

UNCUYO

UNIVERSIDAD NACIONAL DE CUYO

PROBIOL
PROGRAMA DE POSGRADO EN BIOLOGIA

TESIS DE DOCTORADO

**EVALUACIÓN DE LA FLEXIBILIDAD EN LA FISIOLOGÍA TÉRMICA Y
DESEMPEÑO LOCOMOTOR EN *Liolaemus chacoensis* (Squamata:
Liolaemidae) EN EL CHACO DE SAN JUAN**

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Lic. Graciela Vanesa Astudillo

Director:

Dr. Héctor José Villavicencio (UNSJ)

Co-director:

Dr. Juan Carlos Acosta (UNSJ)

MENDOZA, 2018

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación

TRIBUNAL

Firma:Aclaración:

Firma: Aclaración:.....

Firma: Aclaración:.....

Agradecimientos

A mi compañero y papá de mis hijas, Juan Manuel; tu amor y apoyo han sido la base de nuestro hogar. Esta tesis es un tributo a la colaboración, paciencia y comprensión que has brindado a lo largo de este viaje académico. Gracias por ser un pilar de fortaleza. Tu presencia en mi vida es un regalo invaluable, y este logro es nuestro, en equipo.

A mis bellezas July y Coty: Cada día que paso a su lado es un regalo que atesoro en mi corazón. Sus risas, curiosidad e infinita capacidad de amar han sido la inspiración detrás de cada esfuerzo en mi vida. Gracias por llenar mi mundo de amor y dulzura.

Quisiera agradecer a todos los que me acompañaron y motivaron a culminar esta hermosa etapa.

A mis formadores, José y Juan Carlos, por aceptarme para realizar este trabajo de tesis bajo su dirección. Por facilitarme siempre los medios suficientes para llevar a cabo todas las actividades propuestas durante el desarrollo de esta tesis. Les agradezco la confianza, apoyo y dedicación de su tiempo. A mi director, José Villavicencio por el incentivo a realizar un doctorado y motivar mi vocación, por su compromiso con el que dirigió esta tesis, por la gran dedicación con la cual me transmitió todos sus conocimientos. A mi codirector, Juan Carlos Acosta por transmitirme sus conocimientos en el campo y por su buena disposición y con la pasión que comparte su trabajo.

A mi mamá, por ser una parte muy importante de mi vida, gracias madre querida por toda tu bondad, generosidad y amor incondicional.

A mi gran amiga Mariela, una excelente compañera de trabajo y amiga, cuantas anécdotas y “carreras corridas”, gracias por tu incondicional apoyo y a seguir trabajando juntas.

A todos los que me acompañaron en las salidas de campo y/o me ayudaron a cuidar de las lagartijas y a realizar los estudios, por compartir sus conocimientos y sobre todo su amistad.

Sin toda esta larga lista de personas hubiese sido imposible llegar a concluir esta etapa de mi vida.

La realización de esta Tesis Doctoral fue posible gracias a la beca de Postgrado otorgada por CONICET.

ÍNDICE

RESUMEN.....	7
SUMMARY	9
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	11
Introducción general.....	12
Antecedentes de la especie en estudio	16
Área de estudio.....	18
Fechas de muestreo	21
Hipótesis y preguntas	23
Hipótesis	23
Objetivo General.....	24
Organización de la tesis	24
CAPÍTULO 1	26
Termoecología de campo y efectividad termorregulatoria de <i>Liolaemus chacoensis</i> ... 26	
Introducción.....	27
Objetivos específicos	31
Materiales y métodos.....	32
Temperatura operativa (T_o).....	33
Ensayo de temperaturas preferidas (T_{pref}).....	35
Efectividad termorregulatoria.....	37
Análisis estadístico.....	38

Resultados.....	39
Temperatura corporal de campo.....	41
Temperatura operativa (T_o).....	48
Temperatura preferida.....	54
Variación de T_c y T_{pref}	56
Efectividad termorregulatoria $E= 1- (media\ db/media\ de)$	58
Discusión.....	59
 CAPÍTULO 2.....	 63
Tolerancia térmica y desempeño locomotor de <i>Liolaemus chacoensis</i>	63
Introducción.....	64
Objetivos específicos.....	68
Materiales y Métodos.....	69
Velocidad de carrera ($m.s^{-1}$).....	70
Resistencia (s).....	72
Parámetros térmicos fisiológicos de estado de hipotermia.....	74
Parámetros térmicos fisiológicos de estado de hipertermia.....	75
Margen de seguridad fisiológico y tolerancia térmica.....	77
Análisis estadístico.....	77
Resultados.....	79
Desempeño locomotor: Carrera corta, carrera larga y resistencia.....	79
Relación de la temperatura corporal de ensayo (T_{corp}) y CC, CL, R.....	79
Efecto de la temperatura corporal sobre la velocidad de CC y CL, y R.....	82
Parámetros de desempeño locomotor.....	85
Comparación del desempeño según: temporada, estadio y sexo.....	93
Compromiso entre resistencia y velocidad de carrera corta.....	97
Relación entre las temperaturas críticas ($TC_{mín}$ y $TC_{máx}$) y LHC.....	98

Parámetros térmicos fisiológicos fundamentales	99
Discusión	107
CAPÍTULO 3	113
Flexibilidad en la fisiología térmica y en el desempeño locomotor de <i>Liolaemus chacoensis</i>	113
Introducción	114
Objetivos específicos	117
Materiales y Métodos.....	118
Ensayo de aclimatación.....	118
Ensayo de Aclimatación al calor	118
Ensayo de aclimatación al frío.....	119
Análisis estadístico	120
Resultados.....	122
Relación del desempeño locomotor y T_{corp} y LHC	122
Aclimatados al calor	122
Aclimatados al frío	123
Efecto de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor.....	123
Variación intraespecífica en el desempeño locomotor	127
Efecto de la aclimatación	130
Comparación de la curva de desempeño térmico.....	130
Discusión	140
CONCLUSIONES.....	145
BIBLIOGRAFÍA CITADA	147
LISTA DE ABREVIATURAS	172

RESUMEN

La regulación de la temperatura corporal en los lagartos juega un rol clave para la supervivencia de las especies. Su condición fisiológica, en referencia a su dependencia de la temperatura ambiente, los convierte en un excelente modelo de estudio. Estos organismos pueden beneficiarse de la habilidad de producir fenotipos alternativos en diferentes ambientes, ajustando su fisiología a un rango de condiciones ambientales. El objetivo de este trabajo fue determinar en una población de *Liolaemus chacoensis* y en sus segmentos intrapoblacionales la existencia de flexibilidad en sus parámetros termofisiológicos y en el desempeño locomotor asociado a la variación de la temperatura ambiental. Además, se probó la influencia de un tipo de plasticidad fenotípica, la aclimatación térmica, poniendo a prueba la hipótesis de aclimatación beneficiosa. Para ello, los individuos fueron capturados a mano. Luego se realizaron los estudios de campo y laboratorio: termoeología de campo, efectividad termorregulatoria y tolerancia térmica. También, se calcularon los parámetros de dos componentes de desempeño locomotor: velocidad de carrera y resistencia, determinando la curva de desempeño térmico para *L. chacoensis*. Esta metodología se utilizó tanto en los ensayos con y sin aclimatación. El ensayo de aclimatación se realizó al calor (35° C) y al frío (21° C). Los resultados indican que *L. chacoensis* se comportaría como un termorregulador moderado. Al analizar los diferentes segmentos poblacionales se observó una marcada heterogeneidad estacional en la biología térmica de *L. chacoensis*. La temperatura óptima ($T_{\text{ópt}}$) en los lagartos aclimatados fue menor a la $T_{\text{ópt}}$ de los lagartos no aclimatados, ubicándose 3° C por debajo. La amplitud de desempeño fue de 26° C en individuos no aclimatados. Este amplio margen sugiere un modelo de curva de desempeño del tipo generalista. Sin embargo

luego de la aclimatación los parámetros térmicos fisiológicos como las temperaturas voluntarias, temperaturas preferidas y el rango intercuartil de T_{pref} se modificaron. Con respecto a la temperatura preferida se observó un aumento independientemente de la temperatura de aclimatación. El rango de tolerancia térmica disminuye luego de los ensayos de aclimatación, esta respuesta podría reflejar una menor tolerancia a los cambios climáticos y por lo tanto situar a *L. chacoensis* como más vulnerable al cambio climático global. En cuanto al desempeño locomotor, la resistencia máxima de los lagartos aclimatados aumentó. Estos resultados sugieren que *Liolaemus chacoensis* puede también utilizar la aclimatación como una estrategia adaptativa para responder a la variación térmica ambiental. Lo obtenido en este trabajo muestra que la hipótesis de aclimatación beneficiosa se cumple parcialmente, porque no todos los aspectos abordados en este estudio mostraron un aumento o mejora.

SUMMARY

Regulation of body temperature in lizards plays a key role in the survival of species. Their physiological condition, in reference to their dependence on the ambient temperature, makes them an excellent study model. These organisms may benefit from the ability to produce alternative phenotypes in different environments, adjusting their physiology to a range of environmental conditions. The aim of this work was to determine in a population of *Liolaemus chacoensis* and in its intrapopulation segments the existence of flexibility in its thermophysiological parameters and in the locomotor performance associated with the variation of the environmental temperature. In addition, the influence of a type of phenotypic plasticity, thermal acclimation was tested, testing the hypothesis of beneficial acclimation. For this, the individuals were captured by hand. Field and laboratory studies were then carried out: Field thermal ecology, thermoregulatory effectiveness and thermal tolerance. We also calculated the parameters of two components of locomotor performance: sprint run and endurance, determining the thermal performance curve for *L. chacoensis*. This methodology was used both in the experiments with and without acclimation. The acclimation assay was carried out in the heat (35° C) and in the cold (21° C). Results indicate that *L. chacoensis* would behave like a moderate thermoregulator. When analyzing the different population segments, a marked seasonal heterogeneity was observed in the thermal biology of *L. chacoensis*. The optimal temperature (T_{opt}) in the acclimated lizards was less than the T_{opt} of the non-acclimated lizards, being 3° C below. The amplitude of performance was 26° C in non-acclimated individuals. This wide margin suggests a performance curve model of the generalist type. However, after acclimation the physiological thermal parameters such as voluntary temperatures, preferred temperatures and the set-point range were modified. With respect to the preferred temperature an

increase was observed regardless of the acclimation temperature. The range of thermal tolerance decreases after the acclimation tests, this response could reflect a lower tolerance to climate changes and therefore place *L. chacoensis* as more vulnerable to global climate change. In terms of locomotor performance, the maximum resistance of acclimated lizards increased. These results suggest that *L. chacoensis* can also use acclimation as an adaptive strategy to respond to environmental thermal variation. The obtained in this work shows that the hypothesis of beneficial acclimation is partially fulfilled, because not all the aspects addressed in this study showed an increase or improvement.

INTRODUCCIÓN GENERAL



Introducción general

La plasticidad fenotípica se conoce como la capacidad de un genotipo para producir fenotipos alternativos en respuesta a cambios en las condiciones ambientales (Schmalhausen, 1949; Bradshaw, 1965; West-Eberhard, 1989; Pigliucci, 2001; Piersma y Drent 2003). Los organismos pueden beneficiarse de esta habilidad ajustando su fenotipo a un rango de condiciones ambientales (Fischer *et al.*, 2009) y les brinda la posibilidad de responder a los cambios ambientales. Esta habilidad de cambio reversible, conocida como flexibilidad fenotípica (Piersma y Drent 2003), le permite a un organismo modificar el comportamiento y los procesos fisiológicos en respuesta a la variación ambiental (Scheers y Van Damme, 2002; Piersma y Drent 2003; Kohl *et al.*, 2016) y por lo tanto podría ser la única vía para la adaptación a ambientes térmicos alterados (Sinervo *et al.*, 2010; Clusella-Trullas *et al.*, 2011). Diferentes evidencias sugieren que estos ajustes reversibles aumentan la adecuación biológica de un organismo (Scheiner, 2002; Pigliucci y Schmitt, 2004; Richter-Boix *et al.*, 2006; Teplitsky *et al.*, 2007). La adecuación biológica depende del desempeño (o *performance*) y este puede determinar la supervivencia o la fecundidad de un genotipo a una edad determinada. Sin embargo, su cuantificación es compleja pero la misma tiene sentido cuando se la relaciona con un fenotipo (Huey, 1982). A un nivel de organización superior, el desempeño general del organismo (*whole - organism*) es definido como “que tan bien un individuo realiza una tarea ecológicamente relevante cuando se lo empuja a sus límites máximos” (Arnold, 1983; Irschick y Garland, 2001; Lailvaux e Irschick, 2006). Los rasgos o componentes del desempeño frecuentemente estudiados incluyen la fecundidad, el crecimiento, la tasa metabólica, la velocidad de carrera (Huey 1982; Schulte *et al.*, 2011) y la resistencia (Vannhooydonck *et al.*, 2001). En este sentido la locomoción afecta directamente la adecuación biológica (Bennett, 1990; Jayne y Bennett, 1990) e indica el estado de varios procesos fisiológicos y ecológicos

tales como balance metabólico, captura de presas, la competencia por el alimento, defensa de territorio, escape de predadores y elección de pareja (Irschick *et al.*, 2008; Vanhooydonck *et al.*, 2015, Ibarregui *et al.*, 2016).

