986).

De los antecedentes presentados no es posible concluir que efectivamente P. volcanensis haya especiado asociado a Nothofagus, pero las evidencias apuntan fuertemente en tal sentido. Si se acepta que la especiación ocurrió de esta forma, P. volcanensis resulta una especie clave pues permite analizar los mecanismos de ajuste de las variables térmicas y energéticas, producto de una ocupación derivada y presuntamente reciente de un tipo particular de habitat (dentro del género Pristidactylus), en comparación con una especie típica de bosques, y considerada ancestral como P. torquatus.

Por otra parte, como se discutirá más adelante, a través del estudio comparado de las variables mencionadas, es posible proponer una historia de especiación de P. volcanensis.

II- BIOLOGIA TERMICA

1- Temperaturas corporales preferenciales (TCP)

Los reptiles se caracterizan fundamentalmente, por su baja capacidad para generar calor en comparación con los endotermos (Templeton 1970). Es por ésto, que en la obtención y mantención de una temperatura corporal adecuada, resultan vitales los mecanismos de regulación conductual y control fisiológico, (Fig. 1). De no ser así, tales temperaturas estarían en directa relación con sus tasas metabólicas, afectando negativamente en los procesos básicos.

Numerosos estudios de termorregulación en reptiles, enfatizan el efecto de factores abióticos, tales como fotoperíodo (Rismiller y Heldmaier, 1988), presión parcial de oxígeno (Hicks y Wood, 1985) o la disponibilidad de parches térmicos, sobre la temperatura corporal en terreno (T_b) o en la temperatura preferencial de laboratorio (TCP). En relación a la disponibilidad de recursos térmicos, se ha visto que en un gradiente altitudinal, la temperatura corporal de especies congénéricas tiene una relación inversa con la altura (*i. e.* Huey y Webster, 1976), debido a que en zonas altas, aumentan los costos de termorregulación, producto de una baja disponibilidad de parches térmicos, reduciéndose la posibilidad de alcanzar una adecuada temperatura corporal.

Por estas razones, la temperatura ambiental (T_a) se ha considerado un recurso, por el cual las especies competirían en el eje espacial del nicho (Magnuson *et al.* 1979), o en una

combinatoria espacio-temporal (Tracy y Christian, 1986). Los antecedentes mencionados tienden a apoyar la postura lábil (sensu Hertz et al., 1983), que propone una respuesta rápida a la selección direccional; considerándose a los factores ambientales (i.e. temperatura ambiental), como principales determinantes de dichas variables térmicas.

En apoyo al planteamiento estático, también llamado rigidez evolutiva (Van Damme et al., 1990) se encuentran los resultados de las temperaturas corporales medidas en distintas especies de la familia Skinkidae australiana, donde no se encontraron diferencias significativas (Bennett y John-Alder, 1986).

Como se demuestra, existen evidencias que avalan ambas proposiciones, aunque pareciera que los factores ambientales explican de mejor manera la variabilidad en las variables térmicas (i.e. temperaturas corporales), a lo menos en el género Anolis (Huey, 1982).

2- Amplitud de nicho térmico

Una medida de la disponibilidad del recurso térmico, o de las interacciones competitivas por éste, es a través de la estimación de la amplitud del nicho térmico corporal. Tal concepto fue desarrollado por Ruibal y Philibosian (1970), quienes determinaron que lagartos del género Anolis en condición solitaria, presentan mayor amplitud de temperaturas corporales (euritermia), que en una situación de competencia

interespecífica. Por otra parte, Huey y Webster (1975), en un estudio realizado en otro grupo de Anolis, proponen que la euritermia (en este caso particular) es un carácter primitivo y que la estenotermia resulta ser una condición secundaria, producto de la utilización de zonas abiertas de tipo matorral.

En un análisis comparativo, la determinación de la amplitud del nicho térmico, constituiría una medida del grado de competencia que las especies enfrentan en sus ambientes naturales, estimándose además en forma indirecta, la disponibilidad de recursos. Por otra parte, tales determinaciones favorecen el entendimiento de la evolución de los caracteres térmicos.

3- Uso de sustrato

Básicamente, los mecanismos de termorregulación en reptiles son conductuales, sustentados en controles fisiológicos (Bartholomew, 1982). Respecto a estos últimos, los más relevantes resultan ser: capacidad de cambio de coloración (Norris, 1966) y regulación de circulación periférica, afectando las tasas de calentamiento y enfriamiento (Bartholomew y Tucker, 1963).

Varios son los trabajos que describen las conductas termorregulatorias en relación a la disponibilidad de recursos térmicos o al mejor aprovechamiento de estos. Entre los más relevantes están los relativos a frecuencia y hora de asoleamiento, tipo y uso de sustrato, y modificaciones

posturales en relación a la incidencia de los rayos solares (Huey y Webster, 1976; Huey et al., 1977; Muth, 1977; Pearson, 1977; Hertz y Nevo, 1981; Adolph, 1990).

La flexibilidad en la conducta de selección de sustrato, se ha demostrado en estudios de cambios: estacionales (Huey et al., 1977; Christian et al., 1983), debido a la presencia de competidores (Jenssen, 1973), o registrados en gradientes altitudinales (Hertz, 1981; Adolph, 1990). La evidencia apunta, a que no existe una base genética fuerte para la selección del tipo de microhabitat, pero es probable que si exista, en lo referente a las características térmicas del microambiente (Adolph, 1990). De ser un carácter heredable, entonces especies cercanamente relacionadas deberían seleccionar ambientes térmicos similares.

Además, dado que las interacciones competitivas por los recursos térmicos, se establecen principalmente en el eje espacial del nicho, determinaciones del uso de sustrato, permitirían entender con mayor claridad, si la inercia filogenética predomina en la biología térmica de las especies en estudio.

Hipótesis del tópico:

A- Si los factores ambientales, como la disponibilidad de sitios para la termorregulación, son determinantes de la temperatura corporal preferencial, entonces se espera que P. volcanensis presente temperaturas corporales más altas, en

correspondencia a que habita zonas con mayor disponibilidad de recursos térmicos (en comparación con la situación de bosque de P. torquatus), utilizando además con mayor frecuencia, sitios más cálidos. Así mismo, si el género tiene su origen en bosques y la situación de P. volcanensis es derivada, debería reflejarse en una menor amplitud del nicho térmico - estenotermia- (Huey y Webster, 1975).

Por otra parte, si la inercia filogenética presenta un mayor peso relativo, el uso de sustrato en condiciones de laboratorio, no debería diferir, dado que existirían similitudes en las temperaturas corporales preferenciales.

B- Considerando que ambas especies residen en ambientes con características térmicas marcadamente distintas, las interacciones sociales intraespecíficas, en condiciones de acceso limitado a los recursos térmicos favorables, deberían producir efectos diferentes en ambas especies. Probablemente P. torquatus por residir en un medio de bajos recursos térmicos, se verá más afectado que P. volcanensis por tal competencia. Sin embargo, en ambas se espera que exista una relación entre la respuesta térmica y el número de competidores.

III TASAS METABOLICAS

Como ya se mencionó, la capacidad de generar calor por los organismos ectotermos es baja, comparada con los de organismos endotermos. Las consecuencias más importantes de esta diferencia se manifiestan en sus distribuciones espaciales (*i. e.* biogeográficas) y temporales (diarias y estacionales).

Sin embargo, es posible encontrar ajustes fisiológicos en ectotermos, que permiten extender tales límites de distribución. Por ejemplo, Patterson y Davies (1989), determinaron que la especie Lacerta vivipara (de regiones frías), presenta tasas metabólicas de reposo significativamente mayores que la especie Podarcis hispanica, de zonas más cálidas. Esto se explica, aduciendo que bajo condiciones frías, las especies requieren generar más calor, dado que las posibilidades de termorregulación conductual eficiente se ven disminuidas. En consecuencia, se produciría una baja en la capacidad de actividad, lo cual manifiesta en último término en una menor adaptabilidad. En este mismo contexto, no se encuentran diferencias en los gastos metabólicos de terreno (FMR) de dos especies simpátridas de lagartos (con similares condiciones térmicas), un Skinkido diurno y un Gecko nocturno (Nagy y Knight, 1989).

Si bien es cierto que el ambiente impone restricciones, los factores filogenéticos están enmarcando los límites de posibles cambios que puedan sufrir las especies, en los

procesos de adaptación. Es posible esperar entonces, que especies cercanamente emparentadas (que comparten características genéticas), no presenten fuertes diferencias en los consumos de oxígeno de reposo o estandar, aun en condiciones ambientales contrastantes.

Esta problemática fue analizada por Andrews y Pough (1985) utilizando datos de literatura. Determinaron que un 45% de la variación residual producto de la relación entre, tasas metabólicas vs tamaño corporal está asociada a factores ecológicos (*i.e.* modo de caza, lo que es asociable a conductas de termorregulación) y solo un 16% se debería a filogenia. La relación establecida, considerando tres variables independientes es:

$$\log MR = -1.87 + 0.8 \log M + 0.38 T + 0.14 MS, \quad (1)$$

donde MR= (tasa metabólica ml O₂/h), M= masa (g), T= temperatura ambiental (°C) y MS= estado metabólico en ayuno: 0= estándar, ésto es, gasto energético durante el período normal de inactividad (noche, para la mayoría de Squamata). 1= reposo, considerado como el gasto durante el período normal de actividad (día, para la mayoría de Squamata).

Dado los antecedentes presentados, es posible esperar que especies hermanas, en un proceso reciente de divergencia ecológica, presenten algún grado de modificación en los gastos energéticos. En el caso de las especies a estudiar, las diferencias deberían manifestarse no en los valores promedios, sino en los ritmos circadianos del gasto; tal asignación

diferencial ha sido reportada por ejemplo en Sceloporus (Jameson et. al., 1977) y Skinkidos (Brownlie y Loveridge, 1983).

Hipótesis del tópico:

C- Nuevamente, si se acepta como determinantes de las tasas metabólicas a los factores ambientales, la energética (de reposo y estandar) de las especies en estudio debería diferir. Se espera que P. torquatus (condición fría) presente mayores consumos de oxígeno, aunque esto implique modificación en otras variables del presupuesto energético, como por ejemplo, un mayor consumo de alimento.

D- Si los factores filogenéticos enmarcan las posibilidades de respuesta, los gastos promedios diarios en ambas especies no deberían presentar diferencias significativas, aunque la distribución del gasto difiera (hipótesis C).

Sin embargo, la alternativa es encontrar similitudes entre ambas especies, tanto en las variables térmica como energéticas. Frente a esto, surgen tres respuestas posibles: 1- Tales variables son conservativas dentro de éste género, 2- No ha transcurrido el tiempo evolutivo necesario para que se produzcan modificaciones importantes y 3- Ocurrió aclimatación. Esto último se descarta, ya que la mantención de los animales simulará la situación de ambiente natural. Además, la permanencia bajo condiciones de laboratorio no será

por tiempos prolongados y finalmente, las mediciones producto de aclimatación no son equivalentes a las registradas por aclimatización (Gatten et al., 1988).

Como apoyo a la resolución de las alternativas restantes se incorporarán: a- otra variable del presupuesto de energía calórica, como es evaporación, y b- aspectos conductuales. Ambas variables se incluirán ya que se modifican rápidamente en función de las presiones ambientales. Si no existiesen diferencias entre las especies con respecto a estas variables, es posible pensar que la alternativa (2) planteada, es decir que no ha transcurrido el tiempo suficiente para que se produzcan modificaciones, sería la correcta.

IV EVAPORACION

A pesar de que numerosas variables fisiológicas son dependientes de las condiciones de aclimatación y aclimatización, la modificación de las tasas de evaporación por condicionantes ambientales, ocurre en forma relativamente rápida (Kattan y Lilliwhite, 1989) y por esta razón es considerado un carácter plástico, pero dentro de límites impuestos por un marco genético (Mautz, 1982). Esto hace pensar, que de existir un efecto ambiental en las especies en estudio, debería a lo menos manifestarse en tasas diferenciadas de pérdida de agua.

Comparaciones de especies de distintos ambientes, revelan que existe una relación inversa entre, pérdida de agua y

aridez del ambiente en que residen los organismos (Bentley y Schimdt-Nielsen, 1966; Mautz, 1982), constituyendo un importante mecanismo de ahorro hídrico para animales de zonas áridas o semiáridas.

Mautz (1982) realizó comparaciones alométricas entre pérdida de agua a 25 y 30 °C y tamaño corporal, distinguiendo tres grupos de reptiles: de ambientes áridos, semiáridos y mésicos, estableciendo una ecuación combinada:

$$\text{Log EWL} = 0.403 - 0.297 \log W \quad (2)$$

donde EWL= pérdida de agua por evaporación (mg /g · h), y W= peso corporal (g).

Finalmente, es posible establecer comparaciones más precisas en torno a la transferencia de calor en ambas especies, haciendo una combinación de los resultados de calor producido por metabolismo y la pérdida de éste por evaporación, considerando que por cada mg de agua evaporada, se pierden 0.58 calorías, y que por cada ml de oxígeno consumido se generan 4.80 calorías (Templeton, 1960),

Hipótesis del tópico:

E- Si P. volcanensis se encuentra en una etapa reciente de cambio, y la tasa de pérdida de agua es un carácter fisiológico lábil se espera que esta especie muestre menores pérdidas de agua, en comparación con P. torquatus, residente de zonas sin estrés hídrico.

F- Si los factores filogenéticos enmarcan las respuestas

y la ecuación (2) no considera especies de regiones húmedas, los valores de evaporación para ambas especies deberían ser mayores que los esperados. Sin embargo, dado que el ambiente ocupado por P. volcanensis es semiárido, debería ajustar mejor a la ecuación que P. torquatus. Así mismo, si se dan los mecanismos de ajustes esperados, el balance pérdida/ganancia de calor, debería ser semejante en ambas especies.

IV RITMOS DE ACTIVIDAD

La incorporación de los patrones conductuales resulta ser fundamental, ya que son caracteres altamente labiles, siendo los primeros en modificarse en respuesta a presiones ambientales (Krebs y Davis, 1981). Por esta razón, observaciones conductuales pueden facilitar el entendimiento de los posibles ajustes, que las especies estarían realizando en los procesos de adaptación, particularmente en el caso de P. volcanensis.

En general, el inicio, la duración y el cese de la actividad, están determinadas principalmente por el fotoperíodo, temperatura ambiental y la intensidad lumínica (Templeton, 1970). Estos dos últimos factores, modulan a su vez los niveles de actividad (Lee, 1974; Avery, 1978; Griffiths, 1984). Por ejemplo, en el pez Coregonus clupeaformis, se observa una decreciente intensidad de actividad diaria, como respuesta a las disminuciones de la intensidad lumínica y temperatura de trabajo. Sin embargo, la

actividad nocturna no se modifica, bajo las distintas condiciones experimentales (Scherer y Harrison, 1988).

Si los factores mencionados son relevantes en la determinación de la intensidad de actividad, las especies en estudio deberían presentar diferencias importantes, ya que no obstante residir en ambientes con fotoperíodo similar, las condiciones térmicas y lumínicas difieren fuertemente.

Por otra parte, los rangos de actividad de ambas especies deberían diferir. Varios son los trabajos que describen los cambios en los patrones conductuales tanto diarios como estacionales. En relación a estos últimos, la tendencia en los reptiles es a reducir tales rangos durante los meses fríos, producto de una disminución de recursos térmicos, concentrando la actividad a las horas que reporten mayor beneficio (i.e. Waldschmidt, 1980; Hutchison y Sprietersbach, 1986).

