

UCH-UF  
B. Ambiental  
D 6420  
CA



UNIVERSIDAD DE CHILE – FACULTAD DE CIENCIAS – ESCUELA DE PREGRADO

**CARACTERIZACIÓN DE LA BIOLOGÍA TÉRMICA DE DOS ESPECIES  
SIMPÁTRICAS DE LAGARTOS ANDINOS DE ALTURA DE CHILE CENTRAL:**

***Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis***

**HUGO ANDRÉS DÍAZ JIMÉNEZ**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Director:

Dr. Claudio Patricio Veloso Iriarte

Marzo 2016

Santiago – Chile



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, que el Seminario de Título, presentado por el **Sr. Hugo Andrés Díaz Jiménez**

**“CARACTERIZACIÓN DE LA BIOLOGÍA TÉRMICA DE DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DE LAGARTOS ANDINOS DE ALTURA DE CHILE CENTRAL:  
*Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*”**

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente

Dr. Claudio Veloso Iriarte  
Director Seminario de Título

### Comisión Revisora y Evaluadora

Dr. Michel Salaberry Ayerza  
Presidente Comisión



Dr. Pablo Sabat Kirkwood  
Evaluador

Santiago de Chile, 15 de Marzo de 2016

## DEDICATORIA

A todo aquel que se interese por el estudio de la biodiversidad de Chile.

## AGRADECIMIENTOS

A mi familia, que sin ellos no existiría esta instancia.

A mi tutor, Claudio Veloso, piedra angular en este trabajo, por aceptar guiar pacientemente a su "estudiante inexperto" en el proceso de tesis, compartiéndole su experiencia y conocimientos, con una actitud empática y, por sobre todo, paciente.

A Antonieta Labra, por su apoyo sin condiciones a mi crecimiento tanto personal como profesional; por su confianza y comprensión, por las oportunidades brindadas y, por sobre todo, su amistad.

A Matias Muñoz, Michael Weymann y Jaime Troncoso.

Y a todos los que han aportado con la elaboración de este escrito:

Francisco Zamorano, Nicolás Benavides, Fernando Navea, Claudio Reyes, Félix Urrea, Cristián Hurtado, Daniel Zamorano, Damien Esquerré, Carlos Garín y Herman Núñez.

A Michel Salaberry y Pablo Sabat, por haber revisado el presente trabajo.

## INDICE DE CONTENIDOS

CUERPO PRELIMINAR	Portada	i
	Informe de Aprobación	
	Dedicatoria	ii
	Agradecimientos	iii
	Índice de Contenidos	iv
	Índice de Tablas	v
	Índice de Figuras	vi
	Lista de abreviaturas	vii
RESUMEN		
ABSTRACT		
INTRODUCCIÓN		1
MATERIALES Y MÉTODOS		8
RESULTADOS		14
DISCUSIÓN		27
CONCLUSIONES		33
BIBLIOGRAFÍA		34

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tamaño, temperatura corporal y temperatura del sustrato de individuos adultos de <i>L. bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> registradas para las estaciones de primavera y verano.	14
Tabla 2. Características térmicas estacionales de los microhábitats y disponibilidad de recurso térmico para la temperatura corporal de actividad de <i>Liolaemus bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> .	20

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de relieve topográfico con la ubicación geográfica del sitio de estudio.	9
Figura 2. Temperaturas corporales de actividad de <i>Liolaemus bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> en primavera y verano.	16
Figura 3. Temperaturas del sustrato de individuos activos de <i>Liolaemus bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> en primavera y verano.	18
Figura 4. Temperaturas de los microhábitats y corporales de <i>Liolaemus bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> en primavera	22
Figura 5. Temperaturas de los microhábitats y corporales de <i>Liolaemus bellii</i> y <i>L. nigroviridis</i> en verano	25

## LISTA DE ABREVIATURAS

Lhc	:	Longitud hocico-cloaca (mm)
Ta	:	Temperatura del aire (°C)
Tb	:	Temperatura corporal (°C)
Tba	:	Temperatura corporal de actividad (°C)
Tf	:	Temperatura de la fôca (°C)
Tra	:	Temperatura del refugio arbustivo (°C)
Trr	:	Temperatura del refugio rocoso (°C)
Ts	:	Temperatura del sustrato (°C)
Tsa	:	Temperatura del sustrato de actividad (°C)
Tt	:	Temperatura de la tierra (°C)

## RESUMEN

Las poblaciones de distinta especies que coexisten en una misma área geográfica y que sus individuos pueden encontrarse frecuentemente entre ellos se denominan poblaciones simpátricas. Estas poblaciones comparten los mismos recursos potenciales presentes en su hábitat común, tales como alimento y refugio. Cuando dos poblaciones simpátricas son filogenéticamente cercanas, se ha demostrado que estas generalmente desarrollan adaptaciones específicas en alguna característica ecológica que les permite explotar de forma diferente los recursos compartidos y, así, disminuir la competencia entre ellas. En el presente estudio se compararon características de la biología térmica de dos especies de lagartijas simpátricas de Chile central, *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*, por medio del estudio de sus temperaturas corporales y de las relaciones térmicas que éstos establecen con su ambiente, planteándose como hipótesis que debiesen existir diferencias en alguna de estas características de manera tal que ambas especies minimicen su competencia por el recurso térmico. Los resultados muestran que no existen diferencias interespecíficas en el uso del recurso térmico por ambas especies, dado que tanto sus temperaturas corporales de actividad como las del sustrato que seleccionan son similares; además, ambas poseen periodos de actividad de igual duración. Al no existir diferencias en la explotación del recurso térmico entre ambas especies de lagartos, se propone a futuro analizar con más detalle los rasgos ecológicos compartidos por ambas especies, tales como su dieta y, principalmente, su hábito saxícola por medio de una comparación del uso específico del espacio.

## ABSTRACT

Populations of different species that coexist in the same geographic area and its individuals can often meet each other are called sympatric populations. These populations share the same potential resources in their common habitat, such as food and shelter. When two sympatric populations are phylogenetically close, it has been shown that these usually develop specific adaptations in some ecological feature that allows them to exploit differently the sharing resources and thus reduce competition between them. In the present study, characteristics of thermal biology were compared between two species of sympatric lizards from central Chile, *Liolaemus bellii* and *L. nigroviridis*, by studying their body temperatures and the thermal relationships that they establish with their environment, raising the hypothesis that there should be differences in any of these features such that both species reduce their thermal resource competition. Results show that there are no interspecific differences in the use of thermal resource between both species, since their body and selected substrate temperatures of activity are similar; in addition, both have active periods of the same duration. As there is no difference in the exploitation of thermal resource between both species of lizards, it is proposed to analyze with more details the shared ecological traits by both species, such as their diet and, especially, his saxicolous habit through a comparison of the specific use of space.

## INTRODUCCIÓN

En ecología, una comunidad es una asociación de poblaciones que ocupan una misma área geográfica en la misma escala temporal (Margalef 1998), componiéndose de organismos que pueden compartir el hábitat e interactuar entre sí (Möbius 1877). Según su distribución geográfica, estas poblaciones se clasifican como alopátricas cuando se distribuyen en áreas separadas y parapátricas cuando son adyacentes, mientras que las poblaciones que se distribuyen en áreas superpuestas se denominan simpátricas; aquí, individuos de especies distintas pueden encontrarse e interactuar entre sí (Futuyma 2009), concepto que se conoce como interacciones interespecíficas.

Al coexistir en una misma área individuos de especies distintas en poblaciones simpátricas, estos pueden utilizar los mismo recursos y competir entre ellos (Pianka 1973). La competencia es una interacción interespecífica que se produce cuando poblaciones de distinta especie comparten los requerimientos por un mismo recurso tales como hábitat, alimento y refugio, teniendo como consecuencia una reducción en la sobrevivencia, crecimiento y/o reproducción de los competidores involucrados (Begon y col. 1996), afectando su adecuación biológica. Esta presión selectiva dada por la competencia sobre los mismos recursos en especies simpátricas ha llevado a ecólogos y biólogos evolutivos a demostrar que estas pueden llegar a desarrollar diferencias en el uso de estos a modo de minimizar o evitar la competencia interespecífica (Hutchinson 1957, Futuyma 2009). Esta diferenciación en el uso de recursos generalmente envuelve la utilización de importantes componentes del nicho tales como el hábitat, alimentación, espacio y el periodo de actividad (Pianka 1973). Se

postula que esta diferenciación en el uso de recursos en especies simpátricas no es azarosa, sino que más bien muestra patrones regulares de distinción en la explotación de recursos, donde trabajos empíricos demuestran que las especies difieren comúnmente en tres caminos: en el espacio que ellas ocupan, en lo que comen o en qué periodo del día ellas están activas (Schoener 1974).

Tal es la importancia de la competencia en especies simpátricas que Darwin (1859) postula que esta impondría selección por divergencia en el uso de recursos y podría ser vista como la razón mayor para el origen y divergencia de las especies. Actualmente, existe una buena cantidad de evidencia de que la evolución en respuesta a la competencia es una de las mayores causas de la radiación adaptativa de las especies, en la que un organismo rápidamente se diversifica en una multitud de nuevas formas, particularmente cuando hay nuevos recursos disponibles por un cambio en el ambiente (Schluter 2000). Además, la competencia es la interacción interespecífica más enfatizada por los ecólogos que intentan determinar y explicar los patrones replicables en las comunidades ecológicas, dado que esta limita la diversidad de especies en ensamblajes contemporáneos, afectándola en largos periodos de tiempo evolutivo (Futuyma 2009).

Más aún, cuando a la competencia entre poblaciones simpátricas se le agrega que estas especies competidoras son de formas estrechamente relacionadas y/o filogenéticamente cercanas, esta interacción es incluso aún más severa (Darwin 1859, Schoener 1974). Un caso particular es el de los lagartos congénicos del género *Anolis* que habitan en distintas islas del Caribe: cada una de estas islas tiene, ecológica y morfológicamente, especies distintas que se corresponden entre ellas y que típicamente buscan comida en diferentes microhábitats; Cuba, La Española, Puerto

Rico y Jamaica tienen todas clados con cuatro Ecomorfos que están adaptados al forrajeo en cuatro microhábitats distintos de bosque: en las copas de los árboles, en la parte alta de troncos, en ramas pequeñas y en la zona baja de los troncos cerca del suelo (Losos 1990, 1992, Williams 1995, Losos y col. 1998). La interpretación más razonable de este patrón es que las nuevas especies que llegaron a cada isla evolucionaron en caminos similares, concepto que se conoce como Evolución Convergente, evitando así la competencia por adaptarse al mismo tipo de microhábitats no usados previamente (Futuyma 2009).