La flexibilidad fenotípica en la fisiología térmica ha sido materia de debate (Hertz *et al.*, 1983; Crowley 1985; Van Damme *et al.*, 1990; Labra, 1998) y ha recibido escasa atención en lagartos (Clusella-Trullas y Chown, 2014). Muchos ectotermos, como peces y anfibios (Wilson y Franklin, 1999), así como también en algunos lagartos como *Plestiodon chinensis* (Sun *et al.*, 2014) muestran plasticidad fenotípica a los cambios estacionales de la temperatura ambiental (Johnston y Temple, 2002). El estudio de la variación en la temperatura ambiental es de especial interés, ya que puede limitar fuertemente el desempeño de la mayoría de las funciones vitales de los organismos, así como su supervivencia (White *et al.*, 2006), especialmente en los ectotermos que dependen estrechamente de ella (Bennett, 1980). La capacidad de muchas especies de lagartos para disminuir su costo de mantenimiento durante los cambios de temperaturas está probablemente relacionado con su éxito en hacer frente a un ambiente fluctuante (Gotthard y Nylin, 1995; Weinig, 2000; Naya *et al.*, 2008). En la etapa adulta de los organismos, la plasticidad fenotípica a la temperatura generalmente se considera reversible y no conduce a la fijación de rasgos fisiológicos específicos. Este tipo de plasticidad es denominada aclimatización (debido a un cambio natural) o aclimatación (debido a un cambio en una única variable ambiental en estudios de laboratorio) (Prosser, 1991; Wilson y Franklin, 2002; Huey *et al.*, 2012). La suposición de que todas las respuestas de aclimatación mejoran la adecuación biológica se conoce como la hipótesis de aclimatación beneficiosa (Leroi *et al.*, 1994; Angilletta, 2009) y predice que los organismos aclimatados a una temperatura particular mejoran su rendimiento fisiológico. Sin embargo, existen explicaciones alternativas al fenómeno de aclimatación que predicen que la respuesta fenotípica no sólo supone un beneficio, sino que podría resultar perjudicial o neutra (Wilson y Franklin, 2002). Una línea de estudio central en el contexto de cambio climático

es la determinación de la capacidad para explotar nuevos ambientes. Cierta habilidad podría observarse a través de cambios en la curva de desempeño térmico (Huey y Kingsolver, 1989, 1993) y en la capacidad de aclimatación térmica de las diversas especies de lagartos. Así como también, si esta aclimatación es beneficiosa porque mejora el desempeño fisiológico en sentido de un aumento en la adecuación biológica.

La temperatura corporal es la variable fisiológica más importante para ectotermos, ya que afecta directamente su adecuación biológica a través del efecto en el desempeño de distintas variables conductuales y fisiológicas (Huey, 1982; Huey y Kingsolver, 1989; Angilletta *et al.*, 2002b). La mayoría de estos desempeños son optimizados en un rango estrecho de temperaturas (Angilletta *et al.*, 2002b), de este modo la adecuación biológica de ectotermos está directamente relacionada al tiempo que ellos son capaces de estar activos a temperaturas corporales óptimas (Huey y Slatkin, 1976). De hecho los ectotermos presentan una diversidad de mecanismos termorregulatorios que les permiten mantener temperaturas corporales dentro de un rango apropiado, en un ambiente de temperaturas heterogéneas (Labra *et al.*, 2003).

Los estudios del efecto de la temperatura corporal en el desempeño fisiológico se han centrado en los rasgos característicos de las curvas de desempeño térmico, que en ectotermos generalmente tienen una forma asimétrica, sesgada hacia la izquierda (Kingsolver y Huey, 1998; Angilletta *et al.*, 2006; Chown *et al.*, 2010a). La curva de adecuación termobiológica proporciona información que permite visualizar el grado de acople entre la fisiología y las condiciones ambientales (Navas, 2003). Los límites de la curva de desempeño son determinados por las temperaturas críticas máximas y mínimas, en este punto (mínimo y máximo) el desempeño del organismo deja de funcionar y los mismos pierden el reflejo de enderezamiento (e.g., Bennett y John-Alder, 1986), el rango establecido entre estos límites de la curva se denomina rango de tolerancia

térmica. Sin embargo, Espinoza y Tracy (1997) mencionan que el rango de temperatura corporal sobre el cual los reptiles desarrollan sus actividades normales se denomina “rango de actividad”, el cual queda delimitado por las temperaturas voluntarias máximas y voluntarias mínimas (temperaturas corporales inferior y superior dentro de las cuales ocurre la actividad normal, *sensu* Spellerberg, 1972). Estas temperaturas al igual que las críticas son registradas en laboratorio y las mismas son denominadas parámetros térmicos fisiológicos (Stenseng *et al.*, 2005; Deutsch *et al.*, 2008) y han sido frecuentemente utilizados para conocer el desempeño relativo de los organismos en función de la temperatura corporal (Carothers *et al.*, 1997; Angilletta *et al.*, 2002a; Angilletta *et al.*, 2002b). Otros parámetros o índices menos estudiados y que ayudarían a predecir la vulnerabilidad de los lagartos son los márgenes de seguridad fisiológico que pueden ser estimados a partir de las temperaturas críticas y voluntarias (Heatwole, 1976). La importancia ecológica de estos índices está dada por la predicción del margen de temperatura que existe entre que el organismo se retira o deja de realizar una actividad normal en el laboratorio y pierde la coordinación muscular en donde se impide el escape de una situación perjudicial.

La obtención de estimaciones sobre la plasticidad proporciona importante información para conocer la sensibilidad de los lagartos al cambio ambiental (Clusella-Trullas *et al.*, 2011). Es importante destacar que un tema central en los estudios de termorregulación ha sido la determinación de la precisión con la que los individuos termorregulan en condiciones naturales cuando están sometidos a todo tipo de restricciones ecológicas (Heatwole, 1976; Hertz *et al.*, 1993; Christian y Weavers, 1996; Angilletta, 2009). Para determinar las estrategias termorregulatorias, algunos autores plantean la necesidad de conocer no sólo la temperatura corporal de actividad de campo (T_c) y la temperatura preferida (que es regulada por el hipotálamo y registrada en laboratorio), sino también las temperaturas operativas (T_e), que representan la distribución nula de las

temperaturas corporales potenciales que un animal no termorregulador podría experimentar en el ambiente de estudio (Hertz *et al.*, 1993). Es importante destacar que la información que se obtuvo en este estudio representa un aporte del grado de sensibilidad térmica y brinda una tendencia de la población de *Liolaemus chacoensis* en un sector del Chaco árido, ante un escenario de cambio en la temperatura ambiental.

Antecedentes de la especie en estudio

Es importante resaltar que *Liolaemus chacoensis* (Shreve, 1948) pertenece a la familia *Liolaemidae*, un grupo muy diverso de lagartos de Sudamérica (Abdala y Quinteros, 2014). *Liolaemus chacoensis* es un lagarto pequeño, cuyo tamaño máximo no supera los 55 mm de longitud hocico cloaca, se caracteriza por la presencia de un falso parche femoral y manchas oscuras en forma de V en la región dorsal (Shreve, 1948; Ceí, 1980; Ceí, 1993; Lavilla *et al.*, 1995; Fig. 1). Se distribuye ampliamente desde los 21 (Gonzales *et al.*, 2006; Aguilar-Kirigin y Ocampo, 2011) a los 33 grados de latitud Sur, en regiones templadas de baja altitud (Fitch, 1970), sobre las áreas chaqueñas de Paraguay, Argentina (Ceí, 1993; Lavilla *et al.*, 1995; Uetz, 2006) y Bolivia (Gonzales *et al.*, 2006; Aguilar-Kirigin y Ocampo, 2011). En Argentina, se distribuye en las provincias de Chaco, Catamarca, Tucumán, Salta, Santiago del Estero, Formosa, La Rioja, San Juan, San Luis y Córdoba (Avila *et al.*, 2013). Junto a *Liolaemus darwini*, *L. grosseorum*, *L. laurenti* y *L. olongasta* conforman el clado *grosseorum*, grupo *darwini* (Etheridge, 1993; Schulte *et al.*, 2000; Abdala, 2003; Abdala y Quinteros, 2014).

Esta especie habita bajo la vegetación densa (Schulte *et al.*, 2004), mantiene un patrón de actividad bimodal característico de varias especies de *Liolaemus*, es insectívora (Cruz y Pinilla, 1996) y presenta variaciones en el uso de los microhábitats, con un comportamiento claro a protegerse de los predadores (Martínez, com. pers.). En la provincia de San Juan, *Liolaemus chacoensis* es el representante más conspicuo del ensamble de reptiles y sólo es citado para el departamento Valle Fértil (Avila *et al.*, 1998). Vive en simpatria con *Liolaemus gracilis*, *Stenocercus doellojuradoi*, *Teius teyou*, *Ameivula abalosi*, *Leiosaurus paronae*, *Homonota fasciata*, *H. borelli*, como también *Aurivela longicauda*. Se ha descrito como predador aéreo rapaz de *L. chacoensis* a *Spizapteryx circumcincta* (Falconidae) (Martínez *et al.*, 2016) y el escorpión *Urophonius brachycentrus* (Rodríguez Muñoz *et al.*, 2017).

Es una especie ovípara y tiene una actividad reproductiva estacional de primavera-verano, con una camada de 3 a 7 crías entre fines de enero y principios de marzo (Cruz y Pinilla 1996; Sanabria *et al.*, 2011). La tolerancia térmica es igual a 29° C (Cruz *et al.*, 2005) y es una especie heliotérmica, que se mueve entre los microhábitats para termorregular (Laspiur *et al.*, 2007). Presenta dimorfismo sexual en la longitud hocico-cloaca y en la distancia entre los miembros anteriores y posteriores, siendo mayor en las hembras; el largo del radio, el largo y ancho de cabeza es mayor en machos (Cabrera *et al.*, 2013). La categoría de conservación asociada es no amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

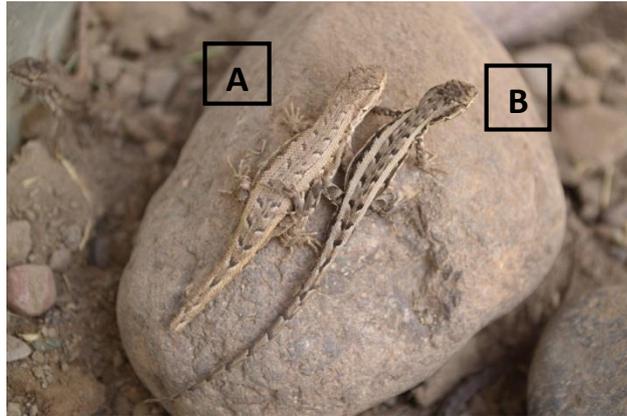


Figura 1. Fotos de la especie de estudio. *Liolaemus chacoensis*: A. Ejemplar hembra y B. macho.

Área de estudio

El área de estudio se encuentra, en la localidad Chucuma ($30^{\circ} 58' S$, $67^{\circ} 17' O$, 744 m snm), Departamento Valle Fértil, San Juan, Argentina (Fig. 2). El área se distribuye al este de la provincia de San Juan, en contacto con los llanos riojanos en la depresión del Gran Bajo Oriental, definida como Chaco Árido de Llanura y pertenece a la provincia fitogeográfica del Chaco. Es un área de gran interés biogeográfico por su carácter ecotonal mostrando la transición del Monte con el Chaco (Serrano y Árido) (Márquez *et al.*, 2014). Es uno de los lugares con mayor riqueza natural de la provincia (Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de San Juan, 2009) corresponde a la distribución más occidental del Chaco árido y además es la única expresión del Chaco en San Juan. Por su parte, el Chaco árido argentino ocupa la porción sudoeste del Gran Chaco Americano y es su expresión más seca y menos productiva correspondiendo al

87 % del total del Gran Chaco Americano. Está rodeado al oeste por la provincia fitogeográfica del Monte, por la Pampeana al sureste (Arana *et al.*, 2017), por las subregiones del Chaco semiárido al noroeste y el Chaco serrano en todas las áreas serranas aledañas. El periodo de máxima concentración de lluvias es de noviembre a marzo con un promedio anual de 300 mm en su límite occidental. La temperatura media mensual del mes más cálido (Enero) es de 26° C y las máximas absolutas son superiores a 45° C. La mínima absoluta es de 12° C (Julio). La amplitud térmica diaria es importante con diferencias de más de 10° C entre el día y la noche (Karlin *et al.*, 2013). Sin embargo, en el contexto del cambio climático y en comparación con los datos promedios históricos es indiscutible que las tendencias actuales de calentamiento global son significativas. Las estimaciones del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático (IPCC) informan un aumento de 3,2 - 4° C de temperatura (IPCC, 2014).

Sinervo *et al.* (2010) y Huey *et al.* (2010) afirman que el cambio climático afecta la biodiversidad de los organismos en la totalidad de biomas y ecosistemas debido a la alteración de su nicho térmico. La comprobación de los niveles de extinción alcanzados hasta el 2009 confirma que las extinciones abarcan zonas tropicales templadas y desiertos de América del Norte y del Sur Europa África y Australia (Sinervo *et al.*, 2010). Estas observaciones y las proyecciones futuras son alarmantes. Otros estudios como Mitchel *et al.* (2008) también advierten que los reptiles son vulnerables al cambio climático (Huey *et al.*, 2010). A pesar de la importancia de los estudios que investigan los efectos de los ajustes a las condiciones térmicas ambientales este tipo de investigación es todavía escaso en los lagartos (Clusella-Trullas y Chown, 2014). Frente a este escenario la falta de información sobre la ecología térmica en especies del Chaco árido hace que sea difícil analizar los patrones regionales. Los únicos estudios disponibles sobre los patrones de la biología de lagartos en la ecorregión del Chaco Argentino incluye a los estudios realizados en la provincia de Salta, Chaco

Semiárido: Cruz, 1994a; 1994b; 1996; 1997; 1998, Cruz y Pinilla 1996; Cruz *et al.*, 1998; 1999; Fitzgerald *et al.*, 1993;1999; Varela y Bucher, 2002; Pelegrin *et al.*, 2009; Pelegrin *et al.*, 2013, en la provincia de Córdoba, Sierra Chaco: Aun y Martori, 1994; Martori *et al.*, 2002, al noreste de Argentina, Corrientes, Chaco húmedo: Ortiz *et al.*, 2014, en la porción más austral del Chaco árido, provincia de Córdoba: Pelegrin y Bucher, 2010; 2012; 2015 y en las últimas estribaciones del Chaco hacia el oeste de Argentina, provincia de San Juan, Chaco Árido de Llanura: Martínez *et al.*, 2016; Rodríguez Muñoz *et al.*, 2017; Gómez Alés *et al.*, 2017.