Hipótesis del tópico:

G- Si P. volcanensis está en un proceso de cambio, y aún cuando éste no sea evidente en el resto de las variables estudiadas, se espera que presente claras divergencias en los patrones, rangos e intensidad de actividad en relación a P. torquatus. Se presume que tendrá una mayor intensidad de actividad, debido a que habita en zonas de mayor temperatura e intensidad lumínica, que P. torquatus.

OBJETIVOS E HIPOTESIS CENTRALES

Suponiendo un efecto importante de las presiones ambientales, el objetivo principal de la tesis es analizar el efecto de una ocupación espacial derivada (y presuntamente reciente) de un tipo particular de microambiente (en relación al resto de los Pristidactylus chilenos), sobre algunas variables relevantes de los presupuesto de energía calórica y alimentaria, como son temperatura corporal y consumo de oxígeno, en la especie P. volcanensis comparada con la situación de P. torquatus, considerada ancestral.

La comparación de variables energéticas y térmicas permitiría inferir la historia térmica de P. volcanensis, y analizar además, cual de estas dos variables (temperatura corporal y metabolismo) es más lábil frente a los cambios ambientales. Como apoyo al análisis del efecto de ocupación reciente de zonas de matorral, se incluirán mediciones de pérdida de calor por evaporación y caracterización de ritmos de actividad.

Los objetivos específicos de la son medir y comparar en P. torquatus y P. volcanensis variables: 1- térmicas, 2- energéticas, 3- termolíticas (evaporación) y 4- conductuales (patrones, rangos e intensidad de actividad circadiana).

Como hipótesis central del trabajo se propone que si los factores ambientales, en este caso particular la temperatura ambiental (T_a), es preponderante en la determinación de las variables fisiológicas y conductuales mencionadas, las

especies deberán presentar fuertes divergencias en dichas variables.

Consecuente con la hipótesis central se espera que P. volcanensis, por residir en un ambiente con mayores recursos térmicos, presente temperaturas corporales relativamente más altas, escoja sustratos más cálidos, tenga menores consumos de oxígeno, menor evaporación y una mayor intensidad de actividad, en comparación con P. torquatus.

MATERIALES Y METODOS

I ESPECIES ESTUDIADAS

Las especies chilenas de Pristidactylus, estan distribuidas desde Valparaíso hasta Los Lagos, siendo el rango de distribución latitudinal desde los 33 hasta los 43°S (Lamborot y Díaz, 1987). Para la realización de la tesis se seleccionaron dos especies alopátridas de habitat muy diferentes, en términos térmicos:

1- Pristidactylus torquatus, se distribuye desde la provincia de O'Higgins hasta Los Lagos (Velooso y Navarro, 1989), asociado a bosques de Nothofagus. Los individuos utilizados en este trabajo, se obtuvieron de la localidad de Vilches, 68 Km al este de Talca (35°S, 71°10'W), a 1200 msnm. El área se ha caracterizado como región subhúmeda, con una temperatura máxima promedio anual de 14.7 °C (Di Castri y Hajek, 1976). La temperatura del sustrato (Ts) durante primavera-verano es de $19.4 \pm 3.5^{\circ}\text{C}$ (N=11).

Las colectas se realizaron durante noviembre de 1988 y enero de 1990, obteniéndose un total de 16 individuos con un peso promedio de 28.08 ± 8.32 g.

2- Pristidactylus volcanensis, fué capturado a 60 Km al este de Santiago (33°49'S, 71°10'W) a 1400 msnm, en la localidad de El Volcán, correspondiendo fisionómicamente a matorral precordillerano, con predominio de especies arbustivas. La temperatura máxima promedio anual del sitio es de 21.5°C (Di

Castri y Hajek, 1976). La temperatura del sustrato durante los meses de primavera-verano es de 27.4 ± 3.69 °C (N=28) (Nuñez y Sufan, com. pers.), siendo significativamente más alta que la registrada para P. torquatus ($t=6.18$; $P<0.05$). Se obtuvo un total de 11 individuos, con un peso promedio de $23.75 \pm 4.7g$, durante noviembre de 1988 y diciembre de 1989.

II BIOLOGIA TERMICA

PREFERENCIALES TERMICAS Y ELECCION DE SUSTRATO.

A- CONDICION SOLITARIA

En los últimos años se ha establecido que las temperaturas corporales de actividad en terreno (T_b) tienen una buena correlación con las temperaturas corporales preferenciales (TCP) de laboratorio (Cossins y Bowler, 1987). Basándose en esta relación, se determinaron las preferenciales térmicas corporales, pudiéndose estimar además el nicho térmico fundamental.

Para la determinación de TCP, se usaron terrarios de 91 x 37 x 21 cm, con un gradiente foto-térmico de 20 a 71 °C, utilizando una ampollita infrarroja (250 W) dispuesta en un extremo del terrario. La selección o evasión activa de un sustrato, y por lo tanto de una determinada temperatura, se infiere a partir del tiempo de permanencia de los individuos en una determinada sección (Hudson y Bertram, 1966). Por esta razón, el terrario fue dividido virtualmente en cuatro sectores de igual longitud (22.5 cm), siendo el primero el más

cercano a la fuente térmica y el cuarto el más alejado.

Los experimentos se realizaron en forma continua durante cinco a seis días, considerando al primero como el período de ajuste al terrario. Durante la obtención de datos, la disponibilidad de agua fue permanente, mientras que el alimento fue provisto antes del inicio de cada serie experimental. Las mediciones fueron hechas en forma individual, ya que las interacciones sociales pueden alterar las temperaturas preferenciales (Engbretson y Livezey, 1972; Gatten y Hill, 1984).

La posición de los individuos y su temperatura corporal, fue registrada cada hora. La temperatura de cada sector (medida en el centro), se determino una vez al día. Los datos de temperaturas se obtuvieron con termocuplas de Cobre-Constantan, usando un termómetro digital Sensortek, (± 0.1 C) modelo BAT-12, de cinco canales.

B-CONDICION DE AGRUPACION: Efecto de interacciones sociales.

Con el mismo diseño experimental usado en la medición de TCP, se estudió el efecto de las interacciones sociales (no reproductivas) sobre las temperaturas corporales. Los tratamientos fueron: pares, tríos y cuartetos de individuos por especie, considerándose además los datos en condición solitaria. El número de réplicas por tratamientos se establece más adelante. Por otra parte, en los tratamientos de agrupación no se hizo distinción entre los sexos, puesto que

interasaba una caracterización térmica de las especies.

Cada hora se registró la temperatura corporal y la ubicación de cada uno de los animales, dentro del terrario.

III TASAS METABOLICAS

Se utilizaron individuos sometidos a un día de ayuno. Las mediciones se realizaron individualmente en cámaras de vidrio, en cuyo interior se colocó Baralyne (absorbente de CO₂), sumergidas en un baño termorregulado y conectadas a un respirómetro automático de circuito cerrado y computarizado, modificado de Morrison (1951). Las temperaturas de trabajo fueron: 15, 20, 25 y 30 °C. Cada medición se realizó durante 24 horas, con la finalidad de obtener el gasto metabólico promedio diario. Por otra parte, los datos así obtenidos permiten conocer los metabolismos de reposo y estándar. Para esto, se escogieron los dos valores mínimos diurnos y nocturnos respectivamente, en cada uno de los registros por individuo.

La determinación del consumo de oxígeno durante ejercicio, conocido como metabolismo máximo, no fue medido. Sin embargo, como una aproximación a la estimación de la expansividad metabólica, se consideraron los dos registros máximos diurnos y nocturnos de cada serie experimental. Para los propósitos de la tesis, se denominarán como metabolismo medio-máximo: diurno y nocturno, respectivamente.

IV EVAPORACION

Para la determinación del agua evaporada (durante la fase lumínica), los ejemplares fueron colocados individualmente en una cámara desecadora, la que una vez sellada se sumergió en un baño termorregulado, a 25 y 30 °C. Al interior de ésta, se creó una atmósfera de baja humedad con cloruro de calcio. Las presiones parciales de agua, medidas con un higrómetro YSI modelo 91 C, fueron 4.8 y 6.8 mm Hg respectivamente, después de 45 min. de estabilización de la temperatura interna de la cámara.

Cada hora se registró por gravimetría la pérdida de agua, utilizando una balanza electrónica AND ER-120A (± 0.0001 g). En forma independiente se midió pérdida de agua pulmo-cutánea y pulmonar. Esta última se realizó, cubriendo el cuerpo de los lagartos con membranas de látex, exponiendo solamente la cabeza del animal a una pérdida de agua medible. Al interior de las membranas se colocó sílica gel, para absorber el agua perdida por el resto de la superficie corporal.

Si bien es cierto que existe pérdida de agua por la superficie de la cabeza, y particularmente por la región ocular (Mautz, 1982), se asumió que el agua perdida bajo estas condiciones es fundamentalmente respiratoria.

Con el fin de considerar la evaporación en reposo, sólo se utilizaron los tres registros más bajos de cada serie experimental por individuo; así mismo se descartaron los valores obtenidos cuando hubo defecación.

V RITMOS DE ACTIVIDAD

La estimación de los patrones y de la intensidad actividad de los lagartos durante 24 horas, se realizó utilizando una plataforma de actividad Lafayette, conectada a un registrador potenciométrico DC, sensible a los movimientos.

El sistema de actividad se dispuso en una pieza aislada. Durante la fase lumínica, T_a fue mantenida a 30 °C y a un mínimo de 21 °C durante la noche, siendo el promedio de 26.5 ± 3.5 °C. La pieza experimental, disponía de una pequeña ventana (30 x 60 cm), la que permitió tener condiciones de amanecer y crepúsculo. Las mediciones se realizaron durante 48 horas para cada individuo. Siendo similares los resultados obtenidos en ambos días, y dado que tampoco se detectaron diferencias entre los sexos, los datos se agruparon en ambos casos.

El número de registros de movimientos por hora (n), se multiplicó por su amplitud (x), obteniéndose un índice de actividad (nx). Este índice fue transformado en porcentajes de actividad por hora, en relación al total de la actividad diaria. La actividad porcentual acumulativa diaria, fue usada para determinar la distribución de la actividad durante las horas de luz.

Dado que (nx) mostró una fuerte correlación con el peso corporal (w) ($r = 0.88$, $P < 0.01$), se utilizó el análisis de covarianza (con w como covariado), para evaluar diferencias en la intensidad de actividad.

Todas las mediciones antes mencionadas se realizaron bajo

un fotoperíodo LD 11:13 (08:00 - 19:00). Finalmente, cada individuo se midió sólo una vez en cada una de las series experimentales mencionadas, salvo en los registros de temperaturas corporales en condición de agrupamiento.

VI ANALISIS ESTADISTICO

Se utilizó tanto estadística paramétrica como no-paramétrica dependiendo del tipo de datos. Básicamente las pruebas utilizadas corresponden a: ANOVA, test de t, regresiones simples, correlaciones, ANCOVA, Kolmogorov-Smirnov (K-S), tablas de contingencia y Tukey (Sokal y Rohlf, 1981). La amplitud del nicho térmico se determinó usando el índice de Simpson, y los límites de confianza se obtuvieron con el procedimiento de acuchillamiento "Jackknife" (Jaksic y Medel, 1987), distinguiendo 30 categorías, teniendo cada una un valor de 0.633°C (el rango de temperaturas fue de 18 a 38°C). Este método se usó en vez de varianza o rango de intercuartiles, ya que éstos sólo consideran el 68 y 75 % de los ítemes, respectivamente.

Todos los valores se presentan como promedio \pm desviación estándar, a menos que se indique otra forma. El nivel de significancia fue al 5%.

RESULTADOS

I BIOLOGIA TERMICA

1- Temperaturas corporales preferenciales individuales

Los valores promedio de las temperaturas corporales se indican en la Tabla 1. Las comparaciones interespecíficas no muestran diferencias significativas ($t= 1.609$; $P>0.05$). Cabe hacer notar, que los valores de TCP de P. torquatus difieren significativamente de los valores de temperatura corporal medidas en terreno la que fue de 22.77 ± 3.97 °C ($n=12$) ($t=6.31$; $P<0.05$). Sin embargo, la temperatura corporal en terreno de P. volcanensis que es de 27.84 ± 3.37 °C ($n=31$) (Nuñez y Suffan, comm. pers.), no presenta diferencias con los valores de laboratorio ($t=0.46$; $P>0.05$).

En la misma tabla, se presentan además los registros de temperaturas en condición de agrupamiento, los que se discutirán más adelante.

TABLA 1

Temperaturas corporales preferenciales ($X \pm DS$ °C), bajo distintos tratamientos de agrupación, con (n), el número total de réplicas por tratamiento. Para cada tratamiento, se dan en la parte inferior las temperaturas mínimas y máximas registradas en laboratorio siendo (n), el total de seudoréplicas. Finalmente el nicho térmico ($X \pm DS$), con [n], el número de categorías distinguidas. Los asteriscos señalan que no existen diferencias intertratamientos por especie en las temperaturas corporales.

		Especie			
Numero de individuos por terrario		<u>P. torquatus</u>		<u>P. volcanensis</u>	
1		28.41 \pm 0.21 (15)		27.96 \pm 0.25 (10)	
		(18.4 - 35.8) (468)		(22.4 - 36.2) (228)	
		15.81 \pm 0.36 [28]		8.08 \pm 0.33 [20]	
2	*	27.25 \pm 0.27 (10)		* 26.78 \pm 0.19 (07)	
		(18.4 - 33.2) (253)		(20.8 - 31.6) (220)	
		12.44 \pm 0.36 [23]		8.53 \pm 0.33 [17]	
3	*	27.29 \pm 0.39 (10)		* 26.54 \pm 0.34 (05)	
		(19.4 - 32.2) (272)		(19.2 - 30.5) (144)	
		11.85 \pm 0.32 [21]		9.03 \pm 0.37 [16]	
4	*	27.19 \pm 0.18 (10)			
		(19.4 - 32.9) (282)		* *	
		10.85 \pm 0.33 [20]			

(* *) El análisis estadístico para el tratamiento de cuarteto de P. volcanensis no se realizó, debido a que no se obtuvieron réplicas.

La distribución de las frecuencias de TCP, con intervalos de dos grados, se presentan en las Tablas 2 y 3 para P. torquatus y P. volcanensis, respectivamente.

Un análisis comparativo interespecífico entre las distribuciones de frecuencia de las temperaturas corporales preferenciales individuales, muestra que existen diferencias significativas ($X^2=23.56$; $P<0.05$). Pristidactylus torquatus concentra el 69% de sus temperaturas entre 26 y 32°C, mientras que en el mismo rango, P. volcanensis concentra el 86.41 % de sus valores.

TABLA 2

Distribución de frecuencias de las temperaturas corporales preferenciales bajo distintos tratamientos de agrupación en Pristidactylus torquatus. La barra horizontal, indica los tratamientos que no presentan diferencias estadísticas en sus distribuciones.

Rango de TCP (°C)	Frecuencia relativa TCP (%)			
	Indiv.	Par	Trío	Cuarteto
18-19.9	0.64	1.19	0.37	0.36
20-21.9	1.92	1.19	2.94	1.77
22-23.9	5.98	7.51	7.72	7.82
24-25.9	12.82	21.74	14.34	15.96
26-27.9	22.44	31.23	36.40	34.75
28-29.9	26.07	25.69	27.57	31.56
30-31.9	20.09	10.28	9.93	6.74
32-33.9	7.27	1.19	0.74	1.06
34-35.9	2.78	0.00	0.00	0.00

TABLA 3

Distribución de frecuencias de temperaturas corporales preferenciales bajo distintos tratamientos de agrupamiento en Pristidactylus volcanensis.