En este último grupo en particular, los lagartos, ocurre un hecho peculiar en cuanto a los recursos necesarios para su subsistencia: estos tienen la característica de ser organismos ectotermos, lo que significa que dependen de una fuente externa de energía térmica para mantener su temperatura corporal (Cowles 1962), por lo que además de los requerimientos típicos mencionados anteriormente que poseen otros animales para sobrevivir, los lagartos deben suplir también sus necesidades térmicas por medio de hallar una fuente externa de calor que les permita alcanzar y mantener una temperatura corporal adecuada para su metabolismo y, por ende, su sobrevivencia; así es como se ha postulado que la temperatura ambiental para los reptiles corresponde a un nuevo recurso por el que estos deben competir, definiéndose como un recurso ecológico adicional para estos organismos (Magnuson y col. 1979, Tracy & Christian 1986). Es por lo anterior que la conducta termoregulatoria y las relaciones térmicas que los lagartos establecen con su ambiente (como por ejemplo, la elección del microhábitat) son determinantes en casi todos los aspectos su historia de vida, dado que afectan sus temperaturas corporales (Ibargüengoytía y col. 2008), y esta, a su vez, afecta virtualmente todos los rasgos fisiológicos y conductuales de un

organismo ectotermo (Angilletta Jr y col. 2002): sus tasas fisiológicas de metabolismo y digestión (Beaupre 1995, Naya y col. 2009, 2010, 2011), de crecimiento (Carla Piantoni & Cussac 2006a, b), su dieta (Espinoza y col. 2004), el modo de reproducción (Shine 2004, Sears 2005), el periodo de reproducción (Zug y col. 2001, Labra & Bozinovic 2002), la sobrevivencia (Huey 1982) y la locomoción (Hertz 1983).

En climas templados con grandes oscilaciones térmicas diarias, los lagartos comienzan el día inactivos en sus refugios debido a las mínimas temperaturas ambientales nocturnas que no son suficientes para que estos entren en actividad; luego, a medida que avanza el tiempo del día, las temperaturas ambientales comienzan a aumentar y, con esto, la temperatura corporal del lagarto en su refugio; cuando las temperaturas son tales que permiten al organismo ectotermo alcanzar una temperatura corporal adecuada para la locomoción, este emerge de su refugio, entrando en actividad y comenzando un periodo de asoleamiento o calentamiento por medio de una fuente externa de calor y a diferentes tasas hasta que alcanzan cierta temperatura corporal, la cuál es mantenida durante el periodo en el cual permanecen activos por el resto del día (Clark & Kroll 1974, Paulissen 1999), y es óptima para maximizar la ingestión, eficiencia digestiva, reproducción y crecimiento (Ibargüengoytía 2005). Esta temperatura corporal a la cual los lagartos están activos en su ambiente natural se denomina Temperatura Corporal de Actividad Tba (Pough & Gans 1982), la que es precisa y regularmente mantenida a lo largo del periodo de actividad del individuo (Cowles & Bogert 1944) mediante adaptaciones conductuales y, siendo menos conspicuo, por control fisiológico (Carrascal y col. 1992).

Es así como en organismos ectotermos el estudio de su biología térmica cobra particular relevancia para entender aspectos claves de su comportamiento, dieta,

reproducción, uso del espacio y patrones de actividad (Angilletta Jr y col. 2002). Por lo tanto, para entender la condición de simpatria entre dos especies de lagartos filogenéticamente relacionados es importante estudiar también los aspectos principales de su biología térmica como lo son la temperatura corporal de actividad y las relaciones térmicas que estos establecen con su ambiente natural, para de esta manera dilucidar si su coexistencia se ve favorecida por medio de la evolución de diferencias específicas en la explotación del recurso térmico necesario para su sobrevivencia, teniendo como consecuencia una minimización de la competencia entre ellas.

La mayoría de los lagartos que habitan Chile pertenecen al género *Liolaemus*; éstos se distribuyen en prácticamente toda su extensión continental y en casi todos sus distintos ambientes (Donoso-Barros 1966). Actualmente el género comprende un total de 247 especies (Uetz 2014) distribuidas ampliamente en la porción más sureña de Sudamérica, desde Perú y el sur de Brasil hasta Tierra del Fuego, y desde el nivel del mar hasta más de 5000 m s.n.m. (Donoso-Barros 1966, Cei 1986, Veloso & Navarro 1988, Etheridge & Espinoza 2000, Lobo y col. 2010). La capacidad de los lagartos del género *Liolaemus* de habitar variados tipos de ambientes y la alta riqueza de especies presentes en Chile continental (más de 90 especies descritas a la fecha) son las que hacen posible encontrar de manera frecuente dos especies congénicas distintas coexistiendo en simpatria en una misma área.

Este es el caso de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*, dos especies de lagartos endémicos de la zona central de Chile que presentan distribuciones geográficas solapadas y coexisten en poblaciones simpátricas dentro de comunidades ubicadas en sectores elevados de la Cordillera de los Andes (Mella 2005, Lobos 2010), desde 1800 m s.n.m. (Vidal & Labra 2008) hasta 3500 m s.n.m. (Celedon-Neghme y col. 2008,

Lobos 2010), en zonas donde la formación vegetacional es de pradera Altoandina y la vegetación dominante es de tipo cojín (Gastó y col. 1993). Por su simpatria, ambas especies comparten los mismos recursos disponibles en su hábitat y, de forma particular, también comparten una serie de rasgos respecto a la explotación de recursos tales como: son de hábito diurno y su periodo de actividad se extiende a partir de los meses de primavera y verano (desde Octubre o Noviembre hasta Marzo), decreciendo hacia mediados de otoño (Abril o Mayo); mientras que durante los meses de invierno (Junio a Septiembre) los hábitats cordilleranos quedan cubiertos por nieve y los individuos hibernan en refugios subnivales, emergiendo de la hibernación a mediados de primavera (Octubre) (Naya y col. 2009, 2010, 2011); también comparten un hábito de tipo saxícola, el que en lagartos significa que ocupan rocas como zonas de asoleamiento y refugio (Donoso-Barros 1966); además, su dieta es principalmente insectívora, la que incluye principalmente hormigas como *Camponotus chilensis* (Leyton & Valencia 1992) y su modo de reproducción es vivípara, lo cual es usual en lagartos del género *Liolaemus* que habitan en altas altitudes y elevaciones (Schulte y col. 2000, Shine 2005).

Dado que las principales características en las que comúnmente dos especies simpátricas presentan diferenciación en la explotación de los recursos compartidos no son notablemente distintas entre *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*, como en el caso del género *Anolis* antes descrito, el presente trabajo tiene como objetivo estudiar la biología térmica de ambas especies y establecer si es el recurso térmico, tratado como la temperatura corporal de actividad y las relaciones térmicas del individuo con el ambiente, aquel donde ambas especies de lagartos han desarrollado una diferenciación en su utilización de manera tal de minimizar o evitar la competencia por

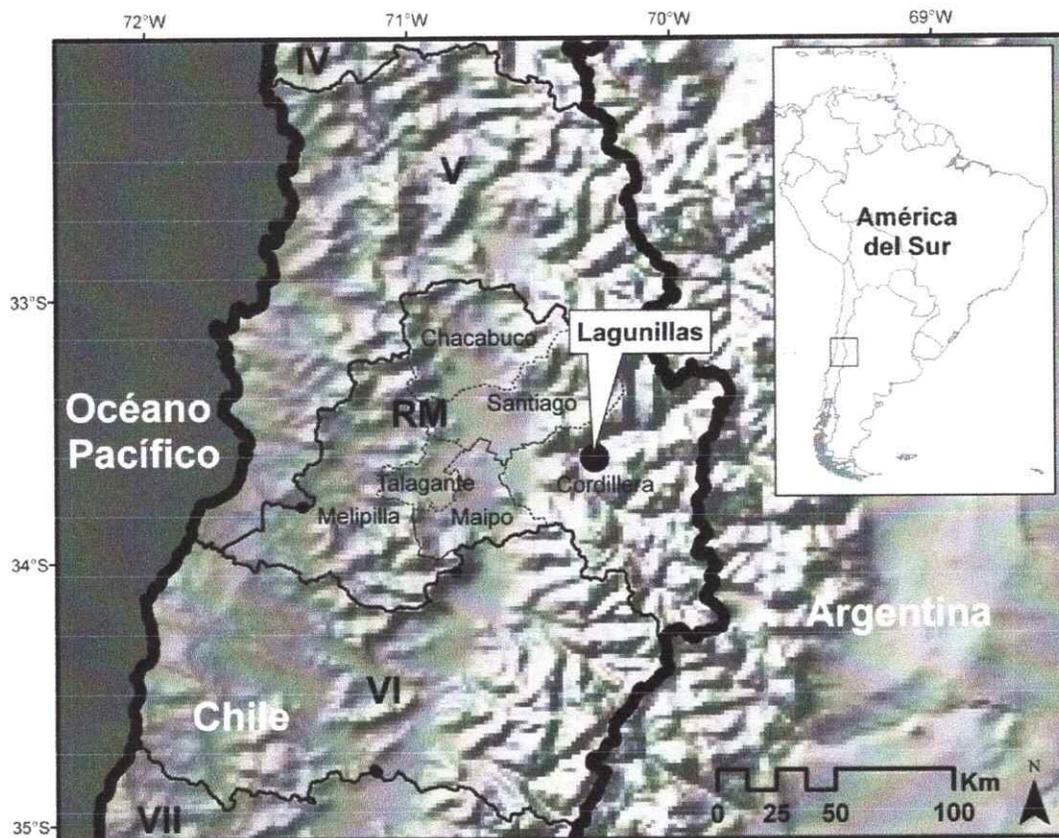
este y facilitar así su coexistencia. Además, debido a que la competencia entre especies puede estar profundamente influenciada por las condiciones ambientales, especialmente por la temperatura (Begon y col. 1996), y porque se ha demostrado que en ciertas poblaciones de lagartos las temperaturas corporales de actividad varían entre distintas estaciones del año por las distintas condiciones térmicas que finalmente determinarán su temperatura corporal (Labra y col. 2003), es que los resultados del presente trabajo evalúan la biología térmica de ambas especies entre dos estaciones distintas del año.