La vegetación dominante conforma un bosque abierto xerófilo constituido por el estrato arbóreo: quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), diversos algarrobos (*Prosopis spp.*), tala (*Celtis ehrenbergiana*), brea (*Cercidium praecox var praecox*), peje (*Jodinia rhombifolia*), mistol (*Zyziphus mistol*) entre otros (Márquez *et al.*, 1992). Esta formación boscosa está fuertemente alterada por la tala y el sobrepastoreo, transformándose en un bosque ralo y más abierto, pobre florísticamente cuando se pone en contacto con el Monte. En el estrato arbustivo puede observarse jarilla (*Larrea divaricata*), lata (*Mimozyanthus carinatus* (Griseb.)), monte negro (*Bulnesia foliosa*), tintitaco (*Prosopis torquata*), alfalfilla (*Justicia echegarayii*), croton (*Croton bonplandianum*), peperina de las sierras (*Sphaeralcea brevipes*) y manca caballo (*Cordobia argentea*), y entre las herbáceas la acalifa (*Acalypha poiretti*), ají del monte (*Capsicum chacoense*) y el chaguar del llano (*Bromelia urbaniana*) y numerosas gramíneas entre estas avenilla (*Gounia paraguariensis*), pasto estrella (*Chloris virgata*), flechilla (*Aristida mendocina*), pasto de liebre (*Pappophorum caespitosum*) y pasto crespo (*Neobouteloua lophostachya*) (Pastran *et al.*, 1992).

Fechas de muestreo

Se realizaron en total 5 muestreos (3 para los ensayos sin aclimatación y 2 para los ensayos de aclimatación), los meses de captura fueron noviembre 2014, febrero 2015, marzo 2015, noviembre 2015 y marzo 2016, abarcando temporadas frías y cálidas. Para el agrupamiento de las temporadas se usó el criterio de estación astronómica que se determina por el movimiento de traslación de la tierra y la inclinación de su eje. Este criterio, plantea un supuesto implícito que es “el cambio de estaciones esta correlacionado con cambios en las condiciones climáticas” (Loedel Palumbo y Peluca, 1971). Se agrupó la estación primavera-verano como temporada cálida y a la estación otoño como temporada fría. Por lo tanto, se incluyeron los meses de noviembre 2014, febrero 2015 y noviembre 2015 en la temporada cálida, y la temporada fría incluyó a los meses marzo 2015 y marzo 2016. Para lograr los objetivos planteados se capturaron un total de 138 ejemplares (muestra total) de *Liolaemus chacoensis* (50 machos, 37 hembras y 51 juveniles, N= 138). El horario del muestreo fue desde las 9 hasta las 19 horas cubriendo el periodo de actividad diaria de la especie. Las capturas se realizaron bajo los permisos emitidos por la Secretaría de Ambiente, Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de la Provincia de San Juan.

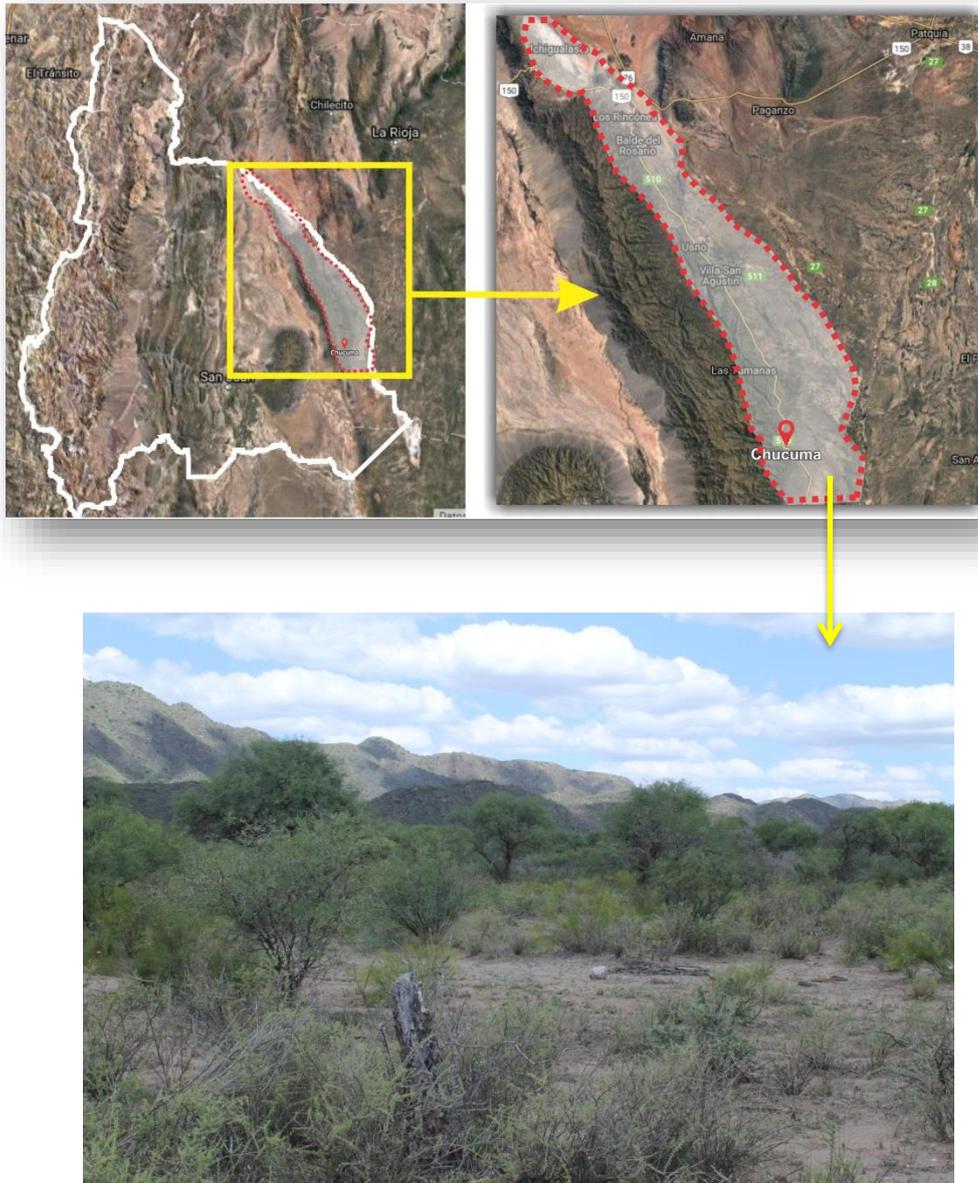


Figura 2. Mapa satelital de la provincia de San Juan y detalle del área de estudio elegida (Chucuma, San Juan).

Hipótesis y preguntas

En este proyecto se pretende resolver los siguientes interrogantes:

1- ¿Cómo influyen las temperaturas ambientales en la termorregulación de *Liolaemus chacoensis*? ¿La población responde como una unidad o existen diferencias entre las edades, sexo y la variación estacional?

2- ¿Existe heterogeneidad en los parámetros termofisiológicos y en el desempeño locomotor, en cuanto a la estructura de la población y a la variación estacional?

3- En un escenario de cambio de temperatura ambiental ¿en el desempeño locomotor y en la tolerancia térmica se cumple la hipótesis de aclimatación beneficiosa?

Hipótesis

En este estudio, la hipótesis que se plantea es: “La aclimatación térmica modifica el desempeño locomotor y los parámetros termofisiológicos de *Liolaemus chacoensis*”.

Predicción: el desempeño locomotor y los parámetros termofisiológicos de *L. chacoensis* luego de la aclimatación térmica aumentará, debido a la capacidad de los organismos de presentar plasticidad fenotípica.

Objetivo General

Determinar la flexibilidad en los parámetros termofisiológicos asociada a las variaciones de la temperatura ambiental, así como también probar el efecto de la aclimatación térmica en el desempeño locomotor y en la fisiología térmica en una población de *Liolaemus chacoensis* distribuida en el sector occidental del Chaco árido.

Organización de la tesis

Este proyecto de tesis consistió en dos etapas:

A) Etapa sin aclimatación: descrita a lo largo del capítulo 1 y capítulo 2.

Los individuos fueron capturados en diferentes fechas de muestreo; noviembre 2014, febrero 2015 y marzo 2015 para realizar los estudios de: termoecología de campo, efectividad termorregulatoria, desempeño locomotor: velocidad de carrera, resistencia y tolerancia térmica; evaluando principalmente las variaciones temporales, etarias y sexuales en *Liolaemus chacoensis*.

B) Etapa periodo de aclimatación: se ha desarrollado en el capítulo 3

Para llevar a cabo el ensayo con aclimatación se realizaron dos muestreos de campo: en noviembre 2015 para realizar el ensayo de aclimatación al calor y en marzo 2016 para llevar a cabo el ensayo de aclimatación al frío. Al finalizar el ensayo de aclimatación al calor se realizaron los ensayos de temperatura preferida, velocidad de carrera, resistencia y parámetros térmicos fisiológicos fundamentales, siguiendo la metodología planteada para el ensayo sin aclimatación. Estos ensayos se realizaron durante días consecutivos. Luego para el ensayo de aclimatación al frío se aplicó la misma secuencia de los ensayos de aclimatación al calor.

CAPÍTULO 1

Termoecología de campo y efectividad termorregulatoria de *Liolaemus chacoensis*



Introducción

La termorregulación en ectotermos implica una lucha para alcanzar temperaturas óptimas (Adolph y Porter, 1993; Bauwens, 1999; Vitt y Caldwell, 2014) en el medio natural debido a la influencia de factores bióticos y abióticos (Huey, 1974; Heatwole, 1976). Estos factores incluyen, interacciones intra e interespecíficas, disponibilidad de microhábitats, variación diaria y estacional en la temperatura del ambiente donde habita, entre otros (Huey y Slatkin, 1976; Stevenson, 1985; Smith y Ballinger, 1994; Belliure *et al.*, 1996). Este mecanismo desarrolla un papel central en la optimización del desempeño en ambientes variables. Un organismo que regule su temperatura corporal podría garantizar que alcance su máximo desempeño (Angilletta, 2009). Los lagartos combinan una serie de respuestas conductuales, bioquímicas y fisiológicas (Marquet *et al.*, 1989) que aseguran que su temperatura corporal esté dentro de los límites máximos y mínimos de su nicho térmico (Moyes y Schulte, 2007). Asimismo, los lagartos obtienen el calor a través de la radiación directa del sol (heliotermia) o por contacto con el sustrato (tigmotermia) (Pianka y Vitt, 2003). Esta forma de obtención del calor influye en la estrategia de regulación térmica; que puede ocurrir a través del termoconformismo, que corresponde a aquellos individuos que tienen temperaturas corporales cercanas a las temperaturas ambientales o por medio de una termorregulación activa, donde el individuo mantiene su temperatura corporal a través de una variedad de mecanismos de regulación térmica y que a su vez es diferente a las temperaturas ambientales (Huey y Slatkin, 1976; Zug *et al.*, 2001).

Igualmente, conforme a los individuos termorreguladores existen estudios previos que han identificado el comportamiento de termorregulación como la

principal vía de adaptación térmica en lagartos (Cowles y Bogert, 1944; Huey y Slatkin, 1976; Muth, 1977). De este modo, las especies que pueden ganar energía en amplios rangos de temperatura corporales, muestran un gran cambio en la temperatura corporal, son denominadas termogeneralistas, a diferencia de los especialistas termales, en donde las especies mantienen su temperatura corporal alrededor de un valor determinado. Huey y Slatkin (1976), plantean un modelo matemático del costo-beneficio de la termorregulación. En este modelo la termorregulación se demuestra estadísticamente, es decir que, cuando la pendiente de la regresión entre la temperatura corporal (T_c) versus temperatura del aire (T_a) o T_c versus la temperatura del sustrato (T_s) es 0, indica una perfecta termorregulación y si es 1 se considera una perfecta termoconformidad.

Los reptiles que regulan activamente su temperatura corporal, prefieren un limitado rango de temperaturas corporales de las disponibles en el ambiente, este rango es el que los lagartos seleccionan en ausencia de factores bióticos y abióticos que lo restringa y es denominada temperatura corporal preferida (Pough y Gans, 1982). Algunos animales tienen una temperatura preferida o un rango de temperatura preferida regulada por una región del cerebro que controla la temperatura, es decir por el hipotálamo. El rango de temperatura preferida es esencialmente la configuración del termostato que señala cuando un animal debe iniciar la regulación de la temperatura corporal. A medida que la temperatura del cuerpo de un ectotermo se aleja de la temperatura preferida, el animal se mueve, cambia orientación, o cambia de postura para lograr la ganancia o pérdida de calor. Lo cual demuestra que en ectotermos, la respuesta al control de la temperatura corporal es mayormente conductual (Vitt y Caldwell, 2014). Es importante destacar que un tema central en los estudios de termorregulación ha sido la determinación de la precisión con la que los individuos termorregulan en condiciones naturales cuando están sometidos a todo tipo de restricciones ecológicas (Heatwole, 1976; Hertz *et al.*, 1993;

Christian y Weavers, 1996; Angilletta, 2009). Para determinar las estrategias termorregulatorias, algunos autores plantean la necesidad de conocer no sólo la temperatura corporal de actividad a campo (T_c) sino también las temperaturas preferidas en laboratorio y las temperaturas operativas (T_o), que representan la distribución nula de las temperaturas corporales potenciales que un animal no termorregulador podría experimentar en el ambiente de estudio (Hertz *et al.*, 1993).