Rango de TCP (°C)	Frecuencia relativa TCP (%)		
	Indiv.	Par	Trío
18-19.9	0.00	0.00	0.70
20-21.9	0.00	0.50	1.39
22-23.9	1.75	6.00	10.43
24-25.9	9.21	24.50	22.22
26-27.9	41.67	42.00	43.06
28-29.9	36.84	24.50	21.53
30-31.9	7.90	2.50	0.69
32-33.9	1.32	0.00	0.00
34-35.9	0.88	0.00	0.00
36-37.9	0.44	0.00	0.00

Los valores obtenidos de amplitud del nicho térmico, se muestran en la Tabla 1. Pristidactylus torquatus presenta una amplitud significativamente mayor que la de P. volcanensis ($t=75.33$; $P<0.05$).

En la Fig. 2 (A y B), se muestran las fluctuaciones de las temperaturas corporales a través del día bajo distintos tratamientos, para P. torquatus y P. volcanensis respectivamente. Pristidactylus torquatus presenta un

incremento continuo de su temperatura, alcanzando valores máximos (superiores a la media) previo al crepúsculo. La situación en P. volcanensis es completamente distinta. Se observa una rápida llegada a la preferencial térmica, la que es mantenida durante las horas de luz.

FIGURA 2A

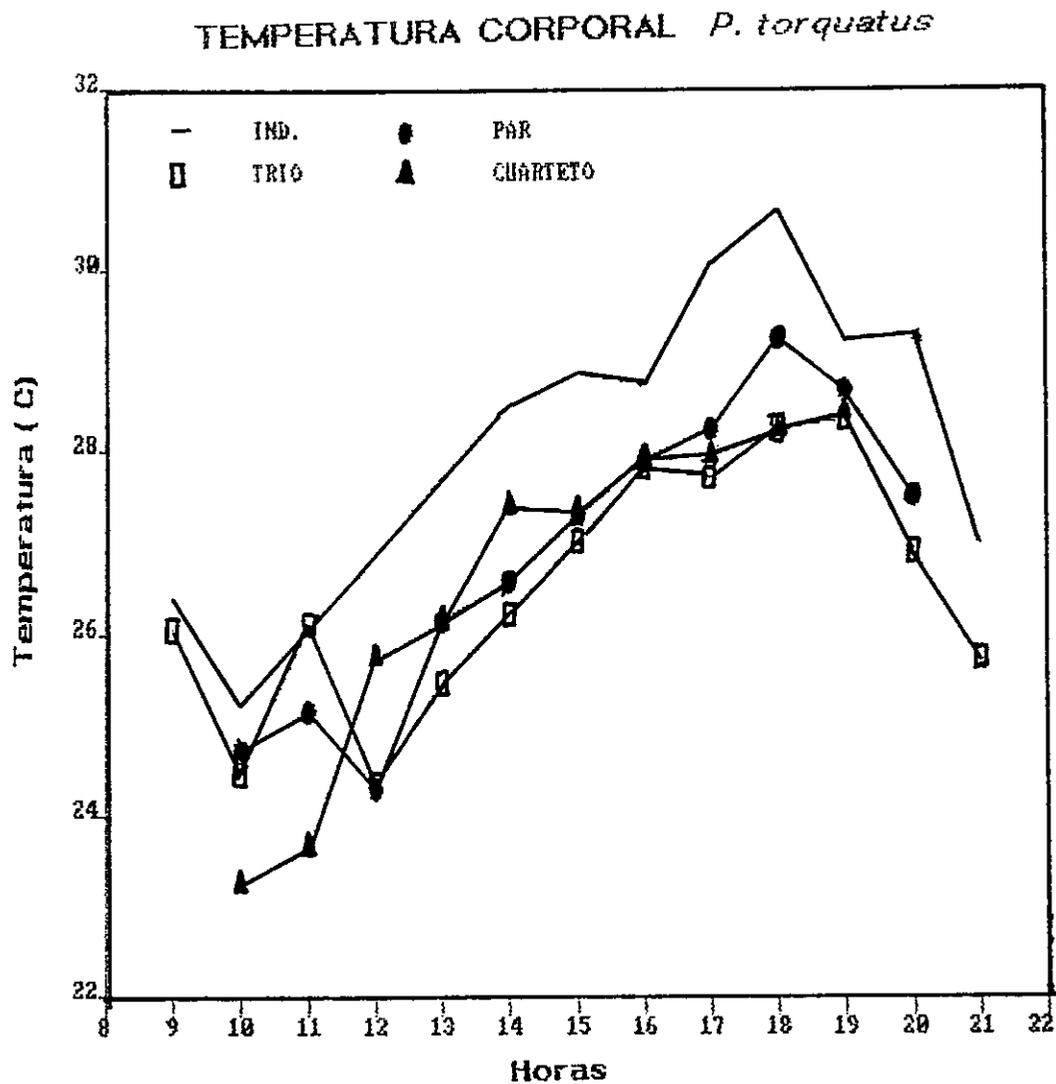


Figura 2A. Temperaturas corporales preferenciales en *P. torquatus* a través del día, en cada uno de los tratamientos. La barra oscura indica las horas de oscuridad.

FIGURA 2B

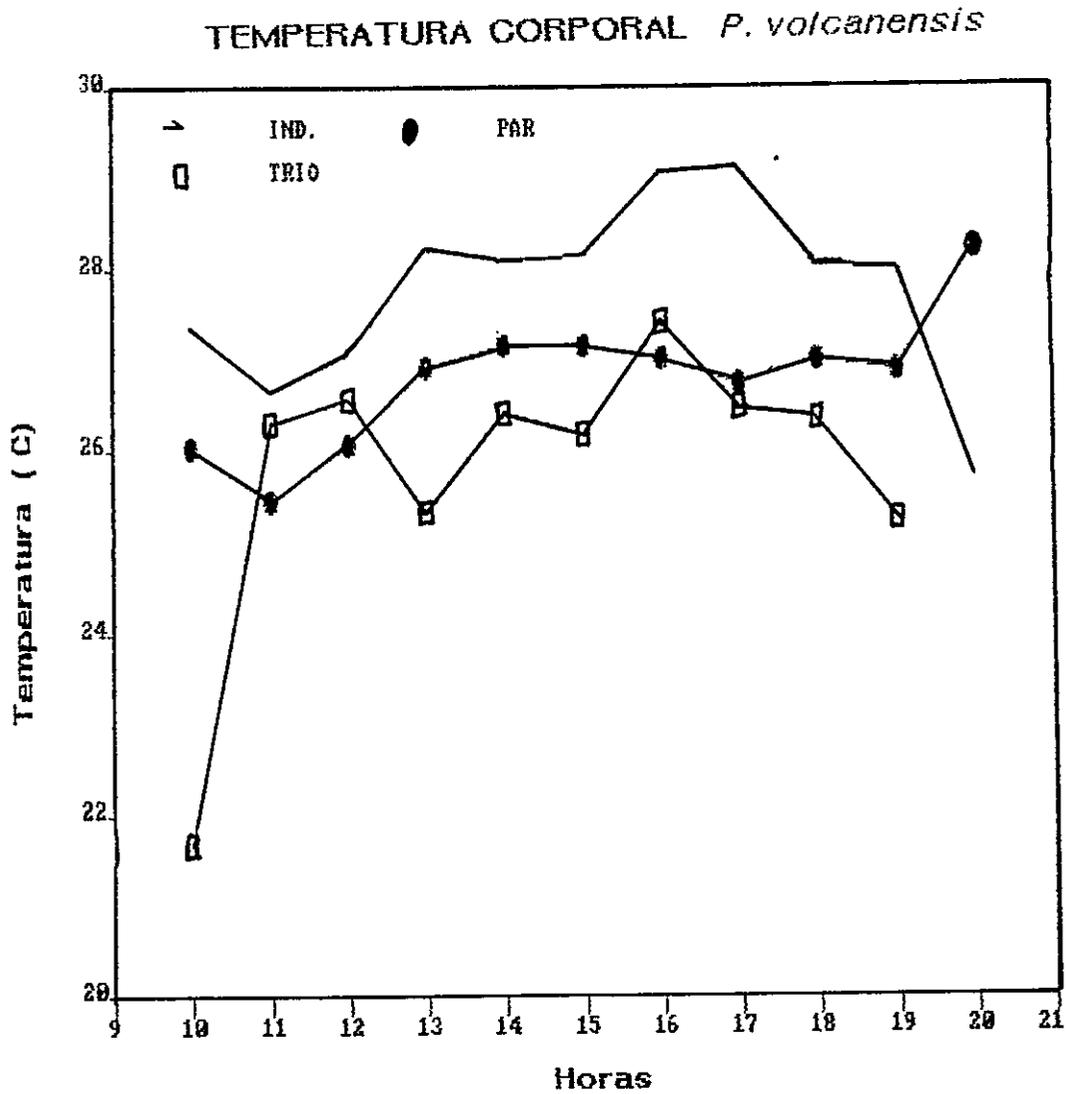


Figura 2B. Temperaturas corporales preferenciales en *P. volcanensis* a través del día, en cada uno de los tratamientos. La barra oscura indica las horas de oscuridad.

2- Uso de sustrato

En la Tabla 4 estan las temperaturas promedios de cada sector en que se dividió el terrario experimental. Existen diferencias significativas en las temperaturas de los sectores ($F=591.83$; $P<0.05$), y entre cada uno de ellos (Tukey; $P<0.05$).

TABLA 4

Temperaturas de sustrato, de cada uno de los sectores ($X \pm SD$), y el número de registros (n).

Sector	Temperatura sustrato ($^{\circ}C$)	n
1	70.99 \pm 16.57	78
2	33.94 \pm 4.13	79
3	22.18 \pm 2.23	79
4	19.99 \pm 1.65	80

Las frecuencias de uso del sustrato se presentan en las Tablas 5 y 6 para P. torquatus y P. volcanensis respectivamente, incluyéndose los resultados en condiciones de agrupamiento. En el análisis estadístico, el sector uno no fue considerado, dado la baja incidencia en su uso (<3%), aunque su utilización se indica en las Tablas.

Ambas especies tienen una selección activa del sustrato, no existiendo un uso proporcional de 33% para cada sector (P. torquatus: $X^2 = 28.67$, $P<0.05$; P. volcanensis: $X^2 = 49.66$, $P<0.05$), existiendo diferencias significativas entre las especies en el uso de los sectores ($X^2=7.09$; $P<0.05$), debido a que P. volcanensis permanece menos tiempo en el sector dos.

TABLA 5

Uso porcentual de los cuatro sectores experimentales del terrario, bajo los distintos tratamientos de agrupación en P. torquatus.

Sector	Número de individuos interactuantes			
	1	2	3	4
1	3.01	1.39	2.00	0.75
2	23.06	23.11	27.43	51.12
3	44.36	52.59	43.77	40.84
4	29.57	22.91	26.81	7.29

TABLA 6

Uso porcentual de los cuatro sectores experimentales del terrario, bbajo distintos tratamientos de agrupación, en P. volcanensis.

Sector	Número de individuos interactuantes		
	1	2	3
1	0.42	0.25	2.10
2	12.71	36.59	37.20
3	50.00	50.63	32.80
4	36.86	12.53	27.90

B- CONDICION DE AGRUPAMIENTO: Efecto de interacciones sociales intraespecíficas.

a- Temperaturas corporales preferenciales

Las temperaturas corporales preferenciales bajo distintos tratamientos de agrupación para ambas especies, se presentan en la Tabla 1. Existen diferencias significativas en TCP entre los distintos tratamientos en ambas especies (P. torquatus: $F=21.03$; $P<0.05$; P. volcanensis: $F=38.69$; $P<0.05$). Sin embargo, en ambas especies la diferencia se explica, por los valores en la condición solitaria (Tukey, $P<0.05$). Esto implica que dentro de los tratamientos de agrupación no existen diferencias significativas.

La distribución de frecuencias de las temperaturas corporales se muestran en las Tablas 2 y 3 para P. torquatus y P. volcanensis respetivamente. En P. torquatus la distribución de las temperaturas en condición solitaria difiere del resto de los tratamientos (K-S; $P<0.05$). Sin embargo, al igual que en las temperaturas preferenciales, las comparaciones entre los tratamientos de agrupación, no indican diferencias significativas. En P. volcanensis, todos los pares de interacciones presentan diferencias significativas en las distribuciones de frecuencias (K-S; $P<0.05$).

En las Figs. 2A y 2B se muestran las fluctuaciones térmicas corporales a través del día en los distintos tratamientos, para P. torquatus y P. volcanensis respetivamente. Es interesante notar que las tendencias

generales de termorregulación (esto es, la forma de las curvas), en ambas especies se mantienen, independiente del número de individuos interactuantes. En relación a las curvas termorregulatorias de P. torquatus todas presentan un sesgo negativo, además de ser platikúrticas. Una situación diferente se encuentra en P. volcanensis, respecto al sesgo de las curvas, todas son negativas, excepto la de interacción par. Por otra parte, la curva del tratamiento individual es platikúrtica, mientras que las restantes son leptokúrticas.

Los análisis de amplitud del nicho térmico también indican diferencias significativas entre los distintos tratamientos en ambas especies (P. torquatus: $F=1027$, $P<0.05$; P. volcanensis $F=420.5$, $P<0.05$). Así mismo, existen diferencias significativas entre cada uno de los tratamientos por especie (Tukey, $P<0.05$).

Una correlación simple entre amplitud del nicho y número de competidores, muestra una relación positiva y significativa en P. volcanensis ($r=0.76$; $P<0.05$), mientras que la tendencia opuesta, es decir una reducción de la amplitud del nicho térmico con el número de competidores se encuentra en P. torquatus ($r=-0.93$; $P<0.05$).

b- Uso de sustrato

Las frecuencias de uso de los distintos sectores, se encuentran en las Tablas 5 y 6 para P. torquatus y P. volcanensis respectivamente. En ambas especies se encontró una

selección activa del sustrato en los distintos tratamientos (X^2 ; $P < 0.05$), salvo en la condición de trío en P. volcanensis, donde los valores encontrados no difieren de 33% para cada sector ($X^2 = 6.0$; $P > 0.05$).

Tablas de contingencia (3 x 4) para P. torquatus y (3 x 3) para P. volcanensis, indican diferencias significativas en la frecuencia de uso de los distintos sustratos entre los diferentes tratamientos (P. torquatus: $X^2 = 34.37$; $P < 0.05$; P. volcanensis: $X^2 = 56.2$; $P < 0.05$), existiendo en esta última especie, diferencias significativas entre cada uno de los tratamientos (K-S; $P < 0.05$). Las comparaciones en P. torquatus muestran que la frecuencia de uso de sustrato en condición solitaria no presenta diferencias con el resto.

II TASAS METABOLICAS

1- GASTO METABOLICO PROMEDIO DIARIO (GMPD)

La Tabla 7 muestra los valores de las tasas metabólicas promedias diarias para ambas especies. No se observan diferencias significativas entre las especies, a ninguna de las cuatro temperaturas (t ; $P > 0.05$). Las comparaciones intertratamientos en P. torquatus, revelan diferencias significativas ($F = 30.15$; $P < 0.05$), existiendo diferencias entre todos los tratamientos (Tukey; $P < 0.05$), salvo entre 20 y 25 °C. En P. volcanensis también se encontraron diferencias entre los tratamientos ($F = 6.71$; $P < 0.05$). Sin embargo, en este caso las diferencias están determinadas por los valores

obtenidos a 15 °C (Tukey; $P < 0.05$).