El presente estudio tiene como hipótesis de trabajo que las temperaturas corporales de actividad y/o las relaciones térmicas del lagarto con su ambiente deberían diferir entre ambas especies simpátricas, siendo el recurso térmico aquel factor en el que los lagartos han desarrollado una diferenciación en su explotación, disminuyendo así la competencia interespecífica entre ellos. Además, estos aspectos deberían también diferir entre estaciones, dadas las condiciones climáticas radicalmente distintas a lo largo de un año en ambientes Altoandinos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de Estudio

Entre Octubre del año 2013 y Marzo del 2014, 12 jornadas de trabajo de campo se llevaron a cabo en la localidad de Lagunillas (33° 36`S 70° 17`O), un centro de esquí ubicado a 2400 m s.n.m. en la Cordillera de los Andes, a 40 km al sureste de Santiago de Chile en la Provincia Cordillera (Figura 1). Este sector corresponde a una pradera Altoandina (Böke Soza 2013) carente de estrato arbóreo (Squeo y col. 1993), ubicada entre cordones montañosos de alta elevación dentro de la formación vegetacional del matorral esclerófilo Andino de *Chuquiraga oppositifolia* en la región ecológica de la estepa Altoandina (Gajardo 1994, Luebert & Pliscoff 2006), caracterizada por la presencia de plantas cespitosas asociadas a suelo desnudo y a herbáceas de crecimiento esporádico y estacional (Ahumada & Faúndez 2001), representadas mayormente en las familias Asteraceae y Fabaceae (Böke Soza 2013). Las condiciones ambientales son de estepa, con clima mediterráneo cálido de grandes oscilaciones térmicas diarias y estación seca de 4 a 5 meses, de veranos secos y precipitaciones invernales mayormente en forma de nieve (Gastó y col. 1993), la que se acumula causando que la primavera comience en forma tardía respecto al valle central debido a fríos invernales prolongados, periodo en el que los deshielos permiten romper la dormancia de las especies vegetales (Arroyo y col. 1981).



**Figura 1: Mapa de relieve topográfico con la ubicación geográfica del sitio de estudio.** Lagunillas se muestra con círculo negro, límites internacionales con línea gruesa, límites regionales de Chile con línea delgada y límites provinciales de la región metropolitana de Chile con línea segmentada. El recuadro inserto muestra la ubicación continental del sitio de estudio. Fuente: Elaboración propia.

Las fechas que comprende la realización de este estudio abarcan las estaciones climáticas de primavera y verano en el hemisferio sur, ambas de condiciones climáticas distintas en el sector: el verano es completamente seco con las mayores temperaturas promedio mensuales (15 °C) y 11 horas promedio de luz diaria (de 9:00 a 20:00 hrs), mientras que en primavera aún se registran precipitaciones leves con temperaturas promedio mensuales de 10 °C y 12 horas promedio de luz diaria (de 8:00 a 20:00 hrs) (Böke Soza 2013).

## Registro de datos

El trabajo de campo consistió en la realización de una serie de mediciones térmicas por medio de instrumentos de precisión adecuados, estas mediciones incluyen la temperatura corporal y la temperatura del sustrato del individuo muestreado, además de las temperaturas que poseen los microhábitats próximos al sitio de captura de este:

Temperatura corporal ( $T_b$ ): Medida directamente dentro de la cloaca del lagarto por medio de un termómetro digital SPER SCIENTIFIC® 800024 (precisión 0,1 °C) conectado a una termocupla tipo K, la que se inserta a 1 cm de profundidad en la cloaca del individuo (Ibargüengoytía y col. 2008) dentro de los 5 primeros segundos transcurridos desde su captura, la que se realizó mediante la técnica del lazo con nudo corredizo, evitando así una manipulación excesiva para minimizar el intercambio calórico entre el lagarto y el experimentador. Con el promedio de los valores de  $T_b$  obtenidos en los lagartos que al momento de la medición se encontraban activos (es decir, cuando el individuo se encuentra fuera de su refugio realizando cualquier comportamiento relacionado con alimentación y/o actividades de apareamiento (Ibargüengoytía 2005)), se obtuvo la temperatura corporal de actividad ( $T_{ba}$ ), la cual corresponde a las temperaturas posibles de registrar en lagartos en condiciones de campo (Pough & Gans 1982, Mercer 2001, Labra y col. 2003).

Temperatura del sustrato ( $T_s$ ): Medida directamente en la superficie del sustrato sobre la cual se encontraba el individuo en el instante previo a su captura. Para esto se utilizó un termómetro infrarrojo EXTECH® 42509 (precisión 0,1 °C) a 30 cm de distancia de la superficie del sustrato (medición óptima del objetivo indicada por el fabricante), registrándose también el tipo de sustrato sobre el cual se encontró al individuo. La  $T_s$

fue medida inmediatamente después de registrar la  $T_b$ , dentro de los primeros 10 segundos a partir de su captura. Con el promedio de los valores de  $T_s$  obtenidos para los lagartos que al momento de ser medidos se encontraban activos, se obtuvo la temperatura del sustrato de actividad ( $T_{sa}$ ), la que corresponde a la temperatura que posee la superficie sobre la cual permanece un lagarto activo.

Temperaturas de los microhábitats: Mediciones térmicas realizadas mediante el termómetro infrarrojo en los microhábitats próximos al individuo muestreado y que son utilizados comúnmente por los lagartos Altoandinos; estos fueron previamente catalogados como: refugio rocoso, refugio arbustivo, tierra y roca. De esta manera se obtiene la temperatura del refugio rocoso ( $T_{rr}$ ), medida en el sustrato ubicado bajo una roca de diámetro y grosor mayor a 0,3 m; temperatura del refugio arbustivo ( $T_{ra}$ ), medida en la superficie de un parche arbustivo; temperatura de la tierra ( $T_t$ ), medida en un parche de tierra con exposición directa a los rayos del sol; y temperatura de la roca ( $T_r$ ) medida en la superficie horizontal de una roca de diámetro y grosor mayor a 0,3 m. También se registró la temperatura del aire ( $T_a$ ) mediante el termómetro digital con la termocupla ubicada a 1 m de altura del suelo y bajo la sombra proyectada por el experimentador (Veloso y col. 2012)

Finalmente, para cada individuo se registró el tiempo del día en horas del instante en el que fue medido y, como una medida morfométrica de cada lagarto, se registró el Largo hocico-cloaca ( $L_{hc}$ ) mediante un pié de metro de 0,1 mm de precisión, el que corresponde al largo desde la punta del hocico (a la altura de la escama rostral) hasta la base de la cloaca del individuo; esta es una variable bastante utilizada y aceptada para determinar el tamaño corporal de los lagartos (Labra 1998). Además, cada individuo fue clasificado según su especie y sexo, este último se determinó mediante

observación directa de la zona precloacal, identificando tanto la presencia de poros precloacales, los que están presentes solo en los individuos machos de ambas especies, como la presencia de inflamación de los hemipenes (Pincheira-Donoso & Núñez 2005). También fue registrado el estadio de cada individuo catalogándose como juveniles o adultos; sin embargo, debido a la baja cantidad de individuos juveniles medidos dada la dificultad mayor de captura que su tamaño corporal impone a la técnica utilizada, estos debieron ser excluidos de los análisis estadísticos realizados posteriormente, los que finalmente se efectuaron solo para individuos en estadio adulto.

### **Análisis Estadístico**

Se utilizaron pruebas de análisis de varianza (ANDEVA) y pruebas a posteriori de Tukey (Prueba de Tukey), las que fueron llevadas a cabo por medio del software R<sup>®</sup>. Además, para la realización de una curva de ajuste que permita comparar y analizar el comportamiento horario de las características térmicas de los microhábitat y de las temperaturas corporales de los lagartos, se utilizaron regresiones polinómicas de orden 2, o regresiones cuadráticas, entre la temperatura y el tiempo del día en la que esta fue registrada, este análisis fue llevado a cabo mediante el software Statistica 6<sup>®</sup>.

Por medio de análisis exploratorios previos se determinó que no existían diferencias intraespecíficas significativas en las temperaturas corporales y del sustrato medidas por estación para cada especie, por lo que los datos fueron agrupados a nivel específico de la misma manera en que se ha procedido en otros estudios realizados para el género *Liolaemus* (Ibargüengoytía 2005). De esta manera, para comparar las

temperaturas corporales y del sustrato de lagartos activos se utilizó un ANDEVA paramétrico de 2 vías considerando como factores la especie y la estación del año en la que se realizó la medición.

Los supuestos revisados previamente a la utilización del modelo lineal fueron los de normalidad mediante una prueba de Shapiro y el de homocedasticidad mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov. El nivel de significancia considerado fue de un 0,05%.

Todos los valores se presentan como Promedio  $\pm$  Desviación Estándar.



## RESULTADOS

Un total de 142 lagartos fueron medidos en el presente estudio, de los cuales prácticamente todos correspondieron a individuos en estadio adulto (136 adultos versus 6 juveniles). De este total, 63 fueron registrados en estación primaveral y 79 en verano. A nivel específico, 76 lagartos pertenecieron a la especie *Liolaemus bellii* y 66 a *L. nigroviridis*. Estos resultados se resumen en Tabla 1, donde se adjuntan los valores de tamaños corporales (Lhc) para cada sexo y especie según la estación del año en el que fueron medidos; además se indican las temperaturas corporales y del sustrato de individuos activos al momento de la medición.

**Tabla 1. Longitud hocico-cloaca, temperatura corporal y temperatura del sustrato de individuos adultos de *L. bellii* y *L. nigroviridis* registradas en las estaciones de primavera y verano. Promedio  $\pm$  Desviación estándar y Tamaño muestral (N). \*: Valores registrados solo en lagartos activos.**

		Longitud hocico-cloaca			Temperatura Corporal*			Temperatura del Sustrato*		
		$\bar{X}$ (mm)	$\pm$ D.E.	N	$\bar{X}$ (°C)	$\pm$ D.E.	N	$\bar{X}$ (°C)	$\pm$ D.E.	N
Primavera	<i>L. bellii</i>									
	Hembra	61,8	$\pm$ 6,2	15	35,3	$\pm$ 2,6	13	31,2	$\pm$ 5,0	13
	Macho	62,4	$\pm$ 5,8	15	35,7	$\pm$ 1,9	15	34,1	$\pm$ 2,8	15
	<b>Total</b>	<b>62,1</b>	<b><math>\pm</math> 5,9</b>	<b>30</b>	<b>35,5</b>	<b><math>\pm</math> 2,2</b>	<b>28</b>	<b>32,7</b>	<b><math>\pm</math> 4,1</b>	<b>28</b>
	<i>L. nigroviridis</i>									
	Hembra	61,5	$\pm$ 4,7	11	36,0	$\pm$ 4,8	10	38,7	$\pm$ 7,9	10
Macho	71,7	$\pm$ 5,4	20	36,4	$\pm$ 3,4	18	36,5	$\pm$ 5,3	18	
<b>Total</b>	<b>68,1</b>	<b><math>\pm</math> 7,1</b>	<b>31</b>	<b>36,3</b>	<b><math>\pm</math> 3,8</b>	<b>28</b>	<b>37,3</b>	<b><math>\pm</math> 6,3</b>	<b>28</b>	
Verano	<i>L. bellii</i>									
	Hembra	59,0	$\pm$ 5,4	25	34,2	$\pm$ 2,4	23	39,4	$\pm$ 4,5	23
	Macho	60,9	$\pm$ 4,7	18	33,7	$\pm$ 2,2	15	46,6	$\pm$ 8,0	15
	<b>Total</b>	<b>59,8</b>	<b><math>\pm</math> 5,2</b>	<b>43</b>	<b>34,0</b>	<b><math>\pm</math> 2,3</b>	<b>38</b>	<b>42,2</b>	<b><math>\pm</math> 7,0</b>	<b>38</b>
	<i>L. nigroviridis</i>									
	Hembra	57,2	$\pm$ 4,4	15	34,5	$\pm$ 2,0	9	39,8	$\pm$ 5,5	9
Macho	68,9	$\pm$ 3,1	17	34,3	$\pm$ 2,1	13	41,8	$\pm$ 6,7	13	
<b>Total</b>	<b>63,4</b>	<b><math>\pm</math> 7,0</b>	<b>32</b>	<b>34,4</b>	<b><math>\pm</math> 2,0</b>	<b>22</b>	<b>41,0</b>	<b><math>\pm</math> 6,2</b>	<b>22</b>	