El género *Liolaemus* está representado por más de 257 especies (Abdala y Quinteros, 2014) que se pueden encontrar en una variedad de ambientes. Estos lagartos son ecológicamente versátiles, muestran diferencias intra e interespecífica en las temperaturas corporales de campo, el comportamiento de termorregulación y en los patrones de actividad diaria asociada con condiciones climáticas (Fuentes y Jaksic, 1979; Jaksic y Schwenk, 1983; Martori *et al.*, 2002; Marquet *et al.*, 1989; Carothers *et al.*, 1998; Labra, 1998). Asimismo, la temperatura corporal de campo para una especie puede ser variable en diferentes poblaciones, o dentro de una población durante diferentes estaciones (Grant y Dunham, 1988; Andrews, 1998; Catenazzi *et al.*, 2005). El enfoque más básico para estudiar la flexibilidad de la biología termal en lagartos requiere el estudio de dos variables, la temperatura corporal del campo y la temperatura ambiental (Huey y Slatkin, 1976). Un punto de vista estático predice la falta de correlación entre estas dos variables, mientras que una vista lábil predice una correlación significativa (Scheers y Van Damme, 2002). Estudios previos en el género sugieren una fisiología térmica evolutivamente flexible (Espinoza *et al.*, 2004; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2009). Este grupo tiene una alta diversidad de especies en zonas de temperaturas extremas, lo que indica que la compensación del comportamiento de la ecología térmica de *Liolaemus* ha permitido colonizar altitudes extremas (Hellmich, 1952; Carothers *et al.*, 1998). De manera adicional, Labra (1998) con base en un análisis de siete especies de *Liolaemus* sugiere

que la flexibilidad incluye una correlación positiva entre la temperatura corporal preferida en el laboratorio y la temperatura del aire. Sin embargo, T_c también depende de la oportunidad de las condiciones naturales para la termorregulación (Hertz *et al.*, 1993) y las limitaciones ecológicas pueden conducir a bajar la T_c en *Liolaemus* de distribución más fríos, aunque la fisiología térmica (por ejemplo, T_{pref}) se conserva dentro del género (Medina *et al.*, 2009; Ibargüengoytía *et al.*, 2010). En general, la delimitación de los factores ecológicos y de historia de vida que influyen en la temperatura corporal es complejo al presentar una significativa señal filogenética de T_c (Garland *et al.*, 2005; Clusella-Trullas *et al.*, 2011).

Existen numerosos estudios sobre la biología térmica en *Liolaemus*. En las distribuciones más australes del género como en *L. bibroni*, *L. boulengeri*, *L. lineomaculatus*, *L. magellanicus* y *L. sarmientoi* presentan una temperatura corporal de campo de 26 a 29° C (Medina *et al.*, 2009). En cuatro especies de *Liolaemus* de la Puna Argentina, *L. irregularis*, *L. multicolor*, *L. albiceps* y *L. yanalco* la temperatura corporal de campo varía desde los 34,20 a 36,60° C (Valdecantos *et al.*, 2013). Se conoce que la temperatura preferida es conservada dentro del género, tales como en *L. bibroni* (Medina *et al.*, 2009), *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* (Ibargüengoytía *et al.*, 2010). En cuanto a la eficiencia de termorregulación pueden variar desde temoconformes en la Patagonia (Medina *et al.*, 2009, 2012; Gutiérrez *et al.*, 2010) a termorreguladores activos en la Puna (Gutiérrez *et al.*, 2010; Ibargüengoytía *et al.*, 2010; Valdecantos *et al.*, 2013). También se observa una fisiología térmica flexible como en *L. curis*, *L. leopardinus*, *L. monticola* y *L. nigroviridus* (Rodríguez-Serrano *et al.*, 2009). Con respecto a la relación de la T_c con las temperaturas ambientales se conoce por un lado que depende en gran medida de las temperaturas ambientales, como en *L. nitidus*, *L. lemniscatus*, *L. t. tenuis*, entre otros (Labra *et al.*, 2008). Por otro lado también se ha informado una falta de relación de la temperatura corporal con la temperatura del sustrato, como en *L.*

ruibali y *L. vallecurensis* (Castillo *et al.*, 2015), *L. parvus* (Acosta *et al.*, 2006) y *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006), que son también especies termorreguladoras como *L. wiegmanni* (Martori *et al.*, 1998), *L. koslowskyi* (Martori *et al.*, 2002) y *L. darwinii* (Villavicencio, 2010).

Objetivos específicos

- ❖ Determinar las características termorregulatorias de *Liolaemus chacoensis* y la asociación de la temperatura corporal (T_c) con la temperatura del aire (T_a) y la temperatura del sustrato (T_s), así como posibles variaciones estacionales (calida y fría), etarias y sexuales.
- ❖ Evaluar la temperatura preferida de los lagartos en laboratorio y las diferencias temporales, etarias y sexuales.
- ❖ Conocer las variaciones temporales y etarias de las temperaturas operativas disponibles en el sitio.
- ❖ Determinar la calidad térmica del hábitat, la precisión de la termorregulación y la efectividad termorregulatoria; evaluando la existencia de variaciones temporales, etarias y sexuales.

Materiales y métodos

Los meses de captura fueron noviembre 2014; febrero, marzo y noviembre 2015, y marzo 2016. Se diferenció temporada cálida 1 (noviembre 2014 y febrero 2015), cálida 2 (noviembre 2015); fría 1 (marzo 2015) y fría 2 (marzo 2016). Durante estas temporadas se capturaron un total de 138 ejemplares de *Liolaemus chacoensis*, de los cuales 50 fueron machos, 37 hembras y 51 juveniles. Para este capítulo se analizó la variación temporal considerando dos años con sus respectivas estaciones cálidas y frías (cálida año 1 y 2, fría año 1 y 2), ya que se obtuvieron diferencias estadísticas entre los años de muestreo en las siguientes variables: T_c , T_a y T_s .

El horario de muestreo fue desde las 9 hasta las 19 horas cubriendo el periodo de actividad diaria de la especie. Las capturas se realizaron, previa solicitud de permisos de captura emitidos por la Secretaría de Ambiente, Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de la Provincia de San Juan. Las capturas se realizaron con el método de lazo (Fig. 3). Al momento de la captura se registró la temperatura corporal de campo (T_c) introduciendo una sonda 0,5 cm dentro de la cloaca. Los individuos fueron manipulados por la cabeza y las mediciones se realizaron dentro de un lapso de 20 segundos luego de la captura, para evitar la transferencia de calor de la mano del operador al ejemplar. En el lugar donde se observó por primera vez al lagarto capturado se registraron las temperaturas microambientales: temperatura del sustrato (T_s) por contacto del bulbo del termómetro con el sustrato y del aire (T_a) a 1 cm de altura del sustrato. Para el registro de estas tres variables de temperatura, se utilizó un termómetro digital TES © 1303 (TES Electronic Corp., Taipei, Taiwán, $\pm 0,01^\circ \text{C}$). Para cada ejemplar capturado se registró sexo, la hora de captura y el largo hocico cloaca (LHC), con el objeto de relacionarlos con los datos térmicos obtenidos; al igual

que la masa corporal (ver debajo). Se consideraron hembras adultas aquellas que presentaron un LHC mayor a 45 mm (Pelegrin y Bucher, 2015) y machos adultos aquellos individuos que superaron los 37 mm (Cruz y Ramírez Pinilla, 1996). Luego los individuos fueron transportados al laboratorio en bolsas de tela. Previo al ensayo de temperatura preferida (ver debajo), se registró la masa corporal (g) con una balanza analítica de precisión 0,0001 g.



Figura 3. Capturas de los ejemplares del lagarto del Chaco *Liolaemus chacoensis*. Se puede observar el lazo con nudo corredizo.

Temperatura operativa (T_o)

Las temperaturas operativas (T_o , *sensu* Hertz *et al.*, 1993) representan la distribución nula de las temperaturas corporales de un organismo en un microclima particular en ausencia de calor metabólico y enfriamiento por evaporación. Las T_o fueron registradas utilizando modelos biofísicos de cloruro de polivinilo (PVC), de color gris 33%. Se fabricaron dos tipos de modelos nulos; uno para adultos y otro para juveniles, de 62 mm y de 33 mm respectivamente.

En el laboratorio se realizó la calibración de los modelos biofísicos de T_o (*sensu* Bakken, 1992) utilizando comparaciones simultáneas de las temperaturas corporales del lagarto y el modelo de PVC, esto se realizó para adultos y juveniles. El calentamiento ($\pm 40^\circ \text{C}$) y enfriamiento ($\pm 10^\circ \text{C}$) se realizó por medio de una fuente artificial de calor y frío. La calibración se realizó por dos horas consecutivas (una hora para el calentamiento y una para el enfriamiento) y se utilizaron sondas tipo P-K01 para registrar cada 1 minuto simultáneamente las temperaturas del modelo y las temperaturas corporales de los lagartos.

Los modelos de PVC fueron distribuidos en cinco micrositios que *L. chacoensis* comúnmente utiliza (obs. pers.): bajo árbol, bajo arbusto, bajo roca, sobre roca y suelo desnudo. En total se trabajó con diez modelos, seleccionando un modelo adulto y un modelo juvenil por cada micrositio. En cada micrositio los modelos fueron conectados a registradores de datos (HOBO © ProV2) previamente programados para que registren las temperaturas microambientales cada 5 min dentro del rango de actividad de los lagartos (de 9 a 19 h). La temperatura operativa media del sitio y de los micrositios de estudio, se obtuvo a partir del promedio de cada registro, cada 5 min, usando todos los modelos.

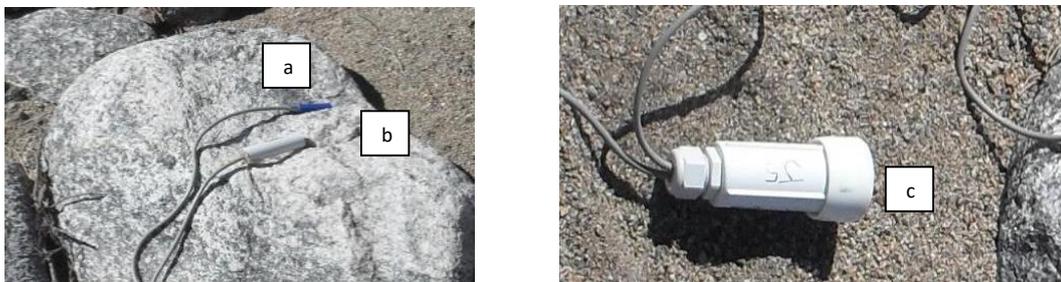


Figura 4. Modelos de PVC contruidos para estimar las temperaturas operativas del lagarto del Chaco *Liolaemus chacoensis*. En la figura **a** se puede observar el tamaño calibrado para

juveniles, **b** para adultos y **c** recopilador de datos de temperatura (HOBO © ProV2, 2 Canales Externos).

Ensayo de temperaturas preferidas (T_{pref})

Dentro de las 48 hs de captura y sin previa alimentación, se estimó la temperatura preferida (T_{pref}), definida como la temperatura corporal que los lagartos seleccionan en un gradiente térmico en el laboratorio. Este ensayo se realizó siguiendo el protocolo estandarizado de Hertz *et al.* (1993), Ibarra *et al.*, (2007) y Kubisch *et al.*, (2011, 2016). Se utilizó un terrario de madera con ocho sub-divisiones con el fin de colocar cada individuo en un carril independiente (Fig. 5). Se logró un gradiente lineal de temperatura (65-17° C) similar a las temperaturas de campo experimentadas por la especie (obs. pers.). El extremo caliente se generó a partir de una línea de ocho lámparas de 70 watts. El extremo frío se logró enfriando el laboratorio a 17° C, utilizando un aire acondicionado; este extremo coincidió con la temperatura ambiente del laboratorio alcanzando un rango de temperatura aproximado de 16-18° C. Las temperaturas corporales preferidas se obtuvieron conectándole a cada espécimen una termocupla ultrafina conectada a un dispositivo TC-08 USB (OMEGA® Precision Fine Wire Thermocouples; diámetro 0,5 mm; Fig. 5). La termocupla se colocó en el lado ventral de los ejemplares y fueron sujetas mediante una cinta adhesiva hipo-alérgica. Cada individuo estuvo durante 3 horas en este ensayo sin interferir ni manipular a los mismos durante el registro.

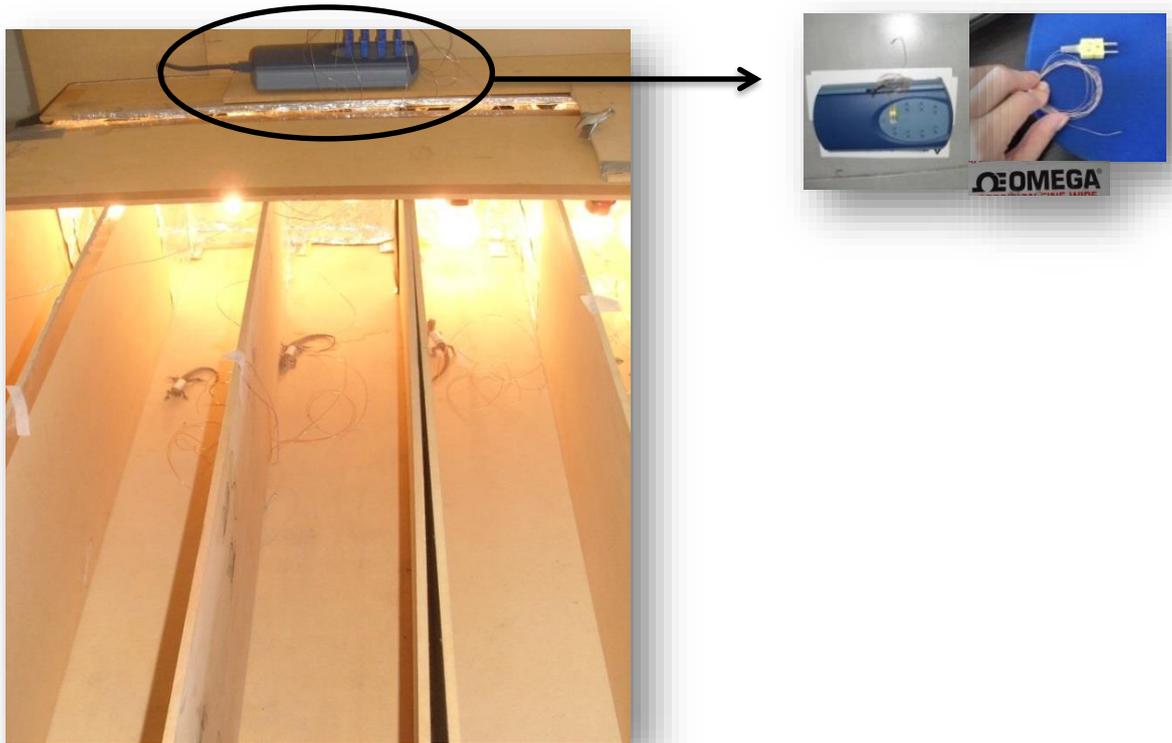


Figura 5. Terrario y dispositivo TC-08 USB (OMEGA® Precision Fine Wire Thermocouples; diámetro 0,5 mm) para ensayo de temperaturas preferidas. Laboratorio de Biología, FCEyN, UNSJ.