TABLA 7

GASTO METABOLICO PROMEDIO DIARIO

Consumo de oxígeno promedio diario ($\bar{X} \pm DS$) a cuatro temperaturas, junto con el número de individuos medidos. Las barras verticales indican similitud en comparaciones intertratamientos por especie.

Temperatura (°C)	<u>P. torquatus</u> (ml O ₂ /g · h)	<u>P. volcanensis</u> (ml O ₂ /g · h)
15	0.066 ± 0.027 (10)	0.058 ± 0.03 (5)
20	0.126 ± 0.029 (10)	0.127 ± 0.025 (6)
25	0.155 ± 0.041 (10)	0.152 ± 0.044 (7)
30	0.212 ± 0.041 (10)	0.182 ± 0.072 (8)

La Fig. 3 (A y B) muestra los consumos de oxígeno promedio diario durante 24 horas, en P. torquatus y P. volcanensis respectivamente, a las cuatro temperaturas experimentales. Pristidactylus torquatus presenta un consumo bimodal por sobre los 20 °C, registrándose el primer máximo entre las 8:00 y 9:00. El segundo máximo ocurre entre las 19:00 y 20:00 horas. Una situación diferente se encuentra en P. volcanensis, donde se advierte una tendencia unimodal, aunque los máximos dependen de la temperatura de trabajo. A 15 °C éstos se dan aproximadamente a las 17:00 horas, a 20 °C entre las 18:00 y 19:00 horas. Finalmente, a 25 y 30 °C el máximo es matutino y ocurre entre las 8:00 y 9:00 horas.

FIGURA 3A

GASTO METABOLICO PROMEDIO DIARIO
P. torquatus

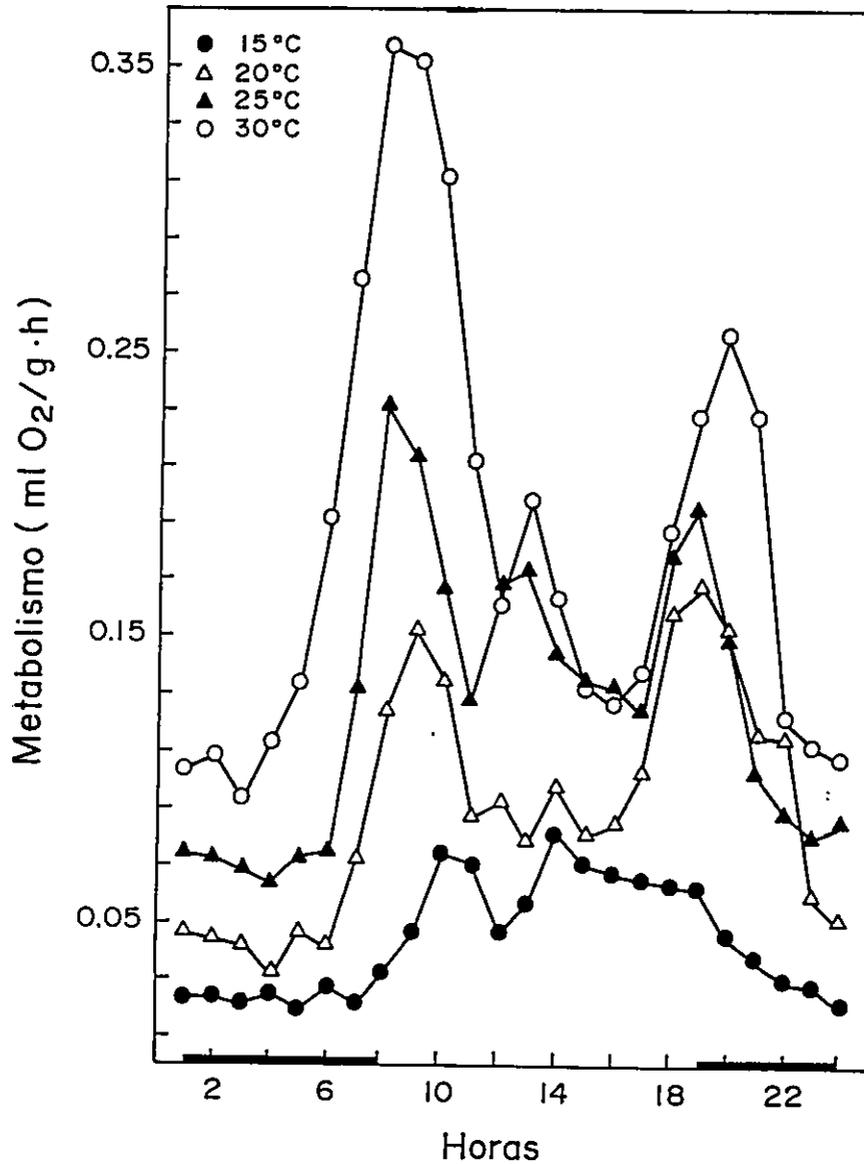


Figura 3A. Gasto metabólico promedio diario por hora en *P. torquatus*, a cuatro temperaturas. Las barras horizontales corresponden a las horas de oscuridad.

FIGURA 3B

GASTO METABOLICO PROMEDIO DIARIO
P.volcanensis

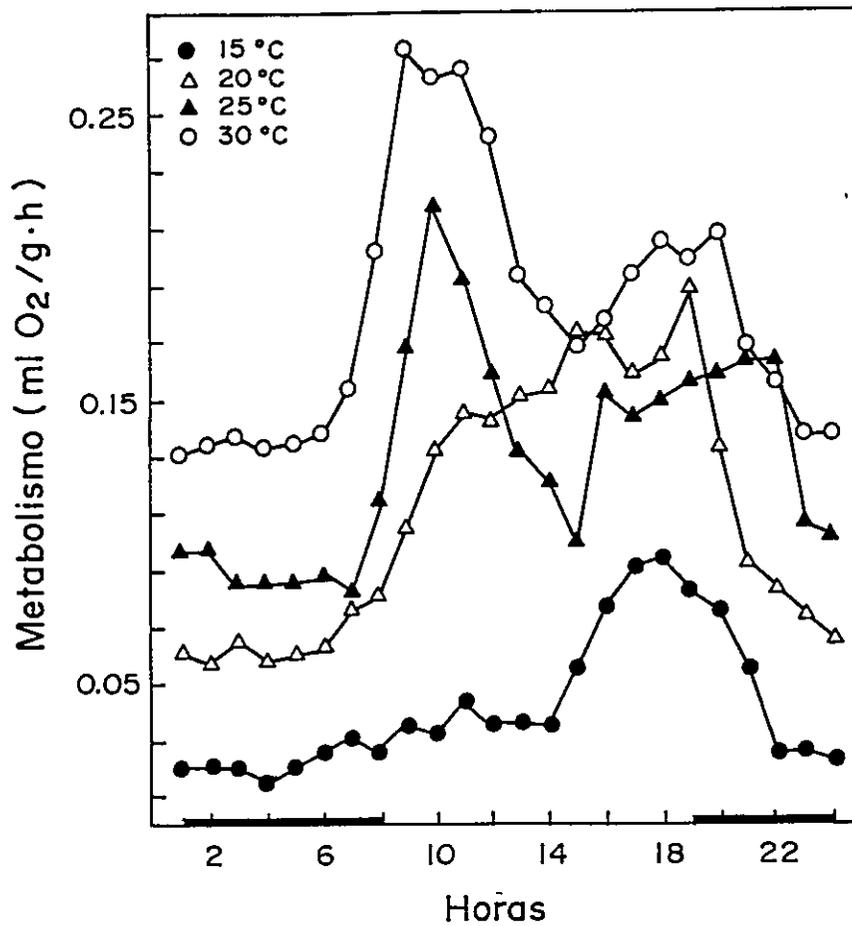


Figura 3B. Metabolismo promedio diario por hora en *P. volcanensis* a cuatro temperaturas. Las barras horizontales corresponden a las horas de oscuridad.

Para una mejor tipificación de los patrones circadianos de consumo de oxígeno, se utilizarán como referencia los datos obtenidos a 25 y 30 °C, considerando que las preferenciales térmicas corporales están cercanas a los 28 °C. Sobre esta base se podría considerar a P. torquatus como una especie con actividad bimodal, teniendo los máximos metabólicos durante las horas que siguen al amanecer y más tarde, durante el crepúsculo. En P. volcanensis también es posible hablar de una bimodalidad metabólica, aunque ésta es menos evidente que en P. torquatus. El máximo de amanecida de P. volcanensis ocurre una hora más tarde, siendo aproximadamente a las 08:30 horas. Lo mismo ocurre con el máximo de la tarde, existiendo un desfase respecto a P. torquatus de alrededor de una hora.

B- METABOLISMO DE REPOSO

Los resultados de metabolismo en reposo, esto es los valores mínimos registrados durante las horas de actividad, se encuentran en la Tabla 8. Pristidactylus volcanensis presenta valores significativamente más altos que P. torquatus (t ; $P < 0.05$), salvo a 15 °C ($t = 0.869$; $P > 0.05$). Las comparaciones intertratamientos en ambas especies señalan diferencias significativas (P. torquatus: $F = 79.1$, $P < 0.05$; P. volcanensis $F = 21.35$; $P < 0.05$), existiendo en ambos casos diferencias entre todos los tratamientos (Tukey; $P < 0.05$).

En la Tabla 8 se incluyen, los valores teóricos de

metabolismo en reposo (Ec. 1). En P. torquatus todos los valores experimentales están por debajo de lo esperado. La situación es diferente en P. volcanensis, dado que los valores obtenidos a 20 y 25 °C, son mayores que los esperados, mientras que lo inverso ocurre a 15 y 30 °C.

TABLA 8

METABOLISMO DE REPOSO

Tasas metabólicas mínimas diarias (mlO₂/g · h) (X ± DS) con el número total de datos por tratamiento (número de individuos analizados, en la tabla 5); en los distintos casos se dan los valores metabólicos esperados. O/T= relación entre los valores observados (O) y teóricos (T). Los asteriscos indican diferencias significativas (P < 0.05) entre ambas especies, a las temperaturas ambientales (Ta) indicadas.

Ta (°C)	<u>P. torquatus</u> O/T	<u>P. volcanensis</u> O/T
15	0.029 ± 0.014 (29) 0.034 0.85	0.025 ± 0.017 (14) 0.035 0.71
20	0.048 ± 0.020 (27) 0.053 0.91	0.086 ± 0.024 (17) * 0.055 1.57
25	0.066 ± 0.017 (30) 0.082 0.81	0.098 ± 0.021 (21) * 0.085 1.16
30	0.095 ± 0.017 (30) 0.127 0.75	0.123 ± 0.058 (24) * 0.132 0.93

C- METABOLISMO MEDIO MAXIMO DIURNO (MMMD)

Los resultados del metabolismo medio máximo diurno, se muestran en la Tabla 9. Las comparaciones interespecíficas a las distintas temperaturas, señalan que P. torquatus presenta consumos de oxígeno significativamente más altos que P. volcanensis (t; $P < 0.05$), salvo a 15°C donde las especies no difieren ($t = 0.817$; $P > 0.05$). El análisis intertratamientos para P. torquatus señala diferencias significativas ($F = 81.51$; $P < 0.05$), no difiriendo los valores encontrados a 20 y 25°C (Tukey; $P > 0.05$). En P. volcanensis también existen diferencias significativas entre los grupos ($F = 16.92$; $P < 0.05$), y al igual que en P. torquatus, los valores a 20 y 25°C no difieren (Tukey; $P > 0.05$).

TABLA 9

METABOLISMO MEDIO MAXIMO DIURNO

Tasas metabólicas máximas diurnas ($\bar{X} \pm \text{DS}$). En paréntesis el número total de mediciones (número de individuos analizados, en la tabla 5). Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las especies, a las temperaturas señaladas. Las barras verticales muestran similitudes en las comparaciones intertratamientos por especie.

Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	<u>P. torquatus</u> (ml O_2 / g \cdot h)	<u>P. volcanensis</u>
15	0.13 \pm 0.057 (22)	0.113 \pm 0.059 (11)
20	0.254 \pm 0.056 (20)	0.202 \pm 0.04 (14) *
25	0.309 \pm 0.097 (26)	0.228 \pm 0.23 (17) *
30	0.466 \pm 0.059 (21)	0.307 \pm 0.106 (22) *

D- METABOLISMO ESTANDAR

Los valores del metabolismo estándar se muestran en la Tabla 10. Al igual que en los datos de metabolismo de reposo, P. volcanensis presenta consumos de oxígeno significativamente más altos que los de P. torquatus (t ; $P < 0.05$), salvo a 15°C donde las especies no difieren ($t=1.83$; $P > 0.05$). Por otra parte, las comparaciones intertratamientos en cada una de las especies indican diferencias significativas (P. torquatus: $F=213.23$, $P < 0.05$; P. volcanensis: $F=24.81$, $P < 0.05$). Así mismo, en ambas especies se encuentran diferencias significativas entre los distintos tratamientos (Tukey; $P < 0.05$).

En la misma tabla, se presentan los valores teóricos de metabolismo estándar calculados a partir de la ecuación 1. Pristidactylus torquatus tiene consumos cercano a lo esperado a 20 y 25°C , mientras que P. volcanensis presenta valores (entre 17 y 34%) mayores que lo esperado entre 20 y 30°C . Por último, en ambas especies los valores obtenidos de metabolismo a 15°C , son menores que los esperados. Sin embargo, P. torquatus se acerca más a lo esperado que P. volcanensis.

TABLA 10

METABOLISMO ESTANDAR

Tasas metabólicas mínimas nocturnas (ml O₂/g · h) (X ± DS) con el número total de datos por tratamiento (número de individuos analizados, en la tabla 5); en los distintos casos se dan los valores metabólicos esperados. O/T= relación entre los valores observados (O) y teóricos (T). Los asteriscos indican diferencias significativas (P < 0.05) entre las especies, a las temperaturas (Ta) indicadas.

Ta (°C)	<u>P. torquatus</u>		<u>P. volcanensis</u>	
		O/T		O/T
15	0.021 ± 0.006 (25) 0.025	0.84	0.017 ± 0.008 (12) 0.026	0.66
20	0.040 ± 0.010 (29) 0.038	1.04	0.053 ± 0.013 (18) *	1.34
25	0.061 ± 0.011 (30) 0.059	1.03	0.081 ± 0.019 (21) *	1.32
30	0.086 ± 0.011 (30) 0.092	0.94	0.111 ± 0.054 (24) *	1.17

E- METABOLISMO MEDIO MAXIMO NOCTURNO (MMMN)

Finalmente, en la Tabla 11 están los resultados de los consumos de oxígeno máximos durante la noche. En este caso, las comparaciones interespecíficas presentan resultados distintos a los anteriores, encontrándose que P. torquatus tiene consumos significativamente más altos que P. volcanensis (t=2.85; P<0.05) sólo a 30°C. El resto de las comparaciones muestran similitudes entre las especies (t; P> 0.05).

Las comparaciones entre los tratamientos de P. torquatus muestran diferencias significativas (F= 18.62; P<0.05). Al

igual que los resultados de máximos diurnos, se registran diferencias entre los consumos a 20 y 25 °C (Tuckey; $P > 0.05$). En *P. volcanensis* también existen diferencias significativas entre los tratamientos ($F=7.44$; $P < 0.05$), siendo los valores a 15 °C los que difieren del resto (Tuckey; $P < 0.05$).