Respecto a los tamaños corporales de los individuos adultos medidos, no existen diferencias intraespecíficas ni estacionales en *Liolaemus bellii* (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F = 0,268$ ;  $p = 0,61$ ); es decir, los tamaños corporales de machos y hembras de *L. bellii* son similares, no existiendo dimorfismo sexual en la especie, y esta condición no varían entre primavera y verano. Por otra parte, existen diferencias intraespecíficas significativas en *Liolaemus nigroviridis* (ANDEVA<sub>1-vía</sub>:  $F = 98,148$ ,  $p \ll 0,001$ ), especie en la cual los machos son de mayor tamaño que las hembras, existiendo dimorfismo sexual, esta condición en *L. nigroviridis* no varían estacionalmente (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F = 0,416$ ,  $p = 0,521$ )

#### **Temperaturas corporales de actividad**

No existen diferencias significativas interespecíficas ni estacionales en las temperaturas corporales de los lagartos adultos cuando están activos (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F = 0,06$ ,  $p = 0,81$ ). De esta manera, los individuos adultos de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* presentan temperaturas corporales similares cuando están activos en cada estación, las que permanecen sin variaciones considerables entre primavera y verano, y juntas promedian  $34,9 \pm 2,8$  °C (Figura 2). Cabe destacar que solo existe un efecto de la estación en las Tba de todos los lagartos registradas, siendo significativamente mayores las temperaturas medidas en primavera respecto a verano ( $35,9 \pm 3,1$  °C versus  $34,2 \pm 2,2$  °C) (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F_{\text{primavera-verano}} = 11,03$ ,  $p_{\text{primavera-verano}} < 0,01$ ).

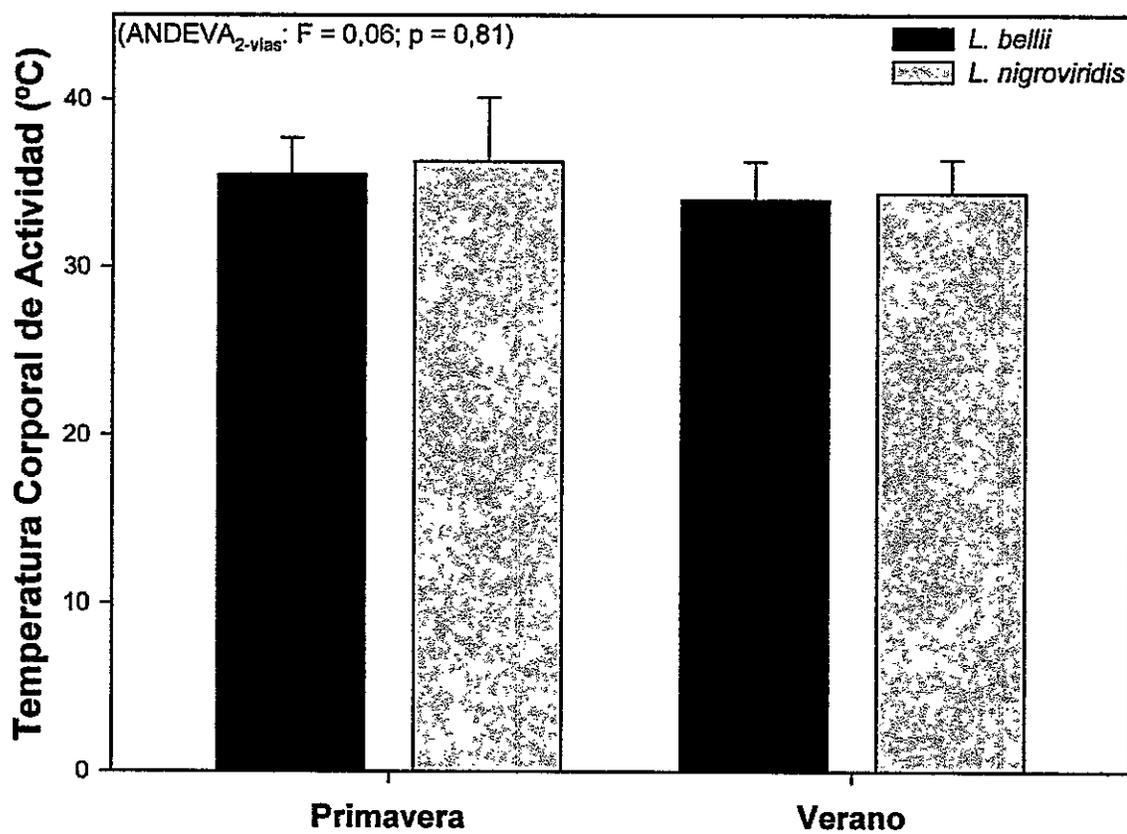


Figura 2. Temperaturas Corporales de Actividad de individuos adultos de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* en primavera y verano. Se muestra con barras negras las temperaturas corporales de actividad de *L. bellii* y en gris la de *L. nigroviridis*. En el extremo superior izquierdo se muestran los valores de los coeficientes del análisis de varianza de 2 vías realizado.

A pesar de no existir diferencias significativas, se observa una diferencia leve entre la Tba de *Liolaemus nigroviridis* para la estación de primavera respecto del resto de las temperaturas medidas dada por una mayor variabilidad de esta en comparación con las temperaturas corporales mayormente estables en *L. bellii* para ambas estaciones y en verano de *L. nigroviridis* (Figura 2.). Lo anterior puede observarse en las desviaciones estándar de las Tba resumidas en Tabla 1, donde *L. nigroviridis* en primavera presenta la mayor desviación estándar (3,4 °C) para la Tba en comparación con las otras, las que no superan los 2,3 °C de desviación. Además, es posible

apreciar un descenso estacional menor en las temperaturas corporales de actividad de ambas especies en verano respecto a las de primavera (Figura 2.). Este descenso estacional en las Tba es levemente mayor a 1 °C tanto para *L. bellii* como para *L. nigroviridis* (Primavera:  $35,5 \pm 2,2$  °C y  $36,3 \pm 3,8$  °C; Verano:  $34,0 \pm 2,3$  °C y  $34,4 \pm 2,0$  °C respectivamente, Tabla 1,)

Finalmente, al no existir diferencias significativas intraespecíficas ni interespecíficas en las Tba de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*, y, además, al no variar estas temperaturas estacionalmente, es posible promediar los valores obtenidos por especie y precisar que la temperatura corporal de actividad de *L. bellii* es de  $34,7 \pm 2,4$  °C y la de *L. nigroviridis* de  $35,4 \pm 3,2$  °C; las cuales no difieren significativamente entre machos y hembras y no cambian entre primavera y verano.

### Temperaturas del sustrato

Las temperaturas del sustrato sobre el cual se encontraban los individuos adultos activos de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* al momento de su captura presentan diferencias significativas (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F = 4,89$ ;  $p = 0,03$ ); estas se deben a un efecto de la estación sobre las Tsa (ANDEVA<sub>2-vías</sub>:  $F_{\text{primavera-verano}} = 43,02$ ,  $p_{\text{primavera-verano}} \ll 0,01$ ), dado porque los registros de Tsa en verano son significativamente mayores a los de primavera:  $41,8 \pm 6,7$  °C y  $35,0 \pm 5,8$  °C, respectivamente. Sin embargo, solo *L. bellii* se posa sobre sustratos con temperaturas significativamente mayores en verano respecto de primavera (Bellii: Prueba de Tukey,  $p_{\text{primavera-verano}} \ll 0,01$ ), hecho que no ocurre en *L. nigroviridis* (Nigroviridis: Prueba de Tukey,  $p_{\text{primavera-verano}} = 0,05$ ) (Tabla 1).

El efecto estacional sobre la Tsa no es de una magnitud tal para producir diferencias interespecíficas significativas dentro cada estación: Tanto en primavera como en verano las temperaturas de ambas especies no difieren significativamente (Primavera: Prueba de Tukey,  $p_{bellii-nigroviridis} = 0,09$ ; Verano: Prueba de Tukey,  $p_{bellii-nigroviridis} = 0,8$ ); es decir, dentro de cada estación los individuos adultos de ambas especies se posan sobre sustratos con temperaturas similares (Tabla 1).