Efectividad termorregulatoria

Las tres variables térmicas registradas para la población (T_c , T_{pref} y T_o), fueron utilizadas para calcular la efectividad termorregulatoria (E) por medio del protocolo propuesto por Hertz *et al.* (1993). Con los valores de T_{pref} de cada individuo se obtuvo un valor medio. Se calculó el rango intercuartil de T_{pref} con los cuartiles del 25 y 75 % (inferior y superior), que representa los límites naturales en los que funciona el termostato hipotalámico (Hertz *et al.*, 1993).

Se cuantificó la media de la precisión de la termorregulación (db), que es igual a la diferencia de la T_c con respecto al rango intercuartil T_{pref} de cada individuo. Luego se calculó el índice de calidad térmica del ambiente desde la perspectiva del organismo (de), como la diferencia de la T_o con respecto al rango intercuartil T_{pref} de cada individuo. Se consideraron sólo valores absolutos. Si la T_c o T_o están por debajo del cuartil inferior, entonces $db = \text{rango intercuartil } T_{pref} \text{ inferior} - T_c$ y $de = \text{rango intercuartil } T_{pref} \text{ inferior} - T_o$, respectivamente. Si la T_c o T_o están por encima del cuartil superior, entonces $db = \text{rango intercuartil } T_{pref} \text{ superior} - T_c$ y $de = \text{rango intercuartil } T_{pref} \text{ superior} - T_o$, respectivamente. Cuando la T_c o T_o estuvo dentro del rango intercuartil T_{pref} se consideró db y de igual a cero. Un valor alto de db y de indican precisión y calidad térmica baja. Siendo que un valor igual o cercano a cero brindaría una idea que los organismos son altamente precisos y el sitio donde se encuentran representa un habitat térmicamente óptimo (Lara Reséndiz *et al.*, 2014).

La efectividad de la termorregulación (E) fue calculada como $E = 1 - (\text{media } db / \text{media } de)$ siguiendo a Hertz *et al.* (1993). Cuando el valor de $E = 1$ indica termorregulación activa, un valor de $E = 0,5$ indica un comportamiento

termoconforme moderado y valores de $E = 0$ indica un comportamiento de termoconforme absoluto.

Análisis estadístico

Se probó la normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilks y homogeneidad de la varianza de todas las variables, luego los datos fueron analizados mediante estadística descriptiva. Para relacionar distintas variables térmicas se utilizaron regresiones de mínimos cuadrados. Para realizar comparaciones entre sexos, tamaños corporales y período de actividad, se utilizaron análisis de la varianza (ANOVA), covarianza (ANCOVA) y pruebas t de Student. Se utilizó como test *a posteriori* la prueba de Tukey HSD. En todos los análisis en donde el LHC afectó a la variable respuesta se incluyó a LHC (longitud hocico-cloaca) como una covariable. La masa corporal no se incluyó, ya que se correlaciona con el LHC. Para el caso donde no se cumplieron los supuestos de normalidad se utilizaron pruebas no paramétricas tales como, Prueba U, correlación de Kendall y Kruskal Wallis. Todas las pruebas se trabajaron con un nivel de confianza del 95 %. Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa Statistica versión 7.0 y Sigma Plot 11.0®.

Resultados

En *L. chacoensis* el LHC varió de 30,00 a 52,00 mm (media= 41,57 ± 5,50; N= 108) y la masa corporal de 0,79 a 4,36 g (media= 1,94 ± 0,84; N= 66). Sólo se encontraron diferencias en el LHC entre sexos, siendo más grandes las hembras (t-Student, t= 5,108; p= <0,0001; Tabla 1; Fig. 6). La masa corporal no varió entre sexo ni estadio y se correlacionó con el LHC (correlación de Kendall r= 0,83, P < 0,05). En la tabla 1 se presenta la estadística descriptiva para LHC y masa corporal para los individuos en su muestra total, su variación etaria y sexual.

Tabla 1: Estadística descriptiva para longitud hocico-cloaca (LHC), masa corporal, tamaño de la muestra de los individuos no aclimatados (N) y el valor de P (< 0,05) indicando diferencias significativas entre sexos.

Clase	Media (± DE)	Rango	N	P
LHC_{total} (mm)	41,57 ± 5,50	30,00 - 52,00	108	
Masa corporal_{total} (g)	1,94 ± 0,84	0,79 - 04,36	66	
LHC_{adultos} (mm)	40,53 ± 3,51	40,60 - 47,40	74	>0,05
LHC_{juveniles} (mm)	34,54 ± 2,17	30,00 - 40,80	34	
LHC_{hembras} (mm)	46,52 ± 2,58	40,60 - 52,00	32	<0,0001
LHC_{machos} (mm)	43,48 ± 2,50	37,00 - 47,40	42	
Masa corporal_{adultos} (g)	2,15 ± 0,47	1,27 - 03,20	32	>0,05
Masa corporal_{juveniles} (g)	1,22 ± 0,30	0,79 - 01,88	26	
Masa corporal_{hembras} (g)	2,37 ± 0,46	1,76 - 3,20	10	>0,05
Masa corporal_{machos} (g)	2,05 ± 0,44	1,27 - 2,81	22	

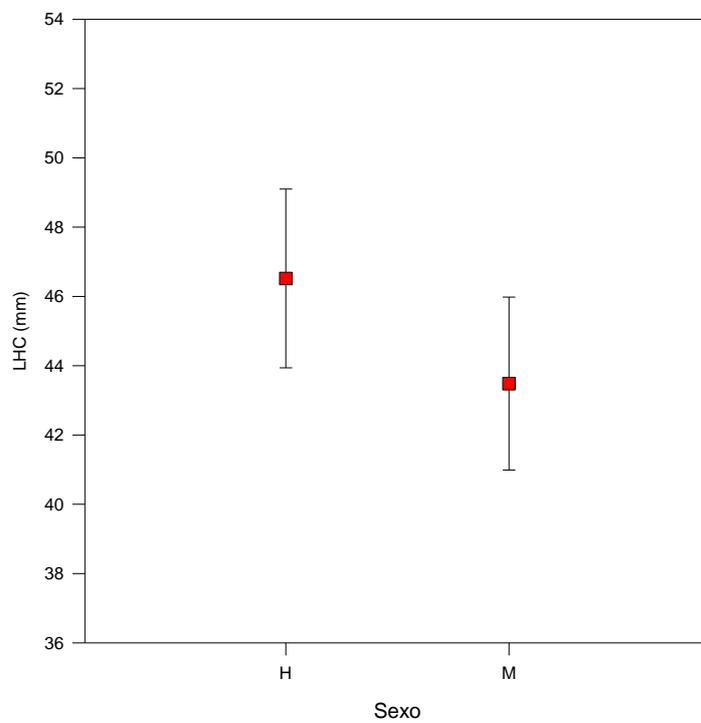


Figura 6. Gráfico de medias representando la longitud hocico-cloaca (LHC) de *Liolaemus chacoensis*, según la variación sexual: Hembras (H) y Machos (M). Los bigotes (barras de error) indican la desviación estándar (DE). $\alpha= 0,05$.

Temperatura corporal de campo

Se logró capturar y registrar la temperatura corporal de campo de un total de 138 individuos. En la tabla 2 se muestra la estadística descriptiva para las variables térmicas: temperatura corporal de campo (T_c), temperatura del aire (T_a) y temperatura del sustrato (T_s). Y sus variaciones temporales, etarias y sexuales.

Tabla 2. Temperaturas ambientales y corporales de *Liolaemus chacoensis* registradas durante el presente estudio. T_c = temperatura corporal de campo, T_a = temperatura del aire, T_s = temperatura del sustrato, N= tamaño muestral, DE= Desvío estándar.

Clase	Media \pm DE	Rango	N
Total			
T_c	32,77 \pm 3,76	20,70 - 41,10	138
T_a	27,73 \pm 4,96	16,40 - 37,50	138
T_s	33,18 \pm 8,15	16,40 - 53,00	138
Cálida Año 1			
T_c	34,44 \pm 1,86	30,50 - 37,90	40
T_a	30,84 \pm 2,73	24,80 - 37,30	40
T_s	36,50 \pm 6,70	25,80 - 52,80	40
Cálida Año 2			
T_c	28,19 \pm 2,34	20,70 - 32,50	32
T_a	23,67 \pm 4,85	16,40 - 37,10	32
T_s	26,85 \pm 5,90	17,20 - 44,0	32
Fría Año 1			
T_c	31,40 \pm 1,96	24,70 - 34,20	30
T_a	24,10 \pm 3,01	18,60 - 29,80	30
T_s	28,22 \pm 6,33	16,40 - 43,80	30
Fría Año 2			

T _c	36,12 ± 2,78	26,50 - 41,10	36
T _a	30,88 ± 3,45	22,70 - 37,50	36
T _s	39,23 ± 6,18	23,60 - 53,00	36
Adultos			
T _c	32,00 ± 3,91	20,70 - 38,80	87
T _a	27,27 ± 5,42	16,40 - 37,50	87
T _s	32,53 ± 8,42	16,40 - 52,80	87
Juveniles			
T _c	34,11 ± 3,05	26,50 - 41,10	51
T _a	28,50 ± 3,98	18,70 - 36,00	51
T _s	34,27 ± 7,62	18,90 - 53,00	51
Hembras			
T _c	31,65 ± 4,32	20,70 - 37,90	37
T _a	26,89 ± 5,78	17,20 - 37,10	37
T _s	31,94 ± 8,98	16,40 - 52,80	37
Machos			
T _c	32,23 ± 3,61	24,40 - 38,80	50
T _a	27,55 ± 5,20	16,40 - 37,50	50
T _s	32,98 ± 8,05	18,00 - 52,80	50

La temperatura corporal de campo para la muestra total fue significativamente mayor que la T_a y la T_s fue significativamente mayor que la T_a (Kruskal-Wallis, H_{2,137} = 65,48; p < 0,001; Tabla 2; Fig. 7).

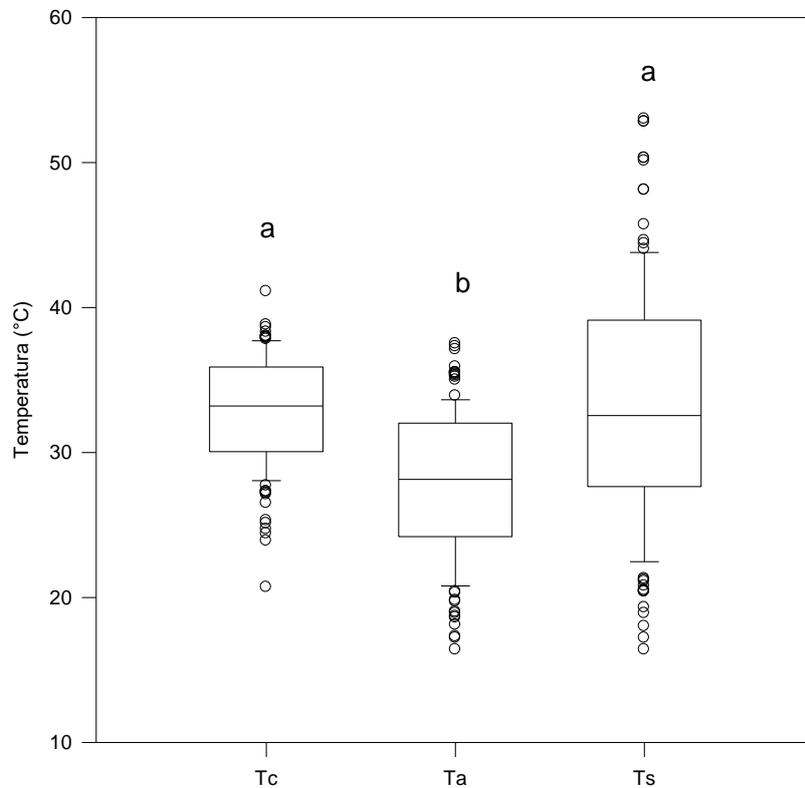


Figura 7. Diagrama de cajas representando las diferencias significativas entre las medianas de la temperatura corporal de campo (T_c), temperatura del aire (T_a) y temperatura del sustrato (T_s). La línea media indica la mediana, los bigotes (barras de error) superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha = 0,05$.

La T_c fue explicada por las temperaturas microambientales T_a y T_s (Regresión Múltiple, $R^2 = 0,57$; $F_{2,136} = 91,70$; $p < 0,001$; Fig. 8).