TABLA 11

METABOLISMO MEDIO MAXIMO NOCTURNO

Tasas metabólicas medias máximas nocturnas ($\bar{X} \pm DS$). En paréntesis el número total de mediciones (número de individuos analizados, en tabla 5). Los asteriscos indican diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las especies, a las temperaturas señaladas. Las barras verticales muestran similitudes en las comparaciones intertratamientos por especie.

Ta (°C)	<i>P. torquatus</i> (mlO ₂ /g · h)	<i>P. volcanensis</i>
15	0.071 ± 0.04 (14)	0.100 ± 0.065 (10)
20	0.231 ± 0.09 (18)	0.200 ± 0.064 (14)
25	0.189 ± 0.086 (26)	0.229 ± 0.103 (16)
30	0.329 ± 0.144 (21)	0.227 ± 0.061 (19) *

La energía disponible para realizar actividades, determinada a través de la diferencia entre metabolismo mínimo y medio máximo, diurno y nocturno, para ambas especies se presenta en la Tabla 12. Es posible ver que *P. torquatus* en la gran mayoría de las condiciones presentadas, tiene mayor expansividad metabólica que *P. volcanensis*.

TABLA 12

Expansividad metabólica (ml O₂/g·h) de ambas especies: 1-diurna (MMMD- M. de Reposo), 2-nocturna (MMMN- M. Estandar) y 3-total (MMMD- M. Estandar).

Ta (°C)	<u>P. torquatus</u>			<u>P. volcanensis</u>		
	1	2	3	1	2	3
15	0.101	0.050	0.109	0.088	0.083	0.096
20	0.206	0.191	0.214	0.116	0.146	0.149
25	0.243	0.128	0.248	0.130	0.148	0.147
30	0.371	0.243	0.380	0.184	0.116	0.196

El efecto de las temperaturas sobre los consumos de oxígeno, expresados a través del Q₁₀, se presentan en las Tablas 13 y 14, para P. torquatus y P. volcanensis respectivamente. En ambas especies y bajo todas las condiciones metabólicas presentadas, es claro que la mayor sensibilidad térmica está entre 15 y 20 °C, siendo más evidente en P. volcanensis. A mayores temperaturas, el metabolismo se hace más insensible, particularmente en P. volcanensis. En ambos caso los valores de Q₁₀ calculados entre 15 y 30 °C se encuentran entre la mayor parte de los resultados dados para los procesos biológicos, es decir entre 2.0 y 2.5 (Cossins y Bowler, 1987).

TABLA 13

Estimación de Q_{10} , para las cinco determinaciones metabólicas en P. torquatus, entre 15 y 30 °C.

	15-20	20-25	25-30	15-25	15-30
TMPD	3.6	1.5	1.8	2.4	2.2
REPOSO	2.7	1.9	2.1	2.3	2.2
MMMD	3.8	1.5	2.3	2.4	2.4
ESTANDAR	3.6	2.3	2.0	2.9	2.6
MMMN	10.5	1.5	3.0	2.7	2.8

TABLA 14

Estimación de Q_{10} , para las cinco determinaciones metabólicas en P. volcanensis, entre 15 y 30 °C.

	15-20	20-25	25-30	15-25	15-30
TMPD	4.8	1.4	1.4	2.6	2.2
REPOSO	11.7	1.3	1.6	3.9	2.9
MMMD	3.2	1.3	1.8	2.0	2.0
ESTANDAR	9.6	2.4	1.8	4.8	3.5
MMMN	4.0	1.3	1.0	2.3	1.7

III EVAPORACION

Los resultados de evaporación se muestran en la Tabla 15. En las comparaciones interespecíficas de pérdida de agua, no se encontraron diferencias significativas, en ninguno de los tratamientos (t ; $P > 0.05$). Por otra parte, las comparaciones a nivel intertratamientos por especies, muestran diferencias entre los distintos tratamientos (P. torquatus $F = 12.36$, $P < 0.05$; P. volcanensis $F = 8.93$, $P < 0.05$).

En P. torquatus las diferencias se encuentran entre los tratamientos a 25°C pulmonar vs pulmo-cutánea. Además entre la pérdida de agua pulmo-cutánea a 25°C y pulmonar a 30°C , y entre los tratamientos de evaporación pulmo-cutáneas a 25 y 30°C (Tukey, $P < 0.05$). Pristidactylus volcanensis tiene diferencias entre los tratamientos de evaporación pulmonar y pulmo-cutánea tanto a 25 como a 30°C (Tukey, $P < 0.05$).

Cabe hacer notar que existe un incremento en el porcentaje de pérdida de agua pulmonar en P. torquatus con el aumento de temperatura, mientras que en P. volcanensis este porcentaje se mantiene constante.

TABLA 15

Evaporación pulmonar (P) y pulmo-cutánea (PC) expresados como $X \pm DS$ (mg/ g • h), de ambas especies a dos temperaturas. En paréntesis, número de datos considerados/número de individuos medidos. Finalmente el porcentaje de pérdida de agua pulmonar en relación a la pérdida pulmo-cutánea.

Ta (°C)	Tratamiento	Evaporación (ml H ₂ O/g • h)	
		<u>P. torquatus</u>	<u>P. volcanensis</u>
25	P	0.725 ± 0.474 (38/14)	0.759 ± 0.359 (15/6)
	PC	1.48 ± 0.883 (50/16)	1.703 ± 1.040 (19/7)
	% P/PC	48.99	44.57
30	P	1.113 ± 0.592 (37/11)	0.963 ± 0.537 (24/8)
	PC	1.635 ± 0.774 (35/16)	2.225 ± 1.581 (34/11)
	% P/PC	68.07	43.28

El valor teórico de evaporación, de acuerdo con la ecuación 2, para P. torquatus con un peso promedio de 28.1 g, corresponde a 0.939 mg/g•h. Considerando un promedio de evaporación pulmo-cutánea a 25 y 30 °C de 1.56 mg/g•h, los valores experimentales son un 66% más altos que el teórico. En el caso de P. volcanensis con un peso promedio de 23.8 g el valor esperado de evaporación corresponde a 0.983 mg/g•h. El valor promedio de pérdida de agua pulmo-cutánea a 25 y 30 °C es de 1.964 mg/g•h, siendo un 99 % más alto que lo esperado.

En la Tabla 16 se señala el calor perdido por evaporación en cada uno de los tratamientos, para cada especie. En la determinación de la relación entre calor producido y perdido, se utilizaron los datos de pérdida pulmo-cutánea y el consumo

de oxígeno en reposo a 25 y 30 °C. En ambas especies, la pérdida de calor por esta vía supera en un 100 % al calor producido por el metabolismo.

TABLA 16

Calor disipado en cada uno de los tratamientos de evaporación, expresado como cal/g·h. En el caso de la pérdida de calor pulmo-cutánea, se hace la comparación con la ganancia de calor metabólico en reposo a las temperaturas indicadas, expresándose el porcentaje de calor disipado por evaporación (Qd) en relación al calor producido por metabolismo (Qm).

Ta	Trat.	% Qd/Qm		% Qd/Qm	
(°C)		<u>P. torquatus</u>		<u>P. volcanensis</u>	
25	P	0.421		0.440	
	PC	0.860/0.316	(272)	0.988/0.468	(211)
30	P	0.646		0.559	
	PC	0.948/0.454	(209)	1.305/0.588	(222)

IV RITMOS DE ACTIVIDAD

A- Índice de actividad (nx)

En ambas especies, el análisis intraespecífico de los índices porcentuales de actividad diurna vs nocturna, mostró patrones similares. Los porcentajes-hora día/noche señalan una mayor actividad diurna en ambas especies (P. torquatus: Z= 3.33; P<0.05; P. volcanensis: Z= 4.06; P<0.05).

Sin embargo, en las comparaciones interespecíficas de los porcentajes de actividad durante las horas de luz, P.

volcanensis muestra valores significativamente más altos que los de P. torquatus ($Z= 2.17$; $P<0.05$), situación que se revierte durante la noche, donde P. torquatus presenta mayores porcentajes de actividad ($Z= 3.15$; $P< 0.05$). Estas tendencias se muestran en la Fig. 4, como porcentajes del total diario de actividad. Pristidactylus torquatus inicia sus actividades alrededor de dos horas antes que P. volcanensis, alcanzando su máximo entre las 0700 y 0800 h (al finalizar la fase oscura), y declinando a través del día. Pristidactylus volcanensis registra su máxima actividad alrededor del medio día, con un descenso abrupto luego del inicio de la fase oscura, a valores menores que 1%.

FIGURA 4

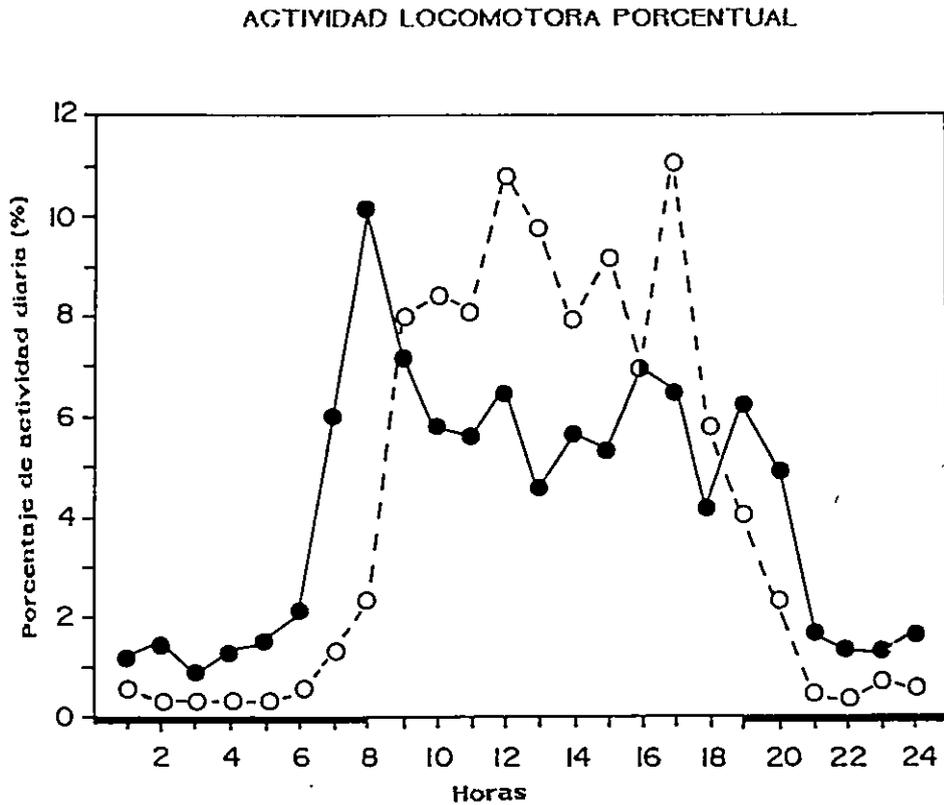


Figura 4. Porcentaje de la actividad total diaria de seis individuos de *P. torquatus* (círculos llenos) y de cuatro *P. volcanensis* (círculos abiertos). Círculos semi-llenos señalan sobreposición de los valores. La barra horizontal representa las horas de oscuridad. Cada punto corresponde al promedio obtenido en cada especie.

B- Actividad acumulada

Las frecuencias de actividad acumulada para ambas especies, se muestran en la Fig. 5. Pristidactylus volcanensis concentra alrededor de un 90% de su actividad total durante la fase lumínica, mientras que P. torquatus registra sólo un 65% de ésta en igual período. Las ecuaciones de regresión de actividad acumulada vs horas de luz son:

$$Y = -20.96 + 5.82 X \text{ (} r= 0.99; P<0.05 \text{) en } \underline{P. torquatus} \text{ y}$$

$$Y = -65.26 + 8.83 X \text{ (} r= 0.99; P<0.05 \text{) en } \underline{P. volcanensis}.$$

Los coeficientes de regresión son significativamente distintos ($t=23.18; P< 0.05$). Así mismo, la relación entre las pendientes de P. volcanensis / P. torquatus fue de 1.52, indicando que el incremento acumulativo durante el día en P. volcanensis es de un 50% mayor que el observado en P. torquatus.

Con el fin de determinar el rango de actividad temporal interespecífico, se usó la actividad acumulada entre el 5 y 95%. Como lo muestra la Fig. 5, P. volcanensis cubre este rango en 11 horas (entre 0800 y 1900 h), mientras que P. torquatus lo realiza en 17 horas (entre 0400 y 2100 h).

FIGURA 5

FRECUENCIA ACUMULADA DE ACTIVIDAD

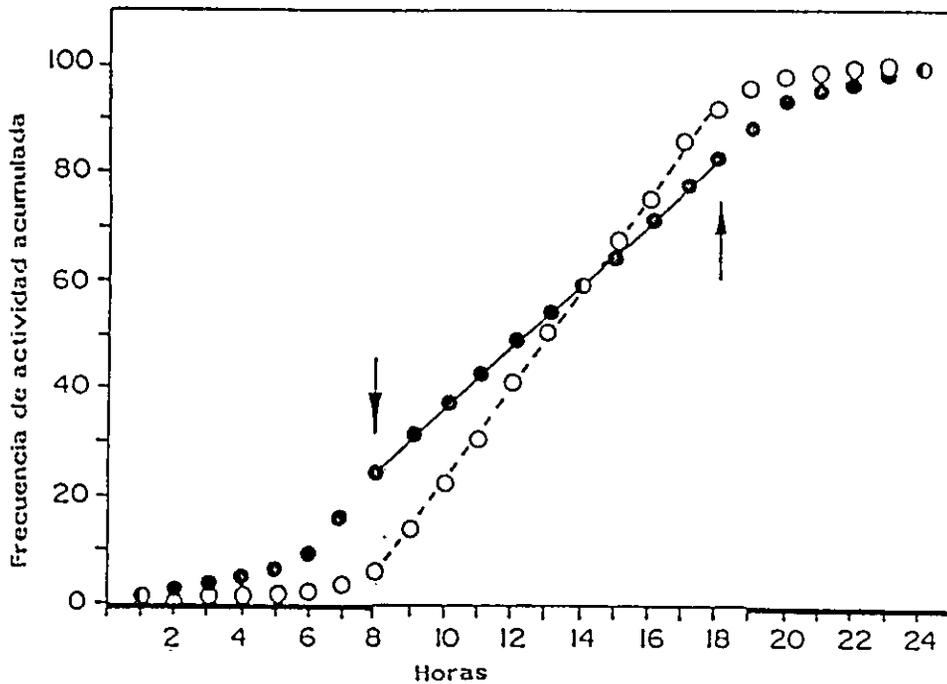


Figura 5. Frecuencia de actividad acumulada en ambas especies de *Pristidactylus* durante 24 horas. Las flechas delimitan el rango de valores utilizados en el análisis de regresión. Los símbolos son los mismos utilizados en la Fig. 4, donde también se encuentra el número de individuos medidos por especie.

C- Intensidad de actividad

Siguiendo los resultados de la actividad porcentual diaria, ambas especies presentan intensidades de actividad ajustadas por el peso corporal, significativamente mayores durante las horas de luz (P. torquatus: $F= 31.15$, $P<0.05$; P. volcanensis: $F=119$, $P<0.05$). Así mismo, durante esta fase P. volcanensis muestra mayores valores que P. torquatus ($F= 35.34$; $P<0.05$). Sin embargo, durante la fase oscura no se detectaron diferencias entre ambas especies ($F= 1.85$; $P<0.05$). Estas tendencias se ilustran en la Fig. 6.