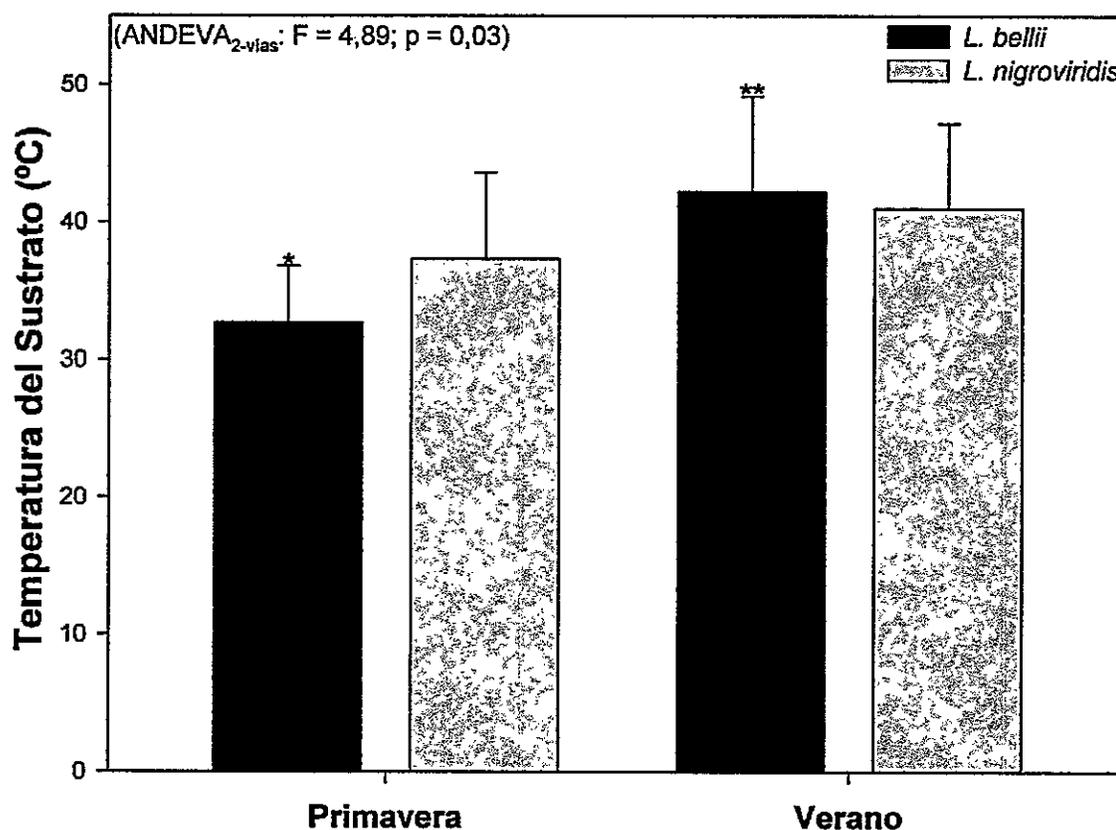


Figura 3. Temperaturas del Sustrato de Actividad de individuos adultos de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* en primavera y verano. Con barras negras se muestran las temperaturas del sustrato sobre el cual estaban individuos adultos activos de *L. bellii*, y en negro las de individuos adultos activos de *L. nigroviridis*. Los valores de los coeficientes de la prueba estadística realizada se muestran en el extremo superior izquierdo; Además, se indican con \* los pares en los que la prueba a posteriori de Tukey arrojó diferencias significativas.

Por lo tanto, es posible concluir que ambas especies permanecen sobre sustratos de características térmicas similares dentro de cada estación, siendo en verano mayores que en primavera.

### **Temperaturas de los microhábitats**

Los microhábitats son aquellas unidades distinguibles dentro del hábitat de los lagartos Altoandinos que estos suelen utilizar para distintos fines tales como refugiarse, alimentarse, hacer despliegues conductuales o para asolearse. Estos incluyen la cavidad formada bajo una roca, el área proporcionada por un arbusto, la superficie de una roca de gran tamaño y la tierra expuesta directamente a los rayos del sol. Cada uno de estos presenta características térmicas particulares y son un recurso que forma parte del ambiente con el que los lagartos establecen relaciones térmicas para alcanzar y regular su temperatura corporal de actividad. A continuación se muestran las características térmicas principales de estos microhábitats para la estación de primavera y verano, y el tiempo total en el que estos sustratos presentan la temperatura suficiente para que los lagartos suplan su recurso térmico diario de actividad. También se muestra el periodo potencial de actividad para ambas especies, obtenido según el rango de tiempo del día en el que la función ajustada por la regresión cuadrática de temperaturas corporales, cuya fórmula se muestra en las Figuras 4 y 5, iguala los valores mínimos de  $T_{ba}$  registrados en terreno para cada especie; de esta forma se estima cuándo potencialmente los lagartos alcanzan su  $T_{ba}$  y cuándo dejan de tener la temperatura corporal igual a su  $T_{ba}$ .

**Tabla 2: Características térmicas estacionales de los microhábitats y disponibilidad de recurso térmico para la temperatura corporal de actividad de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*.** Temperatura diaria promedio, máxima y mínima, y oscilación térmica de cada microhábitat y de la Tba de ambas especies. Tiempo 1° y 2° muestran la hora del día a la que la función de temperatura ajustada del microhábitat alcanza y deja la Tba mínima, respectivamente; y Tiempo Total es el periodo diario potencial en el que el microhábitat posee la temperatura suficiente para la Tba mínima de cada especie. \*: Corresponden al periodo potencial de actividad diario.

	Prom (°C)	Máx (°C)	Mín (°C)	Oscilación Térmica (°C)	Tiempo 1° (hrs)	Tiempo 2° (hrs)	Tiempo Total (h)
Primavera	Ta	16,3	25,1	5,2	19,9	-	-
	Tra	15,1	28,1	3,2	24,9	-	-
	Trr	13,7	24,9	6,2	18,7	-	-
	Tt	40,3	61,2	10,5	50,7	8:30	18:30
	Tr	28,9	43,6	10,6	33,0	11:30	18:00
	Tba <i>L. bellii</i>	35,5	41,9	31,8	10,1	9:50	18:50
	Tba <i>L. nigroviridis</i>	36,3	44,3	29,4	14,9	10:30	18:00
Verano	Ta	18,7	27,9	5,3	22,6	-	-
	Tra	18,0	33,4	2,0	31,4	-	-
	Trr	17,4	31,3	5,6	25,7	-	-
	Tt	42,4	69,9	-2,0	71,9	9:15	18:20
	Tr	31,7	55,6	-1,4	57,0	10:20	18:00
	Tba <i>L. bellii</i>	34,0	38,3	29,6	8,7	10:40	18:30
	Tba <i>L. nigroviridis</i>	34,4	37,5	30,0	7,5	10:40	18:30

A grandes rasgos, las condiciones climáticas de primavera se caracterizan por temperaturas promedio y máxima del aire inferiores en poco más de 2 °C a las de verano, mientras que las temperaturas mínimas del aire entre ambas estaciones son prácticamente iguales; ahora bien, la oscilación térmica del aire en verano es 2,7 °C mayor que la de primavera (Tabla 2).

Estas diferencias en las temperaturas del aire entre primavera y verano se ven también reflejadas en las características térmicas de los microhábitats entre ambas estaciones: Las temperaturas promedio de todos los microhábitats en verano son entre 2,1 y 3,7 °C

mayores que en primavera. Es verano la estación en la que se registran las mayores temperaturas máximas y oscilaciones térmicas de los microhábitats: todas superan en un mínimo de 5 °C a las máximas y oscilaciones térmicas de primavera; incluso, la oscilación térmica del microhábitat de tierra en verano es 21,2 °C mayor que en primavera y la temperatura máxima del microhábitat de roca es 12 °C mayor en verano que en primavera. Sin embargo, las temperaturas mínimas del refugio arbustivo y del rocoso en verano son similares entre ambas estaciones, y las mínimas de tierra y roca en esta estación son muy inferiores a las registradas en primavera, diferencias que superan los 10 °C (Tabla 2)

#### Temperaturas de los microhábitats: Primavera

El microhábitat de tierra y el de roca son los únicos que ofrecen en algún periodo del día el recurso térmico suficiente para que ambas especies alcancen su temperatura corporal de actividad. Por otra parte, la temperatura de ambos microhábitat de refugio junto con la del aire son siempre inferiores a la T<sub>ba</sub> mínima registrada para cada especie, por lo que en ningún momento del día estos microhábitats son fuente de recurso térmico para que los lagartos alcancen la temperatura corporal que les permite estar activos (Tabla 2)

Es la tierra la que sostiene el recurso térmico necesario por una mayor cantidad de tiempo en comparación a la roca (aproximadamente 10 h versus 6,5 h continuas durante el día), existiendo periodos en los que solamente el microhábitat tierra posee la temperatura suficiente para que los lagartos estén activos: desde las 8:30 hrs hasta las 11:30 hrs y desde las 18:00 hrs hasta las 18:30 hrs (Tabla 2).

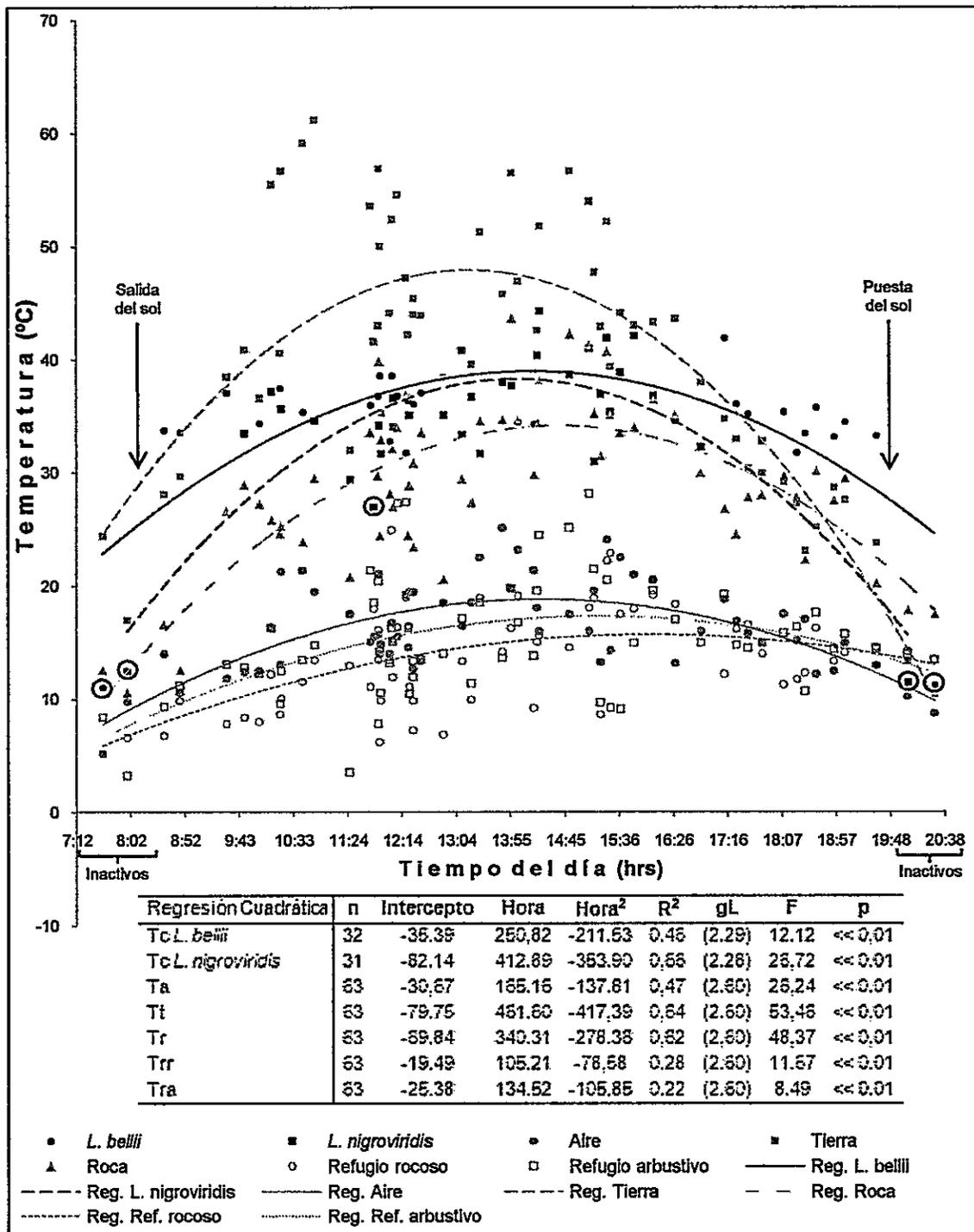


Figura 4: Temperaturas de los microhábitat y corporales de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* en un día de primavera. Las temperaturas corporales de los lagartos se muestran con negro y la de los microhábitat con gris, los círculos encierran las mediciones realizadas a lagartos inactivos encontrados en refugios rocosos; todos los demás valores fueron medidos a lagartos activos sobre sustrato tierra o roca. El inserto muestra los valores de los coeficientes de las regresiones cuadráticas.