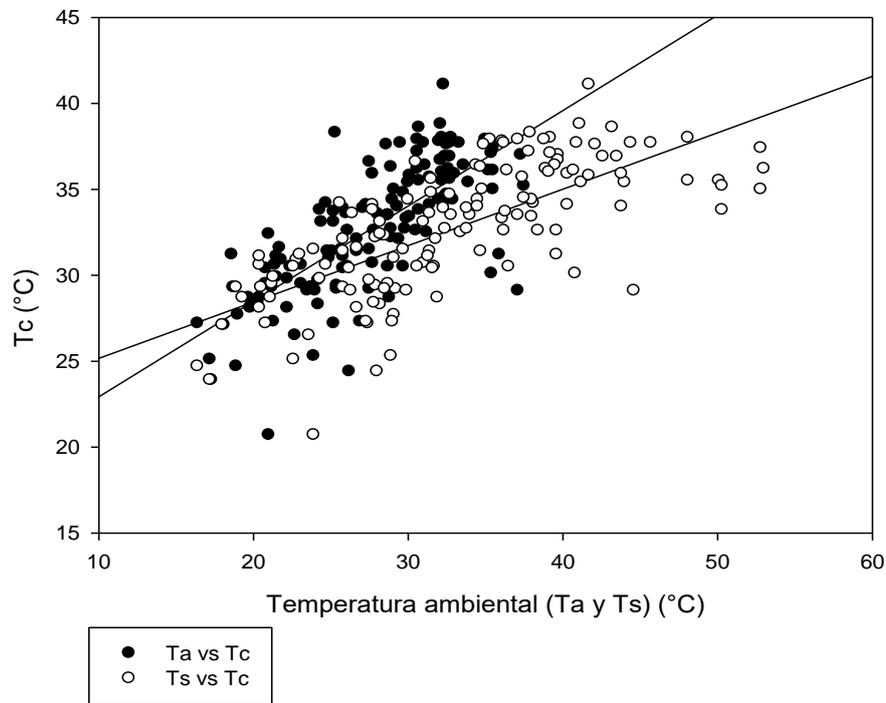


Figura 8. Regresiones lineales de la temperatura corporal de campo (T_c) de *Liolaemus chacoensis* en función de la temperatura del aire (T_a) en círculo negro ($R^2= 0,53$; $p= <0,001$; $N= 138$; $T_c= 17,37+0,55 * T_a$) y la temperatura del sustrato en círculo blanco (T_s) ($R^2= 0,50$; $p= 0,001$; $N= 138$; $T_c= 21,87+0,33 * T_s$).

Se encontró una relación significativa entre la temperatura corporal de campo y la longitud hocico cloaca, en donde sólo el 5 % de la variabilidad de la T_c es explicada por la LHC (Regresión simple, $R^2= 0,05$; $F_{1,101}= 6,15$ $p < 0,01$; Fig. 9).

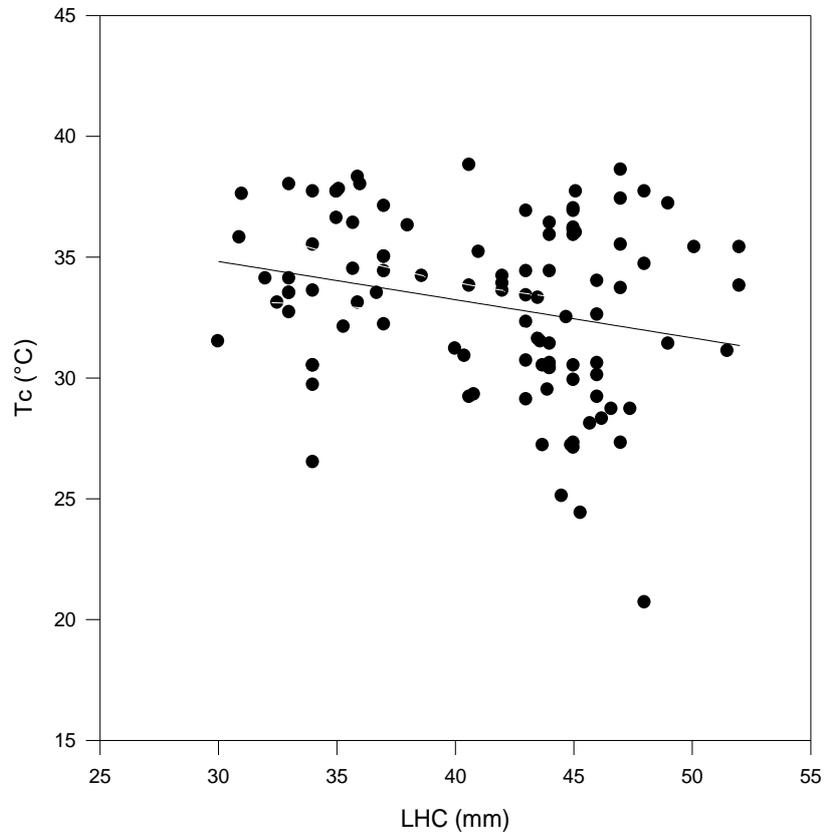


Figura 9. Relación entre la temperatura corporal (T_c) de *Liolaemus chacoensis* y la longitud hocico cloaca (LHC) ($R^2= 0,05$; $p= < 0,01$; $N= 102$; $T_c= 39,57- 0,16 * LHC$).

La temperatura corporal de campo de la muestra total varió con las horas de actividad observándose una menor T_c en el rango de 9-11 h con respecto a los rangos de 11-13 h, 13-15 h, 15-17 h y 17-19 h (ANOVA, $F_{4,134} = 10,61$; $p < 0,001$; Fig.10).

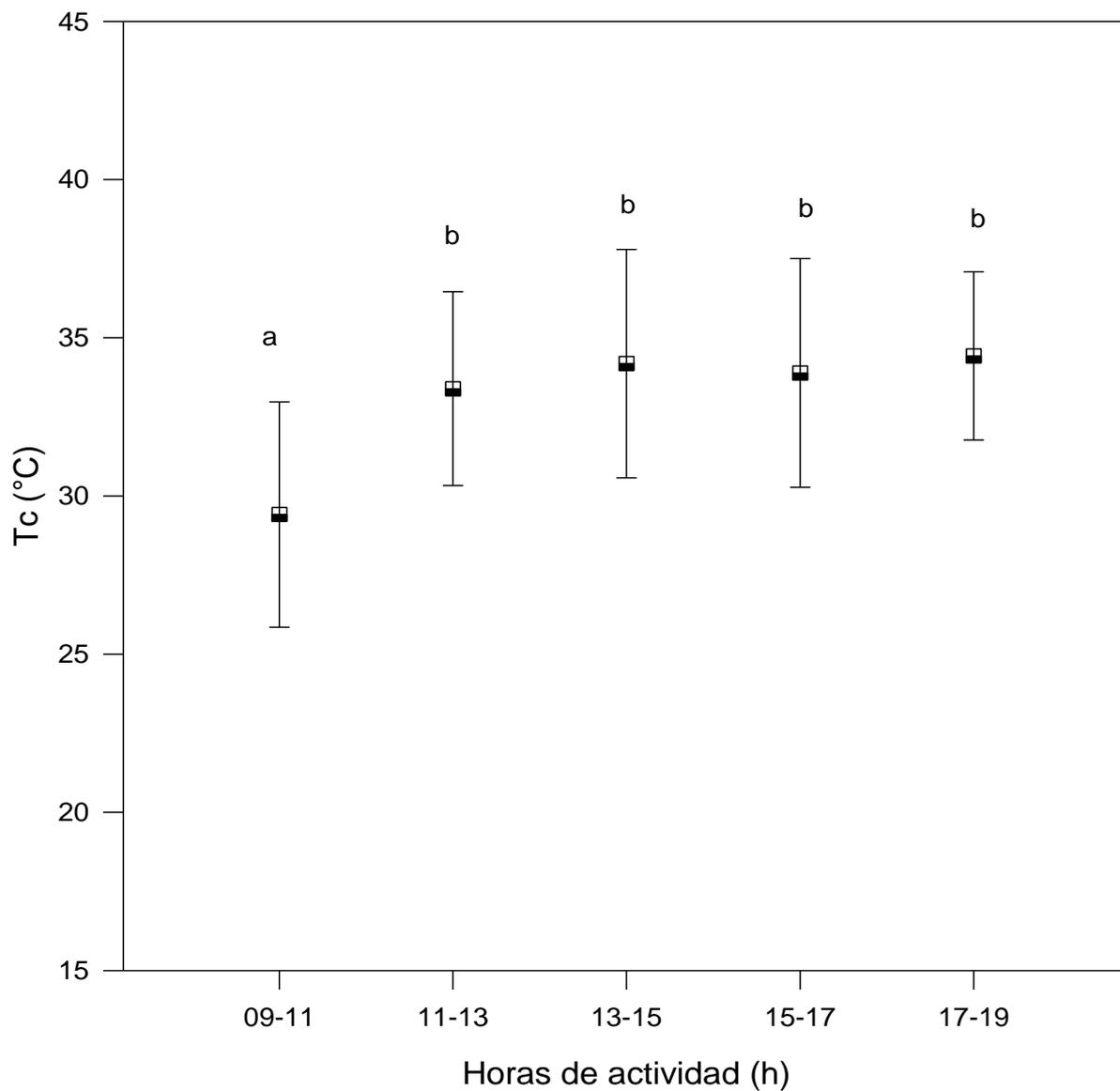


Figura 10. Gráfico de medias representando la temperatura corporal de campo para la muestra total de *Liolaemus chacoensis*, según las horas de actividad agrupadas en cinco rangos: 09-11 h, 11-13 h, 13-15 h, 15-17 h y 17-19 h. Los bigotes (barras de error) indican la desviación estándar (DE). Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha = 0,05$.

Se encontraron diferencias significativas en la temperatura corporal de campo según la temporada en la que *L. chacoensis* fue capturado (Cálida año 1 y año 2, Fría año 1 y 2), siendo mayor en la temporada Fría año 2 (ANCOVA, $F_{3,105} = 67,17$; $p < 0,0001$; LHC como covariable; Fig. 11).

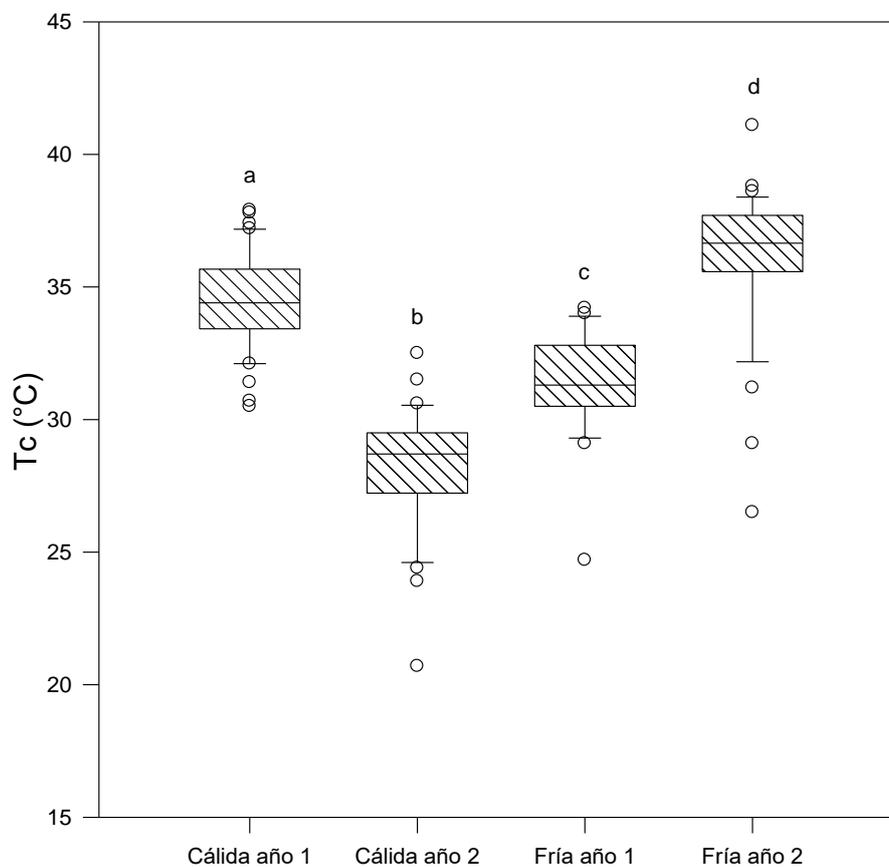


Figura 11. Diagrama de cajas representando las medianas de la temperatura corporal de campo (T_c) según la temporada: Cálida año 1 y 2, Fría año 1 y 2). La línea media indica la mediana, los bigotes (barras de error) superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha = 0,05$.

La temperatura corporal de campo no varió entre adultos y juveniles de *L. chacoensis* (ANCOVA, $F_{1,107} = 1,22$; $p > 0,05$). Asimismo los machos y hembras no presentaron diferencias en la temperatura corporal de campo (ANCOVA, $F_{1,73} = 0,22$; $p > 0,05$).

Temperatura operativa (T_o)

Se registraron un total de 16784 datos de temperaturas operativas de los modelos en todas las fechas de muestreo de este estudio: noviembre 2014, febrero 2015, marzo 2015, noviembre 2015 y marzo 2016, con una media de $37,33 \pm 8,80$, un valor mínimo de $21,36^\circ \text{C}$ y un máximo de $60,65^\circ \text{C}$. La estadística descriptiva de las temperaturas operativas se presenta en la tabla 3.

La temperatura operativa varió con respecto a la temporada, el período cálido año 1 fue mayor a cálido año 2 y a las temporadas frías (Kruskal-Wallis, $H_3; 3423 = 2336,80$; $p < 0,001$; Tabla 3; Fig. 12). No se observó diferencias en la T_o entre las temporadas frías año 1 y año 2 ($p > 0,05$). Las T_o fueron estadísticamente diferentes entre los dos modelos: adultos y juveniles (Mann-Whitney, $U = 33939023,50$; $\text{Mediana}_{\text{adultos}} = 36,23$; $\text{Mediana}_{\text{juveniles}} = 36,34$; $N_{\text{adultos}} = 8392$; $N_{\text{juveniles}} = 8392$; $p < 0,001$; Tabla 3).