FIGURA 6

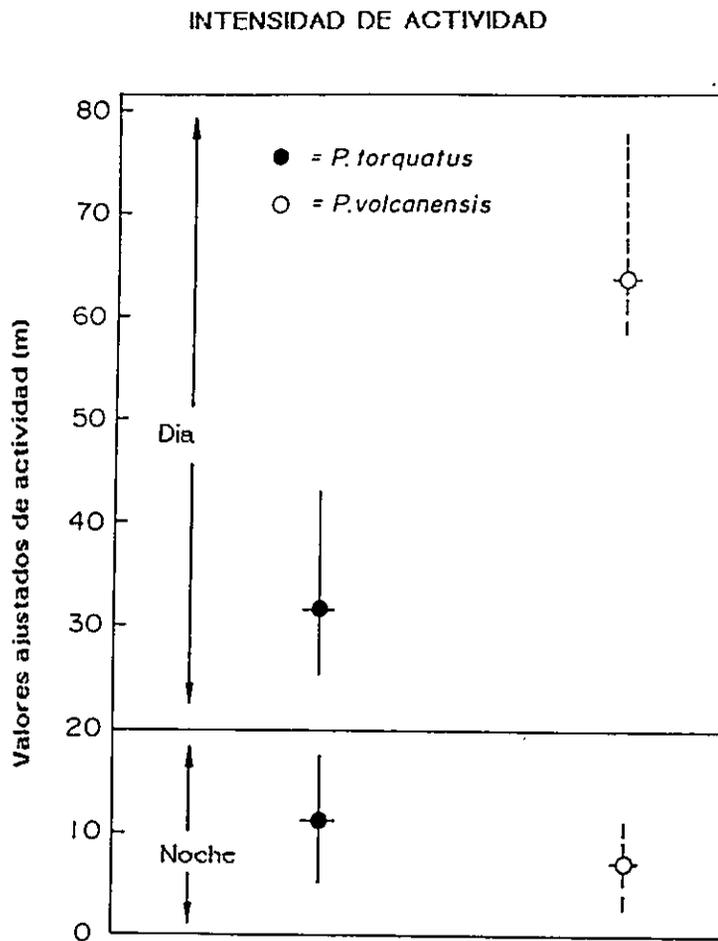


Figura 6. Intensidad de actividad ajustada por la masa corporal, en ambas especies de *Pristidactylus*, durante las horas de luz y oscuridad. Símbolos (y número de individuos medidos) como en la Fig. 4, representan promedios y las líneas verticales el rango de valores.

DISCUSION

I TEMPERATURAS CORPORALES PREFERENCIALES Y SELECCION DE SUSTRATO

A- CONDICION SOLITARIA

El punto central de la biología térmica de reptiles son las temperaturas corporales. Una forma de determinar las reales capacidades adaptativas térmicas de las especies, es a través de los estudios de laboratorio. En el caso analizado, independiente del ambiente térmico en que residen las especies, los resultados indican que éstas no presentan diferencias significativas en las temperaturas corporales preferenciales, lo que puede interpretarse como un apoyo al planteamiento estático. Esto significa que al menos en este género este carácter sería conservativo, y relativamente insensible a los cambios ambientales, manifestándose en la mantención por parte de P. volcanensis de una preferencial térmica corporal de 28 °C a pesar de su hábitat.

Si sólo se utilizaran los datos de temperaturas corporales medidas en terreno, la tendencia sería apoyar el planteamiento lábil, ya que P. torquatus, por residir en condiciones de escasos recursos térmicos presenta bajas temperaturas de terreno, mientras que P. volcanensis, residente de un medio sin restricciones térmicas, tiene temperaturas de terreno similares a las de laboratorio.

Por otra parte, comparaciones de las temperaturas de

Pristidactylus con las del género chileno Liolaemus, reafirman el planteamiento de rigidez evolutiva. Fuentes y Jaksic (1979) determinaron que las temperaturas corporales de algunos Liolaemus en terreno estaban alrededor de los 35 °C. Asi mismo, Valencia y Jaksic (1981) reportan una temperatura de 35 °C para L. nitidus tanto en terreno como en laboratorio. Sumado a esto, las preferenciales térmicas de Liolaemus simpátridas de ambas especies de Pristidactylus (datos no publ.), resultan ser significativamente más altas, siendo de 33°C para los Liolaemus de Vilches y de 35 °C para las especies de El Volcán, comparadas con 28°C en los Pristidactylus estudiados.

Esto sugiere además que el tipo de habitat de origen del género Pristidactylus difiere del de Liolaemus, en relación a los costos impuestos para la termorregulación. Dada la baja temperatura preferencial del género en estudio, su origen sería de zonas con bajos recursos térmicos, probablemente bosques, como ha sido planteado por Cei (1986). La probabilidad de este origen se ve reforzada, si se considera que existe una relación entre temperatura corporal, y conducta de termorregulación y habitat, es decir especies heliotérmicas son más termófilas ($T_b > 28^\circ\text{C}$) y son de habitat más cálidos, que las criptozoicas ($T_b < 28^\circ\text{C}$) (Bennett y John-Alder, 1987).

Sin embargo, a pesar de las similitudes en TCP en las especies estudiadas, existen diferencias importantes tanto en la forma como se adquiere y mantiene la temperatura corporal

como en las amplitudes del nicho térmico. Estos resultados se ajustan a lo esperado según el plantamiento lábil, es decir, las características señaladas están de acuerdo con la disponibilidad de los recursos térmicos, de los hábitats de cada especie, y no debido a otros factores tales como tamaños corporales. Por ejemplo Huey (1974), demuestra que una misma especie presenta distintos patrones de fluctuaciones térmicas diarias en función de la disponibilidad de recursos térmicos.

En este trabajo, vemos que P. torquatus sube lentamente su temperatura durante la mañana, en forma similar a la descrita para especies de bosques, que constituyen hábitat de altos costos para la termorregulación (Huey, 1974). Una vez alcanzada la preferencia térmica, la temperatura continúa aumentando, lo que implicaría mecanismos fisiológicos que favorecen el almacenamiento de calor (Schmidt-Nielsen, 1986), facilitando la extensión de la actividad.

Por su parte, P. volcanensis alcanza rápidamente su temperatura preferencial, regulando finamente en torno a ésta durante el día. Se aprecia sin embargo, una leve tendencia de incrementar TCP previo al crepúsculo, lo que podría considerarse un carácter ancestral. En esta especie no sería necesario ajustes fisiológicos, para incrementar el almacenamiento de calor, ya que las condiciones de terreno favorecen una mantención de la actividad.

En relación a la teoría de nicho, Levins (1968) plantea que es probable encontrar mayor amplitud de nicho en ambientes

incierto, como por ejemplo donde los recursos utilizados están en baja densidad, lo que correspondería a la situación de P. torquatus. La estenotermia de P. volcanensis, sería producto (entre otros posibles factores), de encontrarse en un medio de bajos costos para la termorregulación, en este caso, con alta disponibilidad de parches térmicos.

Por otra parte, se ha establecido que existe una relación entre eurotopía y euritermia (Ruibal y Philibosian, 1970; Jackson, 1974), lo que explicaría en parte la amplia distribución geográfica de P. torquatus, comparado con el resto de los Pristidactylus chilenos y en este caso particular, con P. volcanensis (Velo y Navarro, 1988). Así mismo, esta euritermia sumada a un probable almacenamiento de calor, podría además, permitir ampliar los horarios de actividad diaria, a pesar de que no existan parches térmicos favorables (ver Fig. 4).

Finalmente, estudios en Anolis originario de bosques, indican que las especies que radiaron secundariamente hacia la ocupación de zonas más áridas, presentan estenotermia corporal (Huey y Webster, 1975). La similitud con los resultados en Pristidactylus, apoyaría la hipótesis de Lamborot y Díaz (1987), respecto a que P. volcanensis habría derivado hacia la ocupación de matorrales, producto del deterioro de bosques de Nothofagus.

En relación a las características conductuales de la termorregulación, se observa en ambas especies una selección

activa del sustrato, bajo las restringidas condiciones de laboratorio. Sin embargo, resulta inesperado que P. volcanensis, siendo la especie residente de un medio con mayores temperaturas, use con mayor frecuencia sustratos más fríos, en comparación con P. torquatus.

En el género Sceloporus, existen evidencias de que las características térmicas del sustrato son conservadas (Crowley, 1985; Adolph, 1990). Esto podría explicar que a pesar de las diferencias detectadas, ambas especies usen con mayor frecuencia los sitios cuyas temperaturas están entre los 18 y 23 °C, valores que caen en el rango de las temperaturas de sustrato registradas en terreno para P. torquatus (19.4 ± 3.5 °C). Así mismo, el hecho que P. torquatus utilice con una frecuencia poco esperada los sitios más cálidos, sería consecuencia de su euritermia corporal y de mecanismos de almacenamiento de calor.

Finalmente, cabe hacer notar, que no se observa una relación clara entre la temperatura corporal y la del sustrato seleccionado en ambas especies. Esto hace suponer, un importante control fisiológico de la transferencia de calor. De las gráficas de TCP vs/ hora, es posible pensar que P. volcanensis tiene mayores velocidades de calentamiento, por su capacidad para alcanzar rápidamente el óptimo térmico. Sin embargo, no existen evidencias claras respecto a una relación entre capacidad de cambio de temperatura corporal y habitat o TCP (Bartholomew, 1982).

B- CONDICION DE AGRUPAMIENTO

Las interacciones sociales afectan diversos aspectos de la termorregulación en ambas especies. Primero, bajo las condiciones experimentales, la temperatura corporal promedio disminuye. Sin embargo, este cambio es independiente del número de individuos cuando hay más de uno. Así, cuando los recursos térmicos son escasos, los individuos se interfieren en la adquisición de una temperatura adecuada.

Datos preliminares en P. torquatus, obtenidos en interacciones de pares, bajo las mismas condiciones experimentales, pero con dos fuentes térmicas (sector uno y cuatro), indican que la preferencial térmica de ambos individuos es similar a la obtenida en condición solitaria. Esto sugiere que el espacio per se, no es el limitante en la adquisición de TCP, sino la disponibilidad de recursos térmicos.

Huey (1982) propone que los competidores pueden abandonar la termorregulación o alterar su "set point" térmico. En este caso los resultados obtenidos se ajustarían a la segunda alternativa, dada la ausencia de relación entre TCP y el número de competidores por sobre uno. Bradshaw (1986) propuso una red neurológica hipotética de termorregulación, que incluye dos tipos de respuestas conductuales, a bajas y altas temperaturas. De acuerdo con esto, Pristidactylus estaría utilizando el punto de regulación bajo durante la competencia. Tal disminución puede producir entre otros efectos una reducción en los consumos de oxígeno, y consecuentemente un

ahorro de energía y de menores demandas por alimento.

La reducción de TCP observada en interacciones intraespecíficas no concuerda con los resultados de De Witt (1967) y de Engbretson y Livezey (1972) en reptiles y con los de Gatten y Hill (1984) en anfibios. En tales trabajos el tiempo utilizado para determinar el efecto de las interacciones, fue relativamente corto. Es posible que al inicio de los encuentros, un incremento de TCP sea consecuencia de un aumento metabólico producto de la agresión (Engbretson y Livezey, 1972). El incremento térmico reportado en estos trabajos, es entre dos a tres grados. Esta alza térmica producto del metabolismo, no parece improbable, considerando que la temperatura de los lagartos del presente estudio después de 24 horas de registros metabólicos, fluctuó entre 0.73 y 1.5°C por sobre la temperatura del baño termorregulado, sin que mediara una situación de estrés, como interacciones sociales agresivas.

Así mismo, registros de interacciones durante 12 días en Sphenomorphus kosciuskoj en un área restringida, indicó que los despliegues y combates fueron máximos durante el primer día, decayendo posteriormente consecuencia entre otras, por establecimiento de jerarquías (Done y Heatwole, 1977). De ocurrir tales conductas en los estudios de termorregulación, se espera que la temperatura corporal promedio baje, con un incremento de la varianza, debido a que no todos los individuos termorregularían adecuadamente. Regal (1970),

encontró que dos lagartos bajo condiciones experimentales térmicas restringidas, establecen jerarquías donde el dominante limita el acceso a la fuente térmica al subordinado.

Es interesante que a pesar de las diferencias mencionadas en condición de competencia, los patrones diarios de termorregulación se mantienen, no siendo afectados por el número de individuos.

Las interacciones intraespecíficas también modifican la amplitud del nicho térmico en ambas especies. Sin embargo, los resultados para ambas difieren. En P. volcanensis el incremento en la amplitud del nicho concuerda con la teoría de competencia intraespecífica (Pianka, 1982). Sin embargo, la disminución registrada en P. torquatus sería el resultado de su historia térmica. En un bosque, la disponibilidad de recursos térmicos es baja, y probablemente la competencia por estos es alta. Una alternativa para contrarrestar esta situación, es disminuir el rango de temperaturas corporales. De ser esto cierto, la amplitud del nicho térmico no solamente estaría modulada por la competencia, sino que también por la historia térmica de las especies.

Se han señalado conductas territoriales para P. volcanensis (Nuñez y Suffan, com. pers.) y P. torquatus (Leal, 1974). Esto se corrobora tanto por las modificaciones en TCP como por la amplitud de nicho. Tales cambios en condiciones naturales deberían evitarse ya que procesos como adquisición de alimento, apareamiento, etc, se afectarían negativamente, y

una alternativa sería a través del establecimiento de territorios.

Otro aspecto modificado por las interacciones intraespecíficas es el uso del espacio. La tendencia a permanecer más tiempo en sectores más cálidos al aumentar el número de competidores, podría ser explicado por un establecimiento de jerarquías, lo que llevaría a que los subordinados utilicen los espacios subóptimos o incluso letales (Regal, 1970), en este caso los más cálidos.

Es posible esperar que otro mecanismo de transferencia de calor tal como evaporación, adquiriera importancia a fin de disminuir el exceso de calor ganado por el uso de secciones cálidas. No existen razones para creer que esto ocurrió en el presente trabajo, pero durante los experimentos siempre existió agua ad libitum, lo que facilita la evaporación pulmocutánea. Otra posibilidad es un cambio en las características vasomotoras debido a estrés, como se ha registrado en condición de hipoxia en Iguana iguana (Hicks y Wood, 1985).

C- CONCLUSION DEL TOPICO

Los resultados del análisis de las preferencias térmicas corporales indican que existe una tendencia conservadora dentro del género, y que la tasa de evolución de este carácter es baja, manifestándose incluso en la mantención de las características térmicas del sustrato utilizado. Sin embargo, el resto de los caracteres se modifican de acuerdo con el tipo

de habitat. Por ejemplo, la forma de adquirir y mantener TCP difiere en ambas especies. Pristidactylus torquatus presenta las características propias de las especies residentes de bosques (altos costos de termorregulación).

Las diferencias ya mencionadas, hacen pensar que P. volcanensis presenta cambios incipientes, y que a futuro en términos evolutivos, dada la diferencia en los rangos normales de temperatura de actividad, las medias lleguen a presentar diferencias estadísticamente significativas. Esta especie, probablemente tendría un desplazamiento de sus temperaturas preferenciales hacia el límite superior de los Pristidactylus chilenos.

Los resultados de las interacciones sociales, también reafirman la proposición de que los caracteres térmicos son conservados. De lo contrario, frente a una situación de competencia, donde en condiciones experimentales es posible obtener resultados a corto plazo, era esperable una diferenciación de las especies. Sin embargo, ambas especies tuvieron una baja en preferencial térmica, la que no difirió entre ellas. En este caso, la historia térmica más que el ambiente parece determinar el tipo de respuestas. Dentro de este marco, los datos de amplitudes térmicas sólo reflejan la flexibilidad de esta compleja variable, temperatura corporal.