Los 63 lagartos registrados en primavera están comprendidos en un rango horario que abarca desde las 7:36 hrs hasta las 20:29 hrs. De estos, solo se encontraron dos ejemplares de cada especie que permanecían inactivos en refugios rocosos, dos antes de la salida del sol entre las 7:36 y 7:59 hrs y dos al atardecer entre 20:04 y 20:29 hrs; además excepcionalmente se encontró un macho adulto *L. nigroviridis* refugiado bajo una roca levantada para realizar la medición térmica de refugio rocoso a las 11:48 hrs, periodo en el cual la mayoría de los lagartos se observaban activos en su entorno.

Los 58 individuos restantes se registraron en condiciones de actividad: el primer lagarto registrado fuera de su refugio y asoleándose en la superficie de una roca fue a las 8:33 hrs; y el último individuo activo registrado también se encontró sobre la superficie de una roca a las 19:35 hrs. De estos 58 individuos activos, un 96% se encontró asoleándose sobre rocas y tan solo 7 fueron registrados en sustrato de tierra; mientras que ninguno de los lagartos medidos fue registrado sobre un parche arbustivo, sin embargo, en algunas ocasiones se observó a individuos de *L. bellii* permanecer sobre arbustos, los cuales no pudieron ser capturados para su medición. De los 7 individuos que permanecían en sustrato de tierra al momento de su medición, 5 correspondían a *L. bellii* y 2 a *L. nigroviridis*, tanto machos como hembras.

Finalmente, el periodo potencial de actividad de *Liolaemus bellii* (9 h) es mayor al de *L. nigroviridis* (7,5 h) en la estación primaveral, habiendo una diferencia de actividad de 1,5 h entre ambas especies, debido a que *L. bellii* puede alcanzar su Tba 40 minutos antes que *L. nigroviridis*, y permanecer activo 50 minutos más (Tabla 2). Por otra parte, el rango horario en el que *L. bellii* fue medido en actividad abarca desde las 8:33 hrs hasta las 19:35 hrs, mientras que *L. nigroviridis* fue medido activo solo entre las 9:48 hrs y las 17:49 hrs (Figura 4).

### Temperaturas de los microhábitats: Verano

Al igual que en primavera, el microhábitat de tierra y el de roca son los únicos que poseen en algún momento del día las características térmicas tales que permiten a los lagartos de ambas especies alcanzar la temperatura corporal a la cual pueden entrar y permanecer en actividad; ni el refugio rocoso ni el arbustivo, así como tampoco el aire, significan un recurso térmico suficiente para que los lagartos alcancen su Tba en ningún periodo sostenido del día. Excepcionalmente, se registraron en cinco instantes no continuos de tiempo entre las 10:40 y las 13:00 hrs temperaturas superiores a 30 °C en alguno de los microhábitats de refugio (Figura 5), las cuales eventualmente podrían suplir el recurso térmico necesario para los lagartos dado que están levemente sobre la temperatura corporal mínima de actividad medidas para ambas especies.

En verano se estrechan las diferencias en el periodo de tiempo en que los microhábitats de tierra y roca son fuente de recurso térmico para la Tba de los lagartos: la tierra permanece 9 h con temperaturas superiores a la Tba de ambas especies, mientras que la roca solo 7,6 h aproximadamente. El lapso de tiempo en que los lagartos pueden alcanzar su Tba solo mediante el microhábitat de tierra es entre las 9:15 y las 10:20 hrs y entre las 18:00 y 18:20 hrs (Tabla 2)



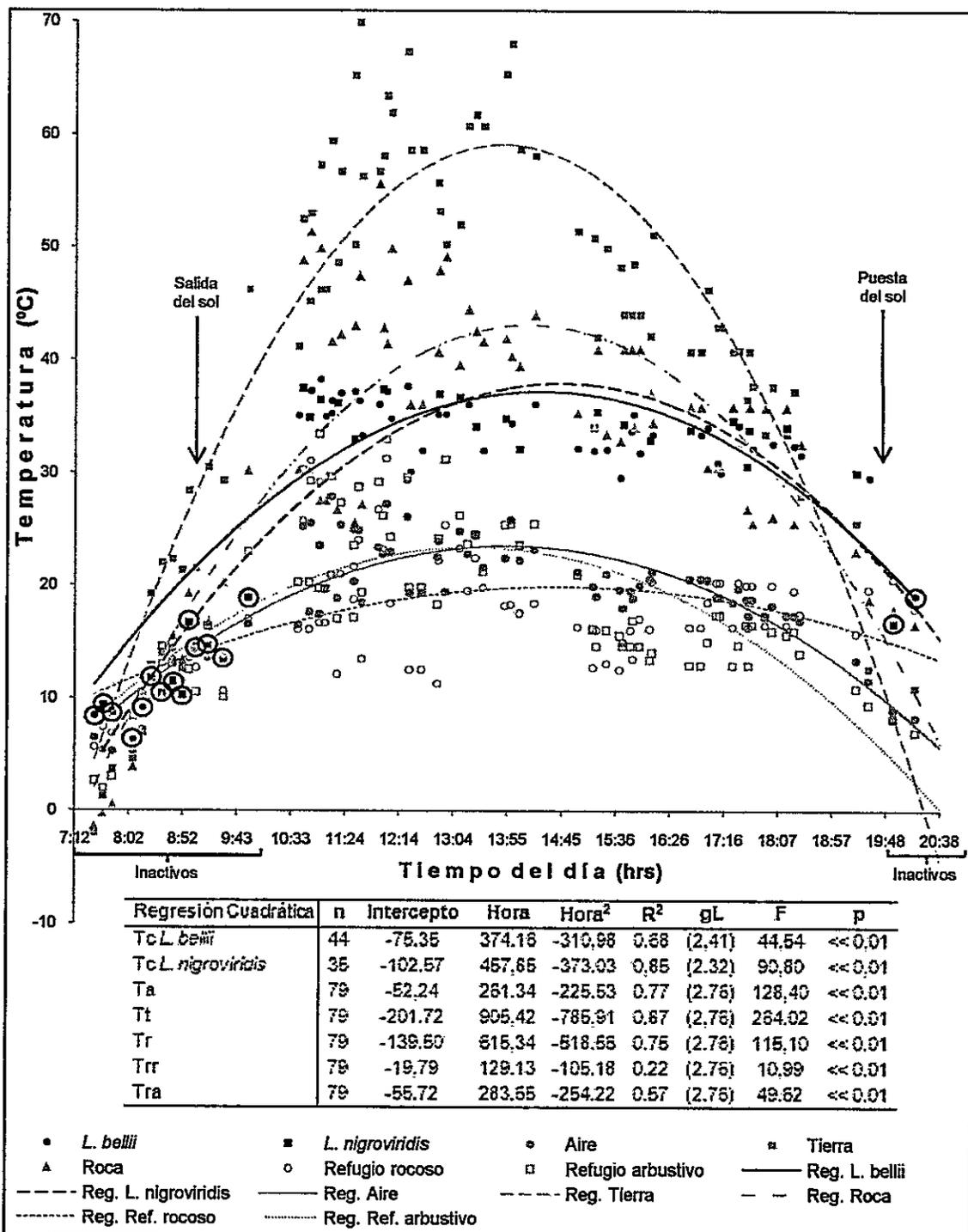


Figura 5: Temperaturas de los microhábitats y corporales de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* en un día de verano. Las temperaturas corporales de los lagartos se muestran con negro y los microhábitats con gris, los círculos encierran las mediciones realizadas a lagartos encontrados en refugios rocosos; todos los demás valores fueron medidos a lagartos sobre sustrato tierra o roca. El inserto muestra los valores de los coeficientes de las regresiones cuadráticas realizadas.

Un total de 79 lagartos fueron registrados en verano, mediciones que están comprendidas entre las 7:30 hrs hasta las 20:40 hrs. 18 individuos de estos fueron hallados al levantar rocas mientras permanecían inactivos bajo ellas: 14 de ellos, 11 de los cuales pertenecían a la especie *L. nigroviridis*, fueron registrados entre las 7:30 hrs y las 9:53 hrs, de los cuales solo 3 permanecieron inactivos hasta 1 hora después de la salida del sol; mientras que los 4 restantes, dos de cada especie, fueron registrados luego de la puesta de sol entre las 19:32 y las 20:40 hrs. Ningún lagarto fue encontrado excepcionalmente refugiado bajo una roca mientras se realizaban las mediciones térmicas como el caso anteriormente descrito en estación primaveral.

Sesenta y un individuos fueron registrados mientras permanecían activos en su entorno: el primero de ellos fue observado y medido fuera de su refugio mientras permanecía sobre la tierra a las 10:40 hrs; mientras que el último individuo activo registrado se encontró asoleándose sobre la superficie de una roca a las 19:20 hrs. De estos 61 individuos activos, solo 9 se observaron en un sustrato distinto al de la superficie de una roca, todos ellos sobre tierra, de los cuales solo 1 correspondía a *L. nigroviridis*. Ningún individuo fue registrado sobre sustrato arbustivo, sin embargo y al igual que en primavera, se pudo observar en algunas ocasiones solo a lagartos de la especie *L. bellii* permanecer sobre arbustos. Finalmente, un 95% de los individuos activos registrados se encontraban asoleándose sobre rocas.

El periodo potencial de actividad en verano es de 7,8 h; sin diferencias entre ambas especies. Por otra parte, el rango horario en el que fue medido *L. bellii* en actividad abarca desde las 10:40 hrs hasta las 18:28 hrs, mientras que para *L. nigroviridis* va desde las 10:44 hrs hasta las 19:20 hrs.