Tabla 3. Temperaturas operativas (T_o) de los modelos biofísicos colocados en los micrositios donde se encuentra *Liolaemus chacoensis* registradas durante el presente estudio para la muestra total, su variación temporal, etaria y sexual, DE= desvío estándar. La T_o se registró en cinco micrositios: Bajo árbol, Bajo arbusto, Bajo roca, Sobre roca y Suelo desnudo. En cada

micrositio se registró la T_o en cuatro rangos horarios: 10-12 h, 12-15 h, 15-17 h y 17-19 h. Los números en negrita indican los valores de cada micrositio sin discriminar el horario. Letras diferentes indican diferencia significativa con un nivel de confianza del 95 %.

Clase	Media \pm DE	Rango	N
Total	37,33 \pm 8,80	21,36 - 60,65	16784
Temporada			
Cálida Año 1	43,15 \pm 8,50	26,09 - 60,66	4300
Cálida Año 2	35,85 \pm 7,58	24,17 - 54,26	3424
Fría Año 1	35,49 \pm 8,84	22,08 - 57,75	4450
Fría Año 2	34,79 \pm 7,33	21,37 - 55,37	4610
Modelos			
Adulto	36,95 \pm 8,44	21,37 - 57,95	8392
Juvenil	37,71 \pm 9,14	21,80 - 60,66	8392
Micrositio			
Bajo árbol	32,20 \pm 6,21	21,37 - 48,54	2672
10-12	26,98 \pm 5,07	21,37 - 42,27	518
12-15	29,56 \pm 3,78	24,39 - 37,65	1062
15-17	37,75 \pm 4,35	27,80 - 48,54	790
17-19	35,93 \pm 5,65	26,38 - 48,27	302
Bajo arbusto	34,09 \pm 7,99	22,20 - 59,75	3528
10-12	30,73 \pm 5,54	22,20 - 41,97	674
12-15	35,57 \pm 6,47	26,43 - 53,74	1422
15-17	36,42 \pm 10,60	28,02 - 59,75	1028
17-19	28,61 \pm 1,86	25,70 - 35,45	404
Bajo roca	30,34 \pm 3,71	22,08 - 38,20	3528
10-12	26,02 \pm 1,63	22,08 - 30,17	674
12-15	30,73 \pm 3,09	24,77 - 37,15	1422
15-17	32,75 \pm 3,30	28,30 - 38,20	1028
17-19	30,00 \pm 2,81	26,52 - 37,84	404
Sobre roca	41,11 \pm 5,03	28,47 - 53,55	3528
10-12	38,50 \pm 5,37	30,77 - 52,53	674
12-15	41,97 \pm 4,83	32,54 - 53,55	1422
15-17	43,23 \pm 3,45	34,60 - 52,46	1028
17-19	37,04 \pm 4,31	28,47 - 43,68	404
Suelo desnudo	47,68 \pm 6,00	33,24 - 60,66	3528
10-12	43,33 \pm 4,48	35,48 - 57,18	674
12-15	50,84 \pm 4,19	42,06 - 60,66	1422
15-17	48,91 \pm 5,77	33,50 - 59,88	1028
17-19	40,67 \pm 3,82	33,24 - 49,21	402

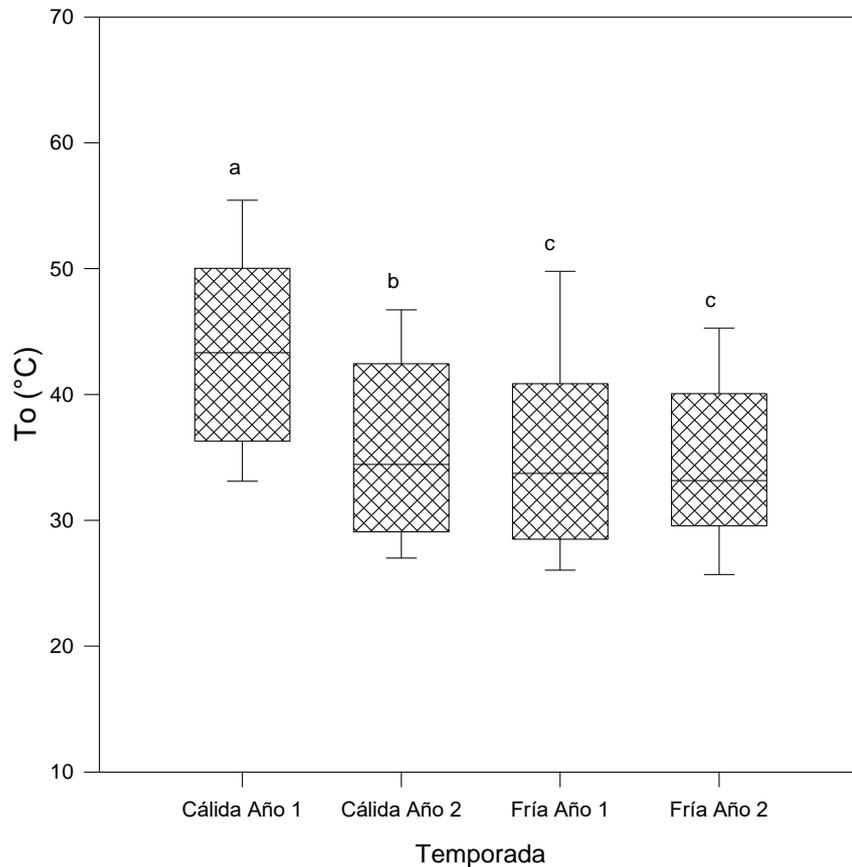


Figura 12. Diagrama de cajas representando las medianas de la temperatura operativa (T_o) según la temporada: Cálida año 1 y 2, Fría año 1 y 2). La línea media indica la mediana, los bigotes (barras de error) superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10. Letras diferentes indican diferencias significativas. $\alpha = 0,05$.

Se observó una marcada heterogeneidad térmica de los micrositos utilizados por *Liolaemus chacoensis* (Fig. 13 y 14), siendo mayor la T_o en suelo desnudo tanto para T_o adultos como T_o juveniles en cada rango horario (Fig. 13 y 14).

Cuando se analizó la T_o de los modelos adultos se observó que en suelo desnudo, en el rango horario de 17-19 h, la T_o fue igual a bajo árbol. Además en

el rango 10-12 h, bajo árbol y bajo roca mostraron la misma oferta térmica (Fig. 13). En los rangos de 10-12 h y 12-15 h, la media de las temperaturas operativas se ubicó por debajo o dentro del rango intercuartil de T_{pref} de adultos, en los micrositios bajo árbol, bajo arbusto y bajo roca, excepto para el rango de 15-17 h y 17-19 h la media de la T_o ubicada bajo árbol se observó por encima del rango intercuartil de T_{pref} . La oferta térmica de los micrositios sobre roca y suelo desnudo fue superior al rango intercuartil T_{pref} de los individuos adultos.

En los modelos juveniles, en el rango 15-17 h las T_o que se registraron bajo árbol y bajo arbusto fueron iguales. Y los micrositios bajo arbusto y bajo roca no presentaron diferencias en T_o (Fig. 14). En los rangos de 10-12 y 17-19, la media de las temperaturas operativas se ubicó por debajo o dentro del rango intercuartil de T_{pref} de juveniles, en los micrositios bajo árbol, bajo arbusto y bajo roca. En el rango de 12-15 h bajo arbusto presentó una T_o por encima del rango intercuartil de T_{pref} . Las T_o de bajo árbol y bajo roca se ubicaron dentro del rango de temperatura preferida. Desde las 15 h hasta las 17 h bajo árbol y bajo arbusto presentaron una oferta térmica por encima del rango intercuartil de T_{pref} de juveniles, y bajo roca presentó una temperatura operativa que se situó dentro del rango selecto por los lagartos juveniles. La oferta térmica que brindaron los micrositios sobre roca y suelo desnudo se ubicó por encima del rango intercuartil T_{pref} de los individuos juveniles.

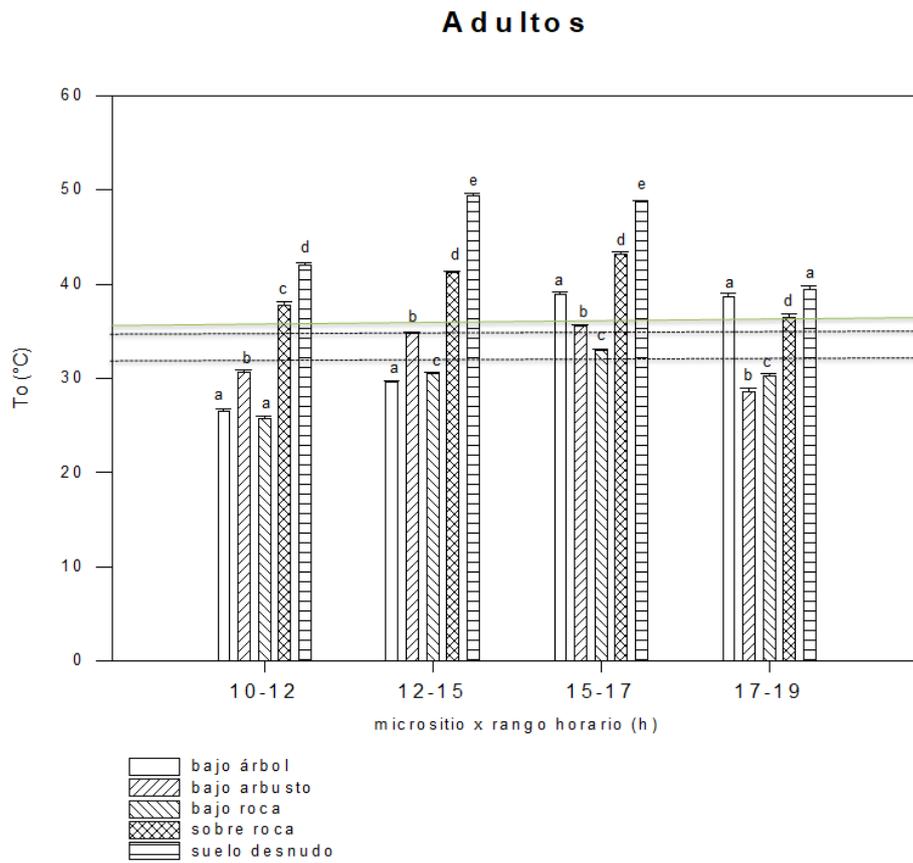


Figura 13. Gráfico de barras agrupadas representando las medias \pm DE de la temperatura operativa (T_o) para individuos adultos. Las líneas discontinuas indican el rango intercuartil de T_{pref} (inferior y superior) de los individuos adultos y verde indica la media de la T_o modelo adulto. Letras diferentes indican diferencias significativas por rango horario. $\alpha = 0,05$.

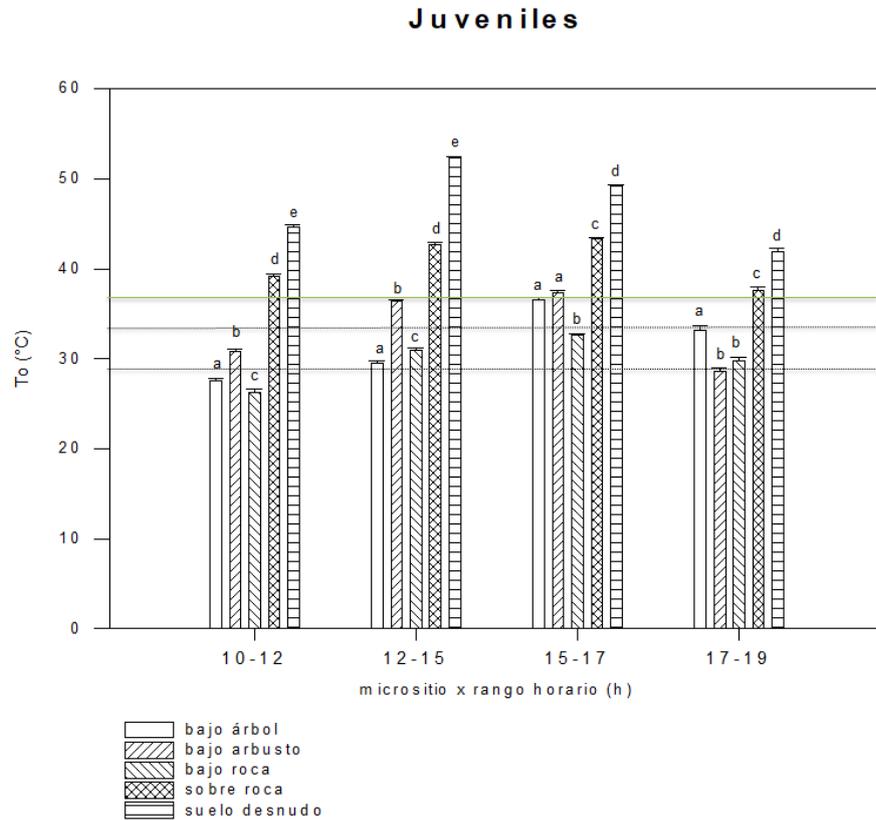


Figura 14. Gráfico de barras agrupadas representando las medias \pm DE de la temperatura operativa (T_o) para individuos juveniles. Las líneas discontinuas indican el rango intercuartil (inferior y superior) de los individuos juveniles y verde indica la media de la T_o modelo juvenil. $\alpha = 0,05$.

Temperatura preferida

Se registró la temperatura preferida al total de los individuos no aclimatados (fecha de muestreo: noviembre 2014, febrero 2015, marzo 2015) con un N= 66,

abarcando una temporada fría y una cálida. La T_{pref} varió con respecto a la temporada (Mann-Whitney, $U= 281,00$; Mediana_{cálida}= 34,67; Mediana_{fría}= 32,47; $N_{cálida}= 36$; $N_{fría}= 30$; $p < 0,001$; Tabla 4) y en relación al estadio, fue mayor en los adultos (Mann-Whitney, $U= 323,00$; Mediana_{adulto}= 34,57; Mediana_{juvenil}= 32,77; $N_{adulto}= 40$; $N_{juvenil}= 26$; $p= 0,01$; Tabla 4).

No se encontraron diferencias significativas entre la temperatura preferida registrada en laboratorio de hembras y machos (Mann-Whitney, $U= 164,000$; Mediana_{Hembras}= 36,24; Mediana_{Machos}= 34,34; $N_{Hembras}= 17$; $N_{Machos}= 23$; $p > 0,05$; Tabla 4). En este estudio se probó si la temperatura preferida varió entre hembras grávidas (huevos en el oviducto) y no grávidas; se obtuvo que la T_{pref} no fue diferente entre ambas categorías (Mann-Whitney, $U= 33,00$; Mediana_{Hembras_grávidas}= 36,56; Mediana_{Hembras_no grávidas} = 31,51; $N_{Hembras_grávidas}= 7$; $N_{Hembras_no grávidas} = 10$; $p > 0,05$). Debido a esto, las hembras se agruparon sólo en la clase hembras.

El rango intercuartil T_{pref} establecido para la temporada cálida se ubicó entre los 32,50 - 36,04° C y para la temporada fría fue de 27,94 - 33,37° C. El cuartil inferior y superior en la temporada cálida fue significativamente mayor con respecto a la temporada fría (Cuartil inferior: Mann-Whitney, $U= 243,00$; Mediana_{cálida}= 33,38; Mediana_{fría}= 29,86; $N_{cálida}= 36$; $N_{fría}= 30$; $p < 0,001$; Cuartil superior: Mann-Whitney, $U= 385,500$; Mediana_{cálida}= 37,07; Mediana_{fría}= 35,86; $N_{cálida}= 36$; $N_{fría}= 30$; $p < 0,02$; Tabla 4). Para adultos se obtuvo un rango intercuartil T_{pref} de 30,95 - 34,90° C y para juveniles de 29,64 - 34,72° C. Ambos cuartiles fueron mayores en los adultos (Cuartil inferior: Mann-Whitney, $U= 365,00$; Mediana_{adulto}= 32,60; Mediana_{juvenil}= 30,77; $N_{adulto}= 40$; $N_{juvenil}= 26$; $p < 0,04$; Cuartil superior: Mann-Whitney, $U= 299,00$; Mediana_{adulto}= 37,25; Mediana_{juvenil}= 34,29; $N_{adulto}= 40$; $N_{juvenil}= 26$; $p < 0,004$; Tabla 4).

Tabla 4. Variación de la temperatura preferida de *Liolaemus chacoensis* registrada en laboratorio durante el presente estudio. El asterisco indica diferencias estadísticas, con una significancia de $\alpha = 0,05$.

Clase	Media	Mediana	Rango intercuartil T_{pref} (°C)	N	Prueba Mann-Whitney
Total	32,53 ± 4,66	33,53	30,42 ± (5,28) - 34,82 ± (4,77)	66	
Temporada					<0,001*
Cálida	34,16 ± 3,43	34,68	32,50 ± (4,35) - 36,04 ± (3,00)	36	
Fría	30,58 ± 5,22	32,48	27,94 ± (5,30) - 33,37 ± (6,01)	30	
Estadío					<0,01 *
Adultos	32,82 ± 5,60	34,57	30,95 ± (6,01) - 34,90 ± (5,82)	40	
Juveniles	32,09 ± 2,70	32,78	29,64 ± (3,92) - 34,72 ± (2,51)	26	
Sexual					>0,05
Hembras	31,88 ± 7,54	36,25	30,66 ± (7,75) - 33,28 ± (7,87)	17	
Machos	33,52 ± 3,60	34,34	31,16 ± (4,49) - 36,10 ± (3,38)	23	

Variación de T_c y T_{pref}

No se encontraron diferencias entre la T_c y T_{pref} en el total de la muestra (Mann-Whitney, $U= 1997,00$; Mediana $T_c=33,35$; Mediana $T_{pref} =33,52$; $N= 66$; $P > 0,05$), al igual que por temporada, por estadio y sexo ($p > 0,05$). Las T_c más frecuentes para la población de *L. chacoensis* se observaron entre los $30-33^\circ C$ y las mismas se ubicaron dentro del rango intercuartil T_{pref} , al igual que la media de T_c ($32,77 \pm 3,76$, Tabla 2, Fig. 15). El 71,01 % de las T_c se ubicaron dentro del rango intercuartil T_{pref} . La media de T_o se ubicó por fuera del rango intercuartil T_{pref} (Fig. 15).

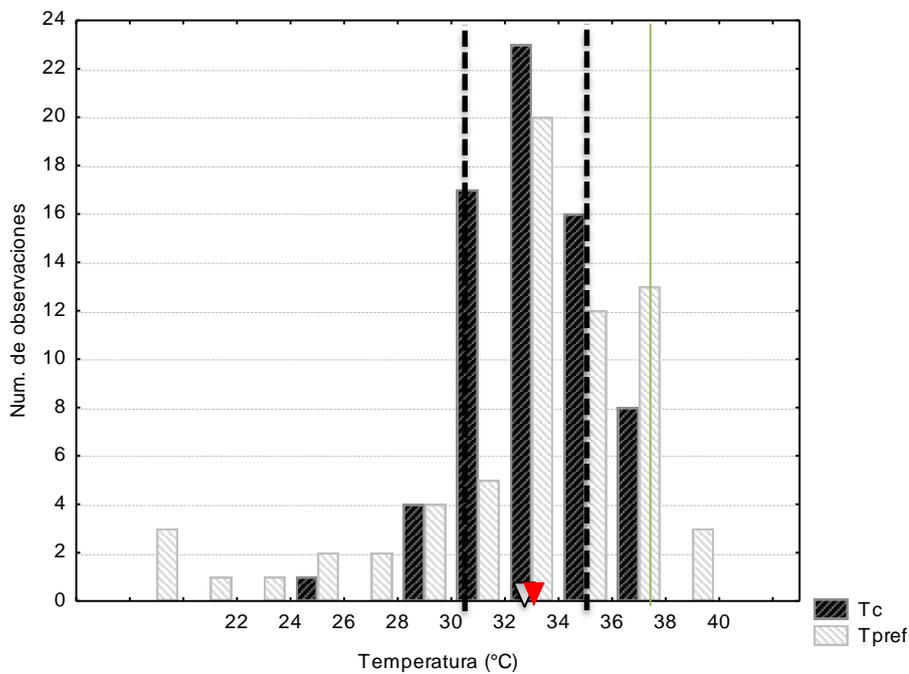


Figura 15. Distribución de las temperaturas corporales de campo (T_c) y de las temperaturas preferidas (T_{pref}) de *Liolaemus chacoensis*. La temperatura corporal media (T_c) está representada por el triángulo rojo, la media de T_{pref} es indicada por el triángulo gris y el rango intercuartil T_{pref} (inferior y superior) delimitados por las líneas negras discontinuas. La media de T_o se indica por la línea verde.

Efectividad termorregulatoria $E = 1 - (\text{media } db / \text{media } de)$

En este capítulo se muestran los valores de efectividad termorregulatoria sólo para los individuos no aclimatados. El índice de efectividad termorregulatoria para la especie *L. chacoensis* fue de 0,50. De acuerdo a la temporada, el índice E varió de 0,12 en la temporada fría y 0,69 en la temporada cálida. En cuanto a la variación etaria, los adultos se comportaron como termoconforme moderado y los juveniles como termorreguladores activos. Las hembras tendieron a ser más termoconformes que los machos (Tabla 5).

Para la población de *Liolaemus chacoensis* los valores de db y de indicaron una precisión y una calidad térmica alta. Al diferenciarlo por temporada se observó el mismo patrón, a diferencia en la clase etaria en donde los juveniles resultaron más precisos en la termorregulación con respecto a los adultos. Al analizar la variación sexual los machos fueron más precisos que las hembras (Tabla 5).

Tabla 5. Estadísticos descriptivos de los desvíos de la temperatura corporal de campo respecto del rango intercuartil T_{pref} (db) y el índice de calidad térmica del ambiente (de) propuesto en el modelo de Hertz *et al.* (1993).

Clase	<i>db</i>	<i>de</i>	E	N
Total	1,96 ± 3,28	3,86 ± 4,57	0,50	66
Cálida	1,47 ± 1,78	4,66 ± 3,46	0,69	36
Fría	2,56 ± 4,43	2,90 ± 5,54	0,12	30
Adultos	2,60 ± 3,83	4,09 ± 4,95	0,37	40
Juveniles	0,99 ± 1,88	3,51 ± 3,99	0,72	26
Hembras	4,05 ± 5,17	4,90 ± 5,91	0,18	17
Machos	1,53 ± 1,94	3,49 ± 4,15	0,57	23

Discusión

Los lagartos pertenecientes al género *Liolaemus* tienden a tener temperaturas corporales de campo similares, independientemente de las condiciones del lugar donde habitan (Fuentes y Jaksic, 1979; Valencia y Jaksic, 1981; Rocha, 1995), lo cual es congruente con otros trabajos que demuestran que la biología térmica en los lagartos está filogenéticamente conservada (Bogert, 1949; Grigg y Buckley, 2013; Clusella-Trullas y Chown, 2014). Sin embargo, existen estudios a nivel del género que sugieren que las temperaturas corporales cuando están activos dependen en gran medida de las temperaturas ambientales (Labra *et al.*, 2008). La temperatura corporal de campo en *Liolaemus chacoensis* depende moderadamente de la T_a y T_s , esto indicaría de acuerdo a Huey (1982) que en esta especie chaqueña existiría un cierto grado de termoconformidad y es posible que la tigmotermia y la heliotermia juegue un papel importante en *L. chacoensis*. Laspiur *et al.* (2007) observó que *L. chacoensis* presenta un comportamiento de termorregulación heliotérmica, en coincidencia con lo hallado en este estudio. Los resultados de algunos estudios en la biología térmica de

lagartos como en *L. jamesi* y *L. alticolor* (Marquet *et al.*, 1989), *L. sanjuanensis* (Acosta *et al.*, 2004), *Phymaturus patagonicus* (Ibargüengoytía, 2005), *P. punae* y *P. tenebrosus* (Ibargüengoytía *et al.*, 2008), *L. vallecurensis* y *L. ruibali* (Castillo *et al.*, 2015), *P. extrilidus* y *L. parvus* (Gómez Alés *et al.*, 2017) muestran que los lagartos de climas más rigurosos y fríos son mejores termorreguladores en comparación a los de clima templado.

Por el contrario, es notable observar como la temperatura corporal se mantiene constante (Fig. 10) en horarios en donde la temperatura del aire y sustrato son elevadas, siendo suelo desnudo el micrositio más utilizado por *L. chacoensis*, el cual registró una T_o entre 33 a 61° C (Tabla 3) en el horario donde se observó a los lagartos con mayor actividad (de 11 a 17h). Asimismo, es probable que *L. chacoensis* alterne la estrategia de regulación térmica, es decir que sea termoconforme en ciertos horarios del día y termorregulador en otros horarios.

La temperatura corporal registrada en campo de *L. chacoensis* fue de 33° C, la cual se encuentra dentro del rango reportado por Medina *et al.* (2012). Esta temperatura media fue similar en la especie hermana *L. olongasta*, $T_c = 32,10$ (Cánovas *et al.*, 2006) pero fue inferior a la T_c de las restantes especies que conforman el mismo clado y que habitan en localidades del desierto de Argentina como *L. grosseorum*, *L. darwinii* (Espinoza *et al.*, 2004; Medina *et al.*, 2012) y *L. laurenti* (Córdoba, com. pers.), las cuales fueron superiores a 36,4° C. En comparación con otros *Liolaemus* de un piso altitudinal similar, se observó una T_c similar en *L. acostai* (32° C, Villavicencio *et al.*, 2007) y *L. bisignatus* (33° C, Labra *et al.*, 2009). La T_c mostró variación temporal, siendo mayor en la época fría (36° C); este valor alcanzado podría resultar de la dependencia observada de la T_c con las temperaturas ambientales (T_s y T_a), ya que las mismas fueron superiores en la temporada fría. Esta variación temporal también pudo observarse en *L. lutzae*, en donde Maia-Carneiro *et al.* (2012) sugieren que la

variación podría deberse a una respuesta inmediata a las condiciones térmicas o a una posible aclimatización.

Por otra parte, al comparar la T_c con la temperaturas que los lagartos seleccionan en un gradiente térmico (T_{pref}); *L. chacoensis* sería una especie que se encuentra activa a temperaturas corporales cercanas a sus preferencias térmicas (Fig. 15), esto indicaría que los lagartos obtienen los requerimientos termofisiológicos necesarios en su ambiente natural. Este comportamiento también se observó en cuatro especies de *Liolaemus* de la Puna Argentina, *L. irregularis*, *L. multicolor*, *L. albiceps* y *L. yanalco* (Valdecantos *et al.*, 2013).

La condición reproductiva no afectó la T_{pref} , esto podría deberse al modo reproductivo ovíparo de *L. chacoensis*. Igualmente a lo observado en *L. fuscus*, *L. monticola* y *L. lemniscatus* (Labra y Bozinovic, 2002). Por el contrario, la T_{pref} se vió afectada para especies vivíparas preñadas como, *L. curis* (Núñez, 1996). Por otro lado, la temperatura preferida fue de 32,53° C, la cual es inferior a la reportada para *L. gracilis*, especie con la que vive en simpatria en el chaco serrano (41° C, Espinoza *et al.*, 2004; Medina *et al.*, 2012). Se observó una variación temporal, siendo en la temporada cálida 4° C más elevada que la fría, lo que podría indicar una posible aclimatización en *L. chacoensis*. Este patrón coincide a lo reportado por Clusella- Trullas