II TASAS METABOLICAS

Los valores similares en los gastos metabólicos promedios diarios de ambas especies, a las cuatro temperaturas de trabajo, hacen pensar que la "maquinaria" fisiológica o incluso celular de producción de calor de un Pristidactylus, tendría un presupuesto energético establecido de funcionamiento diario (a una temperatura dada), poco flexible en términos evolutivos. Es decir, es altamente conservado, manteniéndose enmarcado en límites rígidos, cuyo funcionamiento se hace independiente de las condiciones ambientales naturales de las especies, apoyando así el planteamiento estático.

Ejemplos similares, lo constituyen las comparaciones de los gastos metabólicos de terreno de lagartos simpátridas de distintos géneros, que difieren marcadamente en sus ritmos circadianos de actividad, pero no en sus valores energéticos (Nagy y Degen, 1988; Nagy y Knight, 1989). Todo esto resulta válido, considerando que en pequeños mamíferos, las tasas metabólicas promedio diarias resultan ser un buen estimador del gasto metabólico de terreno (Ebensperger et al., 1990).

Sin embargo, esto no implica que no exista una distribución de los gastos totales diarios, tendientes a la optimización de las funciones vitales en concordancia con los factores ambientales. En ambas especies se aprecia una tendencia bimodal en los consumos de oxígeno (fundamentalmente a 25 y 30°C) a través del día, aunque existen diferencias en

las horas en las cuales ocurren los mayores gastos. Los máximos del amanecer y el crepúsculo de P. torquatus, apoyarían la proposición de restricción de la actividad en un bosque, impuesta por la depredación asociado a la baja disponibilidad de recursos térmicos (Huey, 1982). Estos máximos metabólicos están indicando que probablemente la actividad de forrajeo activo se desarrollaría a dichas horas, siendo los individuos capaces de moverse a bajas temperaturas ambientales. Durante las bajas metabólicas diurnas, los lagartos se encontrarían en una situación de reposo o de asoleamiento oculto.

En el caso de P. volcanensis, los gastos máximos ocurren durante la mañana. Probablemente, dada la disponibilidad de parches térmicos en la zona de matorral, la presión de depredación no resulta ser un factor que demande usar el espacio temporal térmicamente desfavorable, y la actividad de forrajeo sería matutina.

Otra forma de analizar la asignación diferencial del gasto promedio diario, fue a través de las determinaciones de metabolismo de reposo y estándar. Se encontró que P. torquatus, presenta valores más bajos que los de P. volcanensis salvo a 15°C, situación en que ambas especies no difieren. Estos resultados contrastan con lo generalmente descrito: especies de condición fría presentan consumos de oxígeno mayores que aquellas de regiones más cálidas (Al-Sadoon, 1986; Patterson y Davis, 1989). La explicación a esto,

se basa en el supuesto de que en condiciones de bajas temperaturas, los lagartos deben generar más calor, para mantenerse activos en tales ambientes. Este punto de vista, es apoyado por los resultados de Andrews y Pough (1985), quienes establecen que la filogenia (relaciones de ancestro) tiene poco efecto en las tasas de consumo de oxígeno mínimos durante el día y la noche, preponderando los factores ecológicos.

Se descarta un efecto de tamaño corporal (peso) en las tasas metabólicas, puesto que de ser así, era esperable encontrar bajo todas las mediciones de metabolismo realizadas, que P. volcanensis presentase mayores consumos de oxígeno, situación que no se dió, y la que se discutirá más adelante.

Una posible explicación a los resultados de metabolismo de reposo y estándar presentados en esta tesis, se basa en la proposición de un marco de funcionamiento metabólico limitado. Dado que la temperatura ambiental en que reside P. volcanensis es mayor, los gastos mínimos sólo seguirían el efecto Q_{10} , es decir a mayor temperatura mayor metabolismo. Relaciones similares se han descrito en Conolophus pallidus cuya selección de dormitorio tiene fuertes efectos en las tasas metabólicas, siendo mayores cuando los individuos utilizan sitios con mayores temperaturas (Christian *et al.*, 1984). Por otra parte, la baja metabólica en P. torquatus podría constituir un mecanismo de ahorro energético, pudiendo asignar mayor energía durante la actividad, y por lo tanto ser igualmente eficiente, a pesar de las bajas temperaturas

ambientales. Esta explicación se refuerza al considerar los resultados de metabolismos mínimo y máximo, diurnos y nocturnos, donde se observa que P. torquatus tiene una mayor expansividad metabólica, favoreciéndose así el desarrollo de actividades, en un amplio rango de temperaturas.

Esta situación, explicaría además la diferencia encontrada con los valores teóricos. Pristidactylus torquatus presenta consumos levemente menores o iguales a los esperados, lo que se interpretaría como un mecanismo de ahorro energético, mientras que en P. volcanensis la tendencia es a valores mayores que lo esperado (efecto Q_{10}), salvo a 15°C.

Por otra parte, es posible proponer que, dada la similitud en los valores a 15°C entre las especies, éste sería el límite inferior de ajuste de la maquinaria fisiológica. Considerando, que la temperatura promedio máxima anual de la zona de captura de P. torquatus es de 14.7 °C, podría pensarse que las adaptaciones metabólicas de funcionamiento del género Pristidactylus tienen su límite inferior en tal condición térmica. Así mismo, ambas especies presentan la mayor sensibilidad térmica entre 15 y 20° C (determinado a través del Q_{10}), implicando que el máximo ajuste fisiológico apuntaría a una activación rápida de los sistemas por sobre los 15 °C.

Finalmente, en el contexto de un marco metabólico rígido, resulta esperable que la situación se revierta al considerar el metabolismo medio máximo diario, donde P.

torquatus presenta mayores valores, salvo a 15 °C. Sin embargo, los resultados de metabolismo medio máximo nocturno resultan contrastantes, ya que sólo existen diferencias significativas a 30°C, siendo P. torquatus el de mayores consumos. Esta similitud entre las especies (salvo a 30 °C), indicaría que el máximo esfuerzo de mantención, se está realizando durante el día, y que las actividades propiamente nocturnas son mínimas o no existen.

CONCLUSION DEL TOPICO

Los gastos metabólicos promedios diarios tendrían un marco más o menos rígido de funcionamiento, difícilmente modificable por las condiciones ambientales (T_a). Sin embargo, tales condiciones afectan la distribución del gasto diario. Estos resultados concuerdan con las hipótesis C y D. Las especies comparten el carácter GMPD, pero difieren en la distribución de éste, encontrándose que P. torquatus de zonas frías, presenta valores de mantención (inactividad) menores que los de P. volcanensis, como un probable mecanismo de ahorro energético.

De los resultados obtenidos de metabolismo y de los antecedentes de la literatura ya discutidos, es factible pensar, que efectivamente existen caracteres fuertemente rígidos (GMPD y TCP), estructurados en mecanismos adaptativos en un marco fisiológico rígido, tendientes a balancear los efectos de las condiciones ambientales.

Consecuentemente, en relación a los dos planteamientos antagonicos descritos en la literatura de fisiología térmica y energética de reptiles, ambiente o filogenia, es posible proponer que éstas no son excluyentes y que el ajuste de los datos a dichas hipótesis, sólo dependerá del nivel de resolución con que se examinen las variables. Es decir, si se analiza la variable central de algún presupuesto energético, es altamente probable que ésta sea conservada a nivel de género. Sin embargo, si el análisis se efectúa considerando las variables menores, se espera que éstas se modifiquen, siguiendo las condiciones ambientales.

III EVAPORACION

Los resultados de evaporación constituyen un punto importante, ya que se establece una similitud entre ambas especies, bajo distintos tratamientos, antecedentes que no apoyan la hipótesis de una divergencia en la pérdida de agua entre ambas especies producto del tipo de habitat que utilizan. Estas semejanzas sugieren que P. volcanensis presenta una modificación de habitat muy reciente, ya que siendo la pérdida de agua un caracter lábil, esto no se ha reflejado en la comparación realizada. Por ejemplo, en comparaciones de las tasas de pérdida de agua de dos especies simpátridas de Sphaerodactylus, las que difieren fuertemente en los tiempos de permanencia en el sitio de estudio, se concluye que no presentan diferencias en las tasas de

evaporación (Dunson y Bramham, 1981). Sin embargo, existe la alternativa de que este carácter también presente tendencias a ser más o menos conservado en el género.

Por otra parte, al igual que en los resultados de temperatura y metabolismo, se observan algunos ajustes al tipo de habitat. Por ejemplo, las altas temperaturas (30°C) resultan menos estresantes para P. volcanensis, ya que se mantiene la proporción de pérdida de agua pulmonar. Sin embargo, P. torquatus presenta un aumento de la tasa de evaporación pulmonar a igual temperatura, lo que probablemente es consecuencia de una activación de los mecanismos de jadeo o "bostezo" en respuesta al estrés térmico (Bartholomew, 1982).

Otro punto importante lo constituyen los valores teóricos de pérdida de agua, los que en ambas especies resultan ser menores que los experimentales. Mautz (1982) sólo incluye en su análisis especies de regiones áridas a mésicas; si se considera al género Pristidactylus originario de bosques, es entonces razonable encontrar pérdidas de agua superiores a las esperadas. Estos resultados son coincidentes con la primera proposición de la hipótesis F, es decir que era probable encontrar mayores pérdidas observadas que las teóricas. Sin embargo, P. volcanensis presenta pérdidas de agua mayores que las esperadas en relación a P. torquatus. La causa de esta diferencia no es clara, la que no puede ser adjudicable a diferencias de tamaño corporal, el que cobra importancia (bajo iguales condiciones ambientales), cuando estas diferencias

corporales superan el 50% (Mautz, 1982).

Por otra parte, la pérdida de calor en ambas especies a las dos temperaturas, supera al calor producido metabólicamente. Resultados similares se han obtenido en especies de Acanthodactylus (Duvdevani y Borut, 1974) en que a temperaturas cercanas o superiores a las preferenciales, la pérdida de calor supera a la producida. Sin embargo, en las especies citadas, la pérdida está entre un 40 y 65% más de lo producido. En el caso de nuestras especies, una mayor pérdida (sobre 100%) se debería a diferencias metodológicas. Por una parte, la cámara desecadora permitía mayor movilidad a los individuos. Es sabido que reptiles activos pueden perder agua a una tasa entre tres a cuatro veces mayor que animales en reposo (Mautz, 1982). Por otra parte, los animales a los que se le midió evaporación, no fueron sometidos a ayuno, lo que causaría una mayor pérdida de calor en relación a la producida en ayuno.

IV PATRONES DE ACTIVIDAD

Las comparaciones de los índices diarios de actividad, muestran diferencias significativas en idénticas condiciones de fotoperíodo y luminosidad, implicando que los resultados reflejan las condiciones naturales de las especies, es decir se descarta la posibilidad de aclimataciones diferenciales.

El mayor rango temporal de actividad de P. torquatus es encontrado comúnmente en las especies residentes de bosques

(Tanaka, 1986). Esta sería una respuesta generalizada a la baja disponibilidad de recursos térmicos encontrados en estos lugares, lo que va acompañado de una mayor plasticidad de las temperaturas corporales. Ambos factores, se traducen en menor precisión de termorregulación y euritermia. Efectivamente, tales efectos ya se han evidenciado en la sección de biología térmica.

El rango temporal de actividad exhibido por P. torquatus puede además favorecer la búsqueda de insectos crepusculares-nocturnos como se ha descrito para Xantusia henshawi (Lee, 1974). Dicha capacidad, sería facilitada por un almacenamiento de calor (dado por alzas de temperatura corporal preferencial y metabolismo, previo al crepúsculo). Estos hábitos se habrían perdido en P. volcanensis, el cual realizaría la actividad de caza durante la fase lumínica, de acuerdo a los patrones de actividad, termorregulación y metabolismo descritos.

Otro factor que puede modular los patrones de actividad es la depredación. El riesgo de depredación, por ejemplo debido a ofidios, es mayor en áreas de baja iluminación, debido a que la disponibilidad de sitios de asoleamiento es baja, y los depredadores podrían "aprender" su ubicación (Huey, 1982). Un desplazamiento temporal hacia horas menos riesgosas podría explicar las actividades matutinas y crepusculares de P. torquatus. Por otra parte, en el matorral la disponibilidad de recursos térmicos es alta. Esto implica que para P. volcanensis es innecesario utilizar horas

térmicamente desfavorables. Un mecanismo que reduciría el riesgo de depredación en esta especie es la cripsis, característica que se ha podido corroborar con observaciones de terreno.

La actividad es también dependiente de la capacidad locomotora, la que en ectotermos es directamente proporcional a la temperatura ambiental (Bennett, 1980). Así, la menor intensidad de actividad diaria de P. torquatus, sería reflejo de su condición térmica ambiental. Probablemente, éste patrón es compartido por todos los Pristidactylus aún asociados a bosques.

Finalmente, la adaptación conductual de P. volcanensis, residente de lugares abiertos y comparativamente más secos, se refleja en menores rangos de actividad, pero de mayor intensidad que la desplegada por la especie congénérica de bosques.

CONCLUSIONES

Los estudios de la biología térmica de reptiles se remontan hacia los principios de siglo, estableciéndose con las ideas de R. Cowles, que la temperatura ambiental sería un recurso que puede ser explotado (ver a Turner, 1984). La controversia surgida posteriormente hace referencia al efecto que pudiesen tener los factores de naturaleza ambiental (postura lábil) y las restricciones filogénicas (estática) en la determinación de las características térmicas de las

especies (Hertz et al., 1983).

Teniendo en consideración los resultados de biología térmica como de energética de la presente tesis, pareciera que a lo menos en las especies analizadas, las variables que constituyen los ejes centrales de los presupuestos de energía alimentaria y calórica, se mantienen invariables, a pesar de las marcadas diferencias en las condiciones ambientales naturales. Sin embargo, este hecho no impide la existencia de ajustes en función del ambiente, en torno a las variables centrales.

Esto lleva a pensar que los planteamientos propuestos como antagónicos, sólo constituyen un continuo antes que posiciones extremas, y que los resultados que se obtengan dependerán de la aproximación al problema (nivel o tipo de análisis), es decir de la relevancia de la variable y de la cantidad de variables asociadas a la fundamental. Es por esto que, una modificación sustancial de estas variables, llevaría necesariamente a importantes modificaciones en otras variables dependientes (como por ejemplo, asimilación, reproducción, crecimiento, etc). Por lo tanto el hecho que sean conservadas favorece la mantención del patrón básico genético. Esto implica que la arquitectura funcional en estas especies, responde con modificaciones que llevan a mejorar el ajuste con el medio, pero en aquellas variables que son menos relevantes o con ajustes que afectan un número menor de variables.

Feder (1987) propone distintos modelos de evolución de

los componentes de un carácter fisiológico complejo. En uno de ellos, se plantea que dichos componentes, seguirían trayectorias independientes, lo que reflejaría por una parte ausencia de control común y por otra, selección diferencial. Tal modelo sería aplicable a los resultados de biología térmica y energética obtenidos en el presente estudio, donde existen ciertos componentes que tienden a ser invariables, y otros de menor relevancia que resultan estar menos restringidos durante la evolución. Bajo estas consideraciones, se reafirma la proposición, de que el factor determinante (filogenia o ambiente) sólo depende del tipo de componente a analizar dentro de la macro variable compleja.