## DISCUSIÓN

Las poblaciones simpátricas de lagartos Altoandinos *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* que coexisten en la localidad de Lagunillas poseen características similares entre sí respecto a su biología térmica, en cuanto la temperatura corporal que poseen ambas cuando están en actividad no difiere interespecíficamente, siendo en promedio  $34,9 \pm 2,8$  °C. Esto concuerda con las proposiciones teóricas de algunos autores que, basados en evidencia empírica, postulan que la temperatura corporal de actividad de los lagartos del género *Liolaemus* se mantiene relativamente estable entre sus distintas especies, proponiendo un carácter conservativo en las características térmicas dentro del género (Fuentes & Jaksic 1979). Los valores que se han propuesto para esta temperatura corporal varían según las distintas fuentes: 35 °C (Fuentes & Jaksic 1979); 31 a 32 °C (Halloy & Laurent 1987); 31,6 °C (Labra 1998, Labra y col. 2001); 32 a 34 °C (Pearson & Bradford 1976), con la excepción del lagarto más austral del género, *L. magellanicus*, que presenta temperaturas corporales de actividad entre 26 y 27 °C (Jaksić & Schwenk 1983). Como las temperaturas corporales de actividad resultantes del presente estudio para *L. bellii* y *L. nigroviridis* son de 35 °C aproximadamente, estas responden positivamente al rango propuesto por Fuentes & Jaksic (1979). De manera más generalizadora, otros autores postulan que la gran mayoría de los géneros de lagartos presentan temperaturas corporales de actividad similares entre sí, las que estarían comprendidas en un rango que va desde los 34 a los 36 °C (Andrews y col. 1999), generalización en la cual *L. bellii* y *L. nigroviridis* no representarían la excepción.

Otros autores han utilizado metodologías similares a las del presente trabajo para registrar la temperatura corporal de ambas especies de lagartos aquí tratadas, obteniendo una temperatura corporal de actividad para *Liolaemus bellii* de  $34,2 \pm 1,1$  °C (Labra 1998, Labra y col. 2009) y  $33,03 \pm 2,29$  °C (Carothers y col. 1997, Carothers y col. 1998), estos valores son similares a los que aquí obtenidos ( $34,7 \pm 2,4$  °C, Tabla 1), a pesar de haber sido trabajados en una población de Farellones, localidad ubicada a 30 km al norte de Lagunillas. Para *L. nigroviridis* se indica en la literatura una temperatura corporal de actividad de  $35,49 \pm 2,08$  °C (Carothers y col. 1997, Carothers y col. 1998, Vidal & Labra 2008), valor registrado también en Farellones y que tampoco distan de los registrados en el presente estudio ( $35,4 \pm 3,2$  °C, Tabla 1).

Además de no existir diferencias interespecíficas en las temperaturas corporales de actividad de *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis*, ambas especies mantienen esta condición entre estaciones del año con condiciones climáticas distintas, como son primavera y verano, a pesar de su condición de organismos ectotermos dependientes de una fuente externa de calor y contrario a lo que predice la literatura en la que se cita que las temperaturas corporales de actividad de los lagartos efectivamente varían estacionalmente debido a que están sometidos a distintas condiciones térmicas que las determinan, demostrándose incluso este caso en algunas poblaciones del género *Liolaemus* (Labra y col. 2003). El caso particular que en el presente trabajo se expone representaría la excepción a la mayoría de los casos de variación estacional en la temperatura corporal de actividad de poblaciones de lagartos, y es posible explicar este fenómeno basándose en que *L. bellii* y *L. nigroviridis* son lagartos Altoandinos, es decir que habitan en sectores de altura por sobre los 2000 m s.n.m. en la Cordillera de los Andes, lo que implica que están adaptados a sobrevivir en condiciones extremas de

temperatura y calor para un organismo ectotermo (Carothers y col. 1997), y por ende, las condiciones climáticas notoriamente distintas entre primavera y verano no son de una magnitud tal para tener un efecto sobre las temperaturas corporales de actividad de los lagartos, las cuales podrían ser mantenidas estacionalmente mediante termorregulación conductual. Para aclarar lo expuesto anteriormente, es necesario realizar mediciones de temperatura corporal de actividad en meses correspondientes a la estación de otoño y evaluar si las condiciones climáticas más frías y lluviosas de este periodo (Gastó y col. 1993) son tales que imponen mayores restricciones a la termorregulación de ambas especies, afectando las temperaturas corporales a la que están activos en comparación a primavera y verano.

Respecto al segundo aspecto de la biología térmica de los lagartos aquí comparado, las relaciones térmicas que estos establecen con su ambiente, el periodo potencial de actividad es el mismo para ambas especies en verano, el que comprende un total de tiempo de 7 horas y 50 minutos. Sin embargo, en primavera las estimaciones del tiempo que cada especie permanece activa mostraron diferencias entre ambas: *L. bellii* podría estar activo 1 hora y 30 minutos más que *L. nigroviridis* según lo indica la curva de ajuste realizada (Tabla 2, Figura 4). Sin embargo, esta diferencia puede deberse a un sesgo en las mediciones de la temperatura corporal de actividad de *L. nigroviridis* entre las 8:00 y 9:47 hrs, periodo en el que no se pudo registrar a ningún individuo de esta especie, mientras que sí se midió a tres de *L. bellii* todos los cuales presentaban temperaturas corporales sobre su temperatura corporal de actividad (Figura 4). Este sesgo ocasionaría un ajuste menos representativo de las temperaturas de *L. nigroviridis* dada la carencia de información en el periodo de tiempo en el cual los lagartos comienzan su actividad. Además, esta situación también ocurre con las

últimas mediciones de cada especie, siendo el registro final de *L. nigroviridis* a las 17:49 hrs mientras que el de *L. bellii* fue a las 19:35 hrs (Figura 4), realizándose 7 mediciones más para esta especie en este periodo. Lo anterior se traduce en que la parábola de ajuste para las temperaturas corporales de *L. nigroviridis* sea más pronunciada ( $\text{Hora}^2_{L. \text{nigroviridis}} = -353,90$ ;  $\text{Hora}^2_{L. \text{bellii}} = -211,53$ ), y por ende acorte los periodos potenciales de actividad para esta especie.

Ahora bien, considerando que no hay variaciones interespecíficas en la temperatura corporal de actividad y que las relaciones térmicas que cada especie de lagarto establecen con su ambiente no difieren en verano, es decir, ambas presentan características similares en los rasgos principales de su biología térmica; y además agregando que ambas especies comparten una serie de características de su ecología tales como una dieta principalmente insectívora (Leyton & Valencia 1992), de hábito diurno y saxícola (Donoso-Barros 1966), modo de reproducción vivípara (Lobos G 2010) y periodo de actividad que se extiende desde mediados de primavera hasta mediados de otoño, con hibernación en los meses de invierno (Naya y col. 2009, 2010), es posible proponer que *Liolaemus bellii* y *L. nigroviridis* representan un caso particular en el que dos organismos ectotermos que coexisten en simpatria en un mismo hábitat comparten características similares tanto de su biología térmica como de su ecología, donde con la información existente a la fecha no es posible establecer una diferenciación en la explotación de los recursos vitales para su sobrevivencia que minimicen la competencia interespecífica entre ambas.

Una explicación posible a este fenómeno es que no exista competencia interespecífica por los recursos presentes en su hábitat dado que estos no son limitados según los requerimientos de ambas especies en las estaciones de primavera y verano. Sin

embargo, no fue evaluada la condición de escasez de los recursos disponibles en el sitio de estudio para las estaciones en las que se trabajó, siendo necesaria la evaluación de esta condición en estudios futuros.

Otra explicación posible es que dado que la biología térmica dentro del género *Liolaemus* no es lábil sino que más bien es de carácter conservador (Fuentes & Jaksic 1979), la explotación diferenciada del recurso térmico no sería un mecanismo factible mediante el cual dos especies pueden minimizar la competencia interespecífica y permitir así su coexistencia. Por lo que las características ecológicas en las que se estima que ambas especies no difieren debiesen ser mayormente analizadas; dentro de ellas cobra especial relevancia estudiar el uso del espacio entre ambas especies, dado que observaciones realizadas en el trabajo de campo del presente estudio dan cuenta de una posible diferenciación interespecífica en este aspecto: *L. nigroviridis* fue encontrado más frecuentemente en sectores en los que el componente mayoritario del hábitat eran acopios de rocas de gran tamaño, lugares que también contaban con la presencia abundante de *L. bellii*; sin embargo, este último fue avistado en reiteradas ocasiones en sectores donde el componente principal eran arbustos espaciados por áreas de tierra descubierta con escasas rocas de pequeño tamaño, lugar en el cual no fue avistado *L. nigroviridis*. En estos últimos sectores, fue posible observar a *L. bellii* utilizando comúnmente arbustos como sustrato para refugiarse, asolearse e incluso para llevar a cabo despliegues conductuales territoriales y/o reproductivos, mientras que *L. nigroviridis* solo fue avistado realizando estas conductas en grandes rocas o en parches de tierra adyacentes a estas rocas.

La información del presente trabajo que avala las observaciones descritas anteriormente se extraen a partir de la Figura 4 y 5, en que de los 16 casos de lagartos

no registrados en superficies rocosas, 13 correspondían a *L. bellii*; lo anterior da cuentas de la casi estricta relación que tiene *L. nigroviridis* con los sustratos rocosos, mientras esta relación es más flexible en *L. bellii*. Además, cuando se realizó el levantamiento de rocas en busca de lagartos inactivos, el mayor porcentaje de individuos encontrados en refugios rocosos en verano correspondían a *L. nigroviridis* 75% versus 25% de *L. bellii*.

Como observación adicional, solo fue avistado a *L. bellii* utilizando un microhábitat distinto a los previamente catalogados, el cual correspondía a cuevas cavadas en la tierra por un roedor fosorial que habita en estos sectores: *Spalacopus cyanus*. Fenómeno que no ha sido citado en la literatura actual existente y que corresponde a otra razón más para realizar futuros estudios sobre uso del espacio en estas especies.

## CONCLUSIONES

No es posible establecer diferencias en las características principales de la biología térmica de dos especies congénicas simpátricas de lagartos Altoandinos, ya que tanto *Liolaemus bellii* como *L. nigroviridis* poseen temperaturas corporales de actividad semejantes entre sí, las que no presentan diferencias interespecíficas significativas. Además, las relaciones térmicas que estos lagartos establecen con su ambiente, estudiadas como la interacción térmica entre el individuo y sus microhábitats, son también similares entre ambas especies en la época en la que se obtuvieron los resultados más representativos: verano. Finalmente, las características de la biología térmica de ambas especies aquí estudiadas no son suficientes para establecer una diferenciación en la explotación del recurso térmico que tenga como consecuencia una disminución de la competencia por este y que facilite la coexistencia de ambas especies. Es por lo anterior que los resultados y análisis del presente trabajo refutan la hipótesis planteada.