Por otra parte, no sólo aquellas variables que constituyen los ejes centrales de los presupuestos mencionados se mantienen invariables. La pérdida de agua, también es un carácter similar en ambas especies, existiendo diferencias en las temperaturas a las cuales el mecanismo de jadeo se activaría (30 °C para *P. torquatus*). El único carácter que presenta fuertes divergencias entre las especies estudiadas son los patrones de actividad. En este caso, ambas especies se comportan de acuerdo a lo esperado por el tipo de habitat.

De lo anterior es posible sugerir, acentuando la importancia de las similitudes en evaporación, que el genoma *Pristidactylus* es fuertemente conservado. Un posible indicador adicional de tal planteamiento es que a nivel de cariólogía alfa, no es posible detectar diferencias entre las especies

del género, incluyéndose algunas especies argentinas (Lamborot y Díaz, 1987). Por lo tanto, para tener un mejor entendimiento de lo que está ocurriendo con las variables fisiológicas, se requieren estudios genéticos de mayor resolución.

Probablemente la baja velocidad de cambio de la variable TCP, sea el determinante más importante de la baja radiación adaptativa del género. Tal argumento pudiese aplicarse a los resultados encontrados en Anolis, donde la variabilidad de los caracteres térmicos es la regla (Huey, 1982), y su gran radiación adaptativa (siendo el género con mayor número de especies), puede estar siendo favorecida por esta alta flexibilidad fisiológica.

En relación a la problemática evolutiva, y en particular en lo que se refiere a una posible utilización derivada y presuntamente reciente de zonas de matorral, por parte de P. volcanensis (implicando una separación del habitat básico de las especies de Pristidactylus chilenas), y basándose fundamentalmente en los resultados de patrones conductuales, más algunas evidencias de la biología térmica (*i. e.* estenotermia) es posible aceptar que dicha especie presenta efectivamente una modificación reciente en el tipo de habitat. De lo contrario, como ya se planteó en la discusión de evaporación, era esperable que esta especie presentara menores pérdidas de agua que P. torquatus en iguales condiciones de laboratorio. Sin embargo, el real esclarecimiento de la condición de P. volcanensis como evolutivamente reciente o si

existe una fuerte inercia de los caracteres analizados, sólo podrá ser resuelta con un estudio acabado de la filogenia de Pristidactylus.

Por último, dado que las especies no presentan diferencias en las preferencias térmicas corporales, ni en las tasas metabólicas promedio diarias, no es posible señalar cual de estas dos variables es más lábil frente a los cambios ambientales que actualmente observamos.

BIBLIOGRAFIA

- Adolph, S. 1990. Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two Sceloporus lizards. *Ecology* 71(1): 315-327.
- Al-Sadoon, M. 1986. Influence of a broad temperature range on the oxygen consumption rates of three desert lizard species. *Comp. Biochem. Physiol.* 84(A): 339-344.
- Andrews, R. y H. Pough. 1985. Metabolism of Squamate reptiles: allometric and ecological relationships. *Physiol. Zool.* 58(2):214-231.
- Avery, R. 1978. Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (Podarcis muralis and P. sicula) from central Italy. *J. Anim. Ecology.* 47: 143-158.
- Bartholomew, G. 1982. Physiological control of body temperature. En: *Biology of Reptilia*, Vol. 12. Ed. C. Gans y H. Pough. Academic Press, Londres.
- y V. Tucker. 1963. Control of changes in body temperature, metabolism and circulation by Agamid lizard Amphibolorus barbatus. *Physiol. Zool.* 36(2):199-218.
- Bennett, A. 1980. The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.* 28: 752-762.
- Bennett, A. y H. John-Alder. 1986. Thermal relations of some Australian skinks (Sauria:Scincidae). *Copeia* 1986(1): 57-64.

- Bentley, P. y K. Schmidt-Nielsen. 1960. Cutaneous water loss in reptiles. *Science* 151: 1547-1549.
- Bradshaw, S. 1986. *Ecophysiology of desert reptiles*. Academic Press. Londres.
- Brown, J. y A. Gibson. 1983. *Biogeography*. C.V. Mosby Company. Londres.
- Brownlie, S. y P. Loveridge. 1983. The oxygen consumption of limbed and limbless African Skinks (Sauria:Scincidae) circadian rhythms and effects of temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A(3):643-647.
- Casassa, I. 1986. Estudio demográfico y florístico de los bosques de Nothofagus obliqua (Mirb.) Oerst. en Chile Central. Tesis de grado para Magister en Ciencias Biológicas. Fac. de Ciencias, Univ. de Chile.
- Cei, M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Museo Regionale di Scienze Naturali Torino Monografie IV.
- Christian, K., R. Tracy y W. Porter. 1984. Physiological and ecological consequences of sleeping-site selection by the Galapagos land Iguana (Conolophus pallidus). *Ecology* 65(3): 752-758.
- Cossins, A. y K. Bowler. 1987. *Temperature biology of animals*. Ed. Chapman and Hall. New Fetter Lane. Londres.
- Crowley, S. 1985. Thermal sensitivity of spring-running in lizard Sceloporus undulatus: support for conservative view of thermal physiology. *Oecologia* 66: 219-225.

- Di Castri, F. y E. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Ed. Univ. Católica de Chile, Santiago, Chile.
- De Witt, C. 1967. Precision of thermoregulation and its relation to environmental factors in the desert Iguana Dipsosaurus dorsalis. *Physiol. Zool.* 40: 49-66.
- Done, B. y H. Heatwhole. 1977. Social behavior of some Australian Skinks. *Copeia* 1977(3): 419-430.
- Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. Ed. Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Dunson, W. y C. Bramham. 1981. Evaporative water loss and oxygen consumption of three small lizards from the Florida Keys: Sphaerodactylus cinereus, S. notalus and Anolis sagrei. *Physiol. Zool.* 54(2): 253-259.
- Duvdevani, I. y C. Borut. 1974. Oxygen consumption and evaporative water loss in four species of Acanthodactylus (Lacertidae). *Copeia* 1974: 155-164.
- Endler, J. 1986. Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Ebensperger, L., F. Bozinovic y M. Rosenmann. 1990. Tasa metabólica promedio diaria como predictor del gasto energético de roedores en la naturaleza. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63: 83-89.
- Engbretson, G. y R. Livezey. 1972. The effects of aggressive display on body temperature in the fence lizard Sceloporus occidentalis occidentalis Baird and Girard. *Physiol. Zool.* 45: 247-254.

- Feder, M. 1987. The analysis of physiological diversity: the prospects for pattern documentation and general questions in ecological physiology. En: New directions in ecological physiology. Cambridge Univ. Press.
- Formas, R. 1979. La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En W. Duellman (ed), The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, Monog., 7: 1-485.
- Frost, D. y R. Etheridge. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). Miscellaneous Publication (81). Univ. of Kansas Museum of Natural History.
- Fuentes, E. y F. Jaksic. 1979. Activity temperature of eight Liolaemus (Iguanidae) species in Central Chile. Copeia 1979(3): 546- 548.
- Gatten, R. y C. Hill. 1984. Social influence on thermal selection by Hyla crucifer. J. Herpetol. 18(1): 87-88.
- , A. Echternacht y M. Wilson. 1988. Acclimatization versus acclimation of activity metabolism in a lizard. Physiol. Zool. 61(4): 322-329.
- Golowasch, J., M. Kalin, C. Villagran y J. Armesto. 1982. Características demográficas de una población de Nothofagus oblicua (Mirb.) Blume var. macrocarpa DC. en el cerro El Roble (33° Lat. sur) en Chile. Bol. Mus. Hist. Nat. Chile. 39: 37-44.
- Griffiths, R. 1984. The influence of light and temperature on

- diel activity rhythms in the sand boa, Eryx conicus. J. Herpetol. 18(4): 374-380.
- Hertz, P. 1981. Adaptation in altitude in two West Indian Anoles (Reptilia: Iguanidae): Field thermal biology and physiological ecology. J. Zool. 195: 25-37.
- , R. Huey y E. Nevo. 1983. Homenage to Santa Anita: Thermal sensitivity to sprint speed in Agamid lizards. Evolution 37(3): 1075-1084.
- , y E. Nevo. 1981. Thermal biology of four Israely Agamid lizards in early summer. Israel J. Zool. 30: 199-210.
- Hicks, J. y S. Wood. 1985. Temperature regulation in lizards: effects of hypoxia. Am. J. Physiol. 248: R595-600.
- Hudson, J y F. Bertram. 1966. Physiological responses to temperature in the ground skink, Lygosoma laterale. Physiol. Zool. 39(1); 21-29.
- Huey, R. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated cost. Science 184: 1001-1003.
- y P. Webster. 1975. Thermal biology of a solitary lizard: Anolis marmoratus of Guadaloupe, Lesser Antilles. Ecology 56: 445-452.
- . 1976. Thermal biology of Anolis lizards in a complex fauna: The cristalelus group on Puerto Rico. Ecology 57: 985-994.
- , E. Pianka y J. Hoffman. 1977. Seasonal variation in thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal

- Kalahari lizards. *Ecology* 58: 1066-1075.
- . 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: *Biology of reptilia*, Vol. 12. Ed. C. Gans y H. Pough. Academic Press, Londres.
- Hutchison, V. y K. Spriesterback. 1986. Diel and seasonal cycles of activity and behavioral thermoregulation in the salamander Necturus maculosus. *Copeia*(3): 612-618.
- Kattan, G. y H. Lilliwite. 1989. Humidity acclimation and skin permeability in the lizard Anolis carolinensis. *Physiol. Zool.* 62(2): 593-606.
- Krebs, J. y N. Davis. 1981. An introduction to behavioural ecology. Sinauer Associates, Inc., Publishers. Sunderland, Massachusettes.
- Jackson, J. 1974. Biographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. *Amer. Nat.* 108(962): 541-560.
- Jaksic, F. y R. Medel. 1987. El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. *Medio Ambiente* 8(2): 95-103.
- Jameson, E., A. Heusner y E. Argogast. 1977. Oxygen consumption of Sceloporus occidentalis from three different elevations. *Comp. Biochem. Physiol.* 56(A): 73-79.
- Jenssen, T. 1973. Shift in structural habitat of Anolis opalinus due to congeneric competition. *Ecology* 54: 863-

869.

- Lamborot, M. y N. Díaz. 1987. A new species of Pristidactylus (Sauria: Iguanidae) from central Chile and comments on the speciation in the genus. *J. Herpetol.* 21(1): 29-37.
- Leal, J. 1978. Estudio de la electroretinograma y análisis histológico de la retina de un reptil Chileno (Cupriganus torquatus). Tesis de Licenciatura, Fac. de Ciencias, Univ. de Chile. Santiago, Chile.
- Lee, J. 1974. The diel activity cycle of the lizard Xantusia henshawi. *Copeia* 1974(4): 934-940.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Monographs in population biology 2. Ed. R. Mac Arthur. Princeton Univ. Press.
- Magnuson, J., L. Crowder y P. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *Am. Zool.* 19:331-343.
- Mautz, W. 1982. Patterns of evaporative water loss. En: *Biology of Reptilia*, Vol. 12. Ed. C. Gans y H. Pough. Academic Press, Londres.
- Morrison, M. 1951. An automatic manometric respirometer. *Rev. Sci. Instr.* 22:264-267.
- Muth, A. 1977. Body temperature and associated postures of the Zebra-tailed lizard, Callosaurus aracnoides. *Copeia* 1977(1): 122-125.
- Nagy, K. y A. Degen. 1988. Do desert geckos conserve energy and water by being nocturnal?. *Physiol. Zool.* 61(6): 495-499.

- y M. Knight. 1989. Comparative field energetics of a Kalahari skink (Mabuya striata) and Gecko (Pachydactylus bibroni). Copeia 1989(1): 13-17.
- Norris, K. 1966. Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. En: Lizard ecology: a symposium. Ed. W. Milstead. Missouri, EEUU.
- Patterson, J. y P. Davies. 1989. A possible effect of climate on resting matabolic rate in lizards. Copeia 1989(3):719-723.
- Pearson, O. 1977. The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. Comp. Biochem. Physiol. 58(A): 353-358.
- Pianka, E. 1982. Ecología Evolutiva. Ediciones Omega, Barcelona.
- Regal, P. 1970. Long term studies with operant conditioning techniques, of temperature regulation patterns in reptiles. J. Physiologie 63(3): 403-406.
- Rismiller, O. y G. Heldmaier. 1988. How photoperiod influences body temperature in Lacerta viridis. Oecologia 75: 125-131.
- Ruibal, R. y R. Philibosian. 1970. Eurythermy and niche expansion in lizards. Copeia 1970: 645-653.
- Sallabery, M., J. Valencia y N. Díaz. 1981. Distribución y ambientes de Batrachyla taeniata (Girard) en Chile, (Anura Leptodactylidae). Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile. 38: 61-67.

- Scherer, E. y S. Harrison. 1988. Exogenous control of diel locomotor activity in the white fish Coregonus clupeaformis: effects of light and temperature. *Oecologia* 76: 254-260.
- Schmidt-Nielsen, K. 1986. *Animal Physiology: Adaptation and environment*. Cambridge Univ. Press. Londres.
- Stern, J. 1970. The meaning of "adaptation" and its relation to the phenomenon of natural selection. En: *Evolutionary Biology*, Vol. 4. Ed: Th. Dobzhansky, M. Hecht y W. Steere. Appleton-Century-Crafts. Meredith Corporation. Nueva York.
- Sokal, R. y F. Rohlf. 1981. *Biometry: The principles and practice of statistic in biological research*. 2d. Ed. W. Freeman, San Francisco.
- Spotila, J. y E. Standora. 1985. Energy budget of ectothermic vertebrates. *Am. Zool.* 25: 973-986.
- Tanaka, S. 1986. Thermal ecology of the forest dwelling Agamid lizard Japanura polygonata shigakiensis. *J. Herpetol.* 20(3): 333-340.
- Templeton, J. 1960. Respiration and water loss at higher temperature in the desert Iguana, Dipsosaurus dorsalis. *Physiol. Zool.* 33(2): 136-145.
- 1970. Reptiles. En: *Comparative physiology of thermoregulation* (Vol. 1). Ed. C. Whittow. Academic Press, Londres.
- Tracy, R. 1982. Biophysical modeling in reptilian physiology

- and ecology. En: Biology of Reptilia, Vol. 12. Ed. C. Gans y H. Pough. Academic Press, Londres.
- Tracy, R. y K. Christian. 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67(3):609-615.
- Turner, S. 1984. Raymond B. Cowles and the biology of temperature in reptiles. *J. Herpetol.* 18(4): 421-436.
- Valencia, J. y F. Jaksic. 1981. Relations between activity temperature and preferred temperature of Liolaemus nitidus in central Chile. *St. Neotr. Fauna Env.* 16: 165-167.
- Van Damme, R., D. Bauwens y R. Verheyens. 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard Lacerta vivipara. *Oikos* 57: 61-67.
- Veloso, A. y J. Navarro. 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de Anfibios y Reptiles de Chile. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino* 6(2): 481-539.
- Vernet, R.; M. Lemire y C. Grenot. 1988. Field studies on activity and water balance of a desert monitor Varanus griseus (Reptilia, Varanidae). *J. Arid Environ.* 15:81-90.
- Vuilleumier, B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science* 173: 771-780.
- Vuilleumier, F. 1968. Origin of frogs of Patagonian forest. *Nature* 219: 87-90.
- Waldschmidt, S. 1980. Orientation to the sun by the Iguanid lizard Uta stansburiana and Sceloporus undulatus: Hourly

and monthly variation. *Copeia* 1980(3): 458-462.