Es necesario llevar a cabo nuevos estudios que analicen más detalladamente los rasgos ecológicos de ambas especies que se suponen son compartidos tales como la dieta insectívora, el hábito saxícola, y por sobre todo, el uso del espacio.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ahumada, M., & L. Faúndez. 2001. Guía descriptiva de las praderas naturales de Chile. Servicio Agrícola Ganadero, Santiago, Chile.
- Andrews, R. M., F. R. Méndez-de la Cruz, M. Villagrán-Santa Cruz, & F. Rodríguez-Romero. 1999. Field and Selected Body Temperatures of the Lizards *Sceloporus aeneus* and *Sceloporus bicanthalis*. *Journal of Herpetology* 33:93-100.
- Angilletta Jr, M. J., P. H. Niewiarowski, & C. A. Navas. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249-268.
- Arroyo, M. T. K., J. J. Armesto, & C. Villagran. 1981. Plant phenological patterns in the high Andean Cordillera of central Chile. *The Journal of Ecology*:205-223.
- Beaupre, S. J. 1995. Effects of geographically variable thermal environment on bioenergetics of mottled rock rattlesnakes. *Ecology*:1655-1665.
- Begon, M., M. Mortimer, & D. J. Thompson. 1996. Interspecific Competition. *En* Wiley-Blackwell (eds), *Population Ecology: A unified study of animals and plants*. pp 75-116. Blackwell Science Ltd
- Böke Soza, G. M. 2013. Análisis florístico y melisopalinológico de la pradera altoandina del sector de Lagunillas, San José de Maipo, R. M. Tesis Pregrado. Universidad de Chile, Santiago.
- Carla Piantoni, N. R. Iburgüengoytía & V. E. Cussac. 2006a. Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. *Amphibia-Reptilia* 27:385-392.
- Carla Piantoni, N. R. Iburgüengoytía & V. E. Cussac. 2006b. Growth and age of the southernmost distributed gecko of the world (*Homonota darwini*) studied by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia* 27:393-400.
- Carothers, J., P. Marquet, & F. Jaksic. 1998. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71:39-50.
- Carothers, J. H., S. F. Fox, P. A. Marquet, & F. M. Jaksic. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70:297-309.
- Carrascal, L. M., P. López, J. Martín, & A. Salvador. 1992. Basking and Antipredator Behaviour in a High Altitude Lizard: Implications of Heat-exchange Rate. *Ethology* 92:143-154.
- Cei, J. M. 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina: herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Torino, Museo regionale di scienze naturali.
- Celedon-Neghme, C., L. A. San Martín, P. F. Victoriano, & L. A. Cavieres. 2008. Legitimate seed dispersal by lizards in an alpine habitat: The case of *Berberis empetrifolia* (Berberidaceae) dispersed by *Liolaemus belii* (Tropiduridae). *acta oecologica* 33:265-271.
- Clark, D. R., Jr. & J. C. Kroll. 1974. Thermal Ecology of Anoline Lizards: Temperate versus Tropical Strategies. *The Southwestern Naturalist* 19:9-19.
- Cowles, R. B. 1962. Semantics in Biothermal Studies. *Science* 135:670.
- Cowles, R. B. & C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist* 83:261-296.

- Darwin, C. 1859. On the origins of species by means of natural selection. London: Murray:247.
- Donoso-Barros, R. 1966. Reptiles de Chile. Universidad de Chile (eds), Santiago, Chile.
- Espinoza, R. E., J. J. Wiens, & C. R. Tracy. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**:16819-16824.
- Etheridge, R. & R. Espinoza. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropicuridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* **126**:1-64.
- Fuentes, E. R. & F. M. Jaksic. 1979. Activity Temperatures of Eight *Liolaemus* (Iguanidae) Species in Central Chile. *Copeia* **1979**:546-548.
- Futuyma, D. J. 2009. Evolution. State University of New York, New York, Estados Unidos de América.
- Gajardo, R. 1994. La vegetación natural de Chile: clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria Santiago, Santiago, Chile.
- Gastó, J., F. Cosío, & D. Panario. 1993. Clasificación de ecorregiones y determinación de sitio y condición: Manual de aplicación a municipios y predios rurales. Red de Pastizales Andinos, Santiago, Chile.
- Halloy, S. & R. Laurent. 1987. Notes éco-éthologiques sur *Liolaemus huacahuasicus* Laurent (Iguanidae) du Nord-Ouest argentin. *Revue française d'Aquariologie* **14**:137-144.
- Hertz, P. E., Huey, R. & Nevo, E. 1983. Homage to Santa Rita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution* **37**:1075-1084.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of the reptiles. Pages 25-91 *En* C. Gans and F. Pough, editors. *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.
- Hutchinson, E. 1957. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **22**:415-427.
- Ibargüengoytía, N., J. Acosta, J. Boretto, H. Villavicencio, J. Marinero, & J. Krenz. 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of arid environments* **72**:1620-1630.
- Ibargüengoytía, N. R. 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongatus* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of arid environments* **62**:435-448.
- Jaksić, F. M. & K. Schwenk. 1983. Natural History Observations on *Liolaemus magellanicus*, the Southernmost Lizard in the World. *Herpetologica* **39**:457-461.
- Labra, A. 1998. Selected body temperatures of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural* **71**:349-358.
- Labra, A. & F. Bozinovic. 2002. Interplay between pregnancy and physiological thermoregulation in *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* **9**:421-426.
- Labra, A., J. Pienaar, & T. F. Hansen. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* **174**:204-220.
- Labra, A., M. Soto-Gamboa, & F. Bozinovic. 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert-dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* **8**:413-420.

- Labra, A., M. Vidal, & F. Bozinovic. 2003. Termorregulación en reptiles: un veloz pasado y un futuro lento. *Fisiología Ecológica y Evolutiva. Teoría y Casos de Estudio en Animales*. Santiago, Ediciones Universidad Católica de Chile, 531p:207-224.
- Leyton, V. & J. Valencia. 1992. Follicular Population Dynamics: Its Relation to Clutch and Litter Size in Chilean *Liolaemus* Lizards. Pages 123-134 *En* W. Hamlett, editor. *Reproductive Biology of South American Vertebrates*. Springer New York.
- Lobo, F., R. E. Espinoza, & S. Quinteros. 2010. A critical review and systematic discussion of recent classification proposals for liolaemid lizards. *Zootaxa* 2549:1-30.
- Lobos G, H. H., Cattán P, Méndez MA, Gallardo C, Campos L, Correa C. 2010. Atlas de Biodiversidad de Anfibios y Reptiles de la Región Metropolitana de Chile, Una herramienta para la gestión de los recursos naturales.
- Losos, J. B. 1990. A Phylogenetic Analysis of Character Displacement in Caribbean *Anolis* Lizards. *Evolution* 44:558-569.
- Losos, J. B. 1992. The Evolution of Convergent Structure in Caribbean *Anolis* Communities. *Systematic Biology* 41:403-420.
- Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. d. Queiroz, & L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards. *Science* 279:2115-2118.
- Luebert, F. & P. Plischoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Magnuson, J. J., L. B. Crowder, & P. A. Medvick. 1979. Temperature as an Ecological Resource. *American Zoologist* 19:331-343.
- Margalef, R. 1998. Ecología. Omega (eds), Barcelona, España.
- Mella, J. 2005. Guía de campo reptiles de Chile: zona central. Ediciones del Centro de Ecología Aplicada 147.
- Mercer, J. 2001. Glossary of Terms for Thermal Physiology. *The Japanese Journal of Physiology* 51:245 - 280.
- Möbius, K. A. 1877. *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Verlag von Wiegandt, Hempel & Parey, Berlin, Alemania.
- Naya, D. E., C. Veloso, P. Sabat, & F. Bozinovic. 2009. Seasonal flexibility of organ mass and intestinal function for the Andean lizard *Liolaemus nigroviridis*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 311:270-277.
- Naya, D. E., C. Veloso, P. Sabat, & F. Bozinovic. 2010. Seasonal flexibility in organ size in the Andean lizard *Liolaemus moradoensis*. *Journal of morphology* 271:1440-1445.
- Naya, D. E., C. Veloso, P. Sabat, & F. Bozinovic. 2011. Physiological flexibility and climate change: The case of digestive function regulation in lizards. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 159:100-104.
- Paulissen, M. 1999. Thermal biology of the parthenogenetic whiptail lizards of the *Cnemidophorus laredoensis* complex (Sauria: Teiidae) in southern Texas. *Texas Journal of Science* 51:37 - 48.
- Pearson, O. P. & D. F. Bradford. 1976. Thermoregulation of Lizards and Toads at High Altitudes in Peru. *Copeia* 1976:155-170.



- Pianka, E. R. 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- Pincheira-Donoso, D. & H. Núñez. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicuridae: Liolaeminae): taxonomía, sistemática y evolución. Museo Nacional de Historia Natural., Santiago, Chile.
- Pough, F. H. & C. Gans. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. *Biology of the Reptilia* 12:17-23.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Schoener, T. W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185:27-39.
- Schulte, J. A. S., J. R. Macey, R. E. Espinoza, & A. Larson. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid lizard genus *Liolaemus*: multiple origins of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:75-102.
- Sears, M. W. 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143:25-36.
- Shine, R. 2004. Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58:1809-1818.
- Shine, R. 2005. Life-History Evolution in Reptiles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:23-46.
- Squeo, F. A., H. Veit, G. Arancio, J. R. Gutierrez, M. T. Arroyo, & N. Olivares. 1993. Spatial heterogeneity of high mountain vegetation in the Andean desert zone of Chile. *Mountain Research and Development*:203-209.
- Tracy, C. R. & K. A. Christian. 1986. Ecological Relations Among Space, Time, and Thermal Niche Axes. *Ecology* 67:609-615.
- Uetz, P. 2014. The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>, accesado en Diciembre 12, 2014.
- Veloso, A. & J. Navarro. 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali* 6:481-539.
- Veloso, C., D. Luhr, R. Marfull, H. Torres-Contreras, D. F. Pérez, P. Sabat, & M. Canals. 2012. Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa parvula* Pocock 1903 (Araneae: Theraphosidae), a spider from the Chilean Andes. *Journal of Arachnology* 40:34-38.
- Vidal, M. & A. Labra. 2008. *Herpetología de Chile*. Science Verlag, Santiago, Chile.
- Williams, E. 1995. The Origin of Faunas. Evolution of Lizard Congeners in a Complex Island Fauna: A Trial Analysis. pp 47-89 *En* T. Dobzhansky, M. Hecht, and W. Steere (eds). *Evolutionary Biology*. Springer US.
- Zug, G. R., L. J. Vitt, & J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, California, Estados Unidos de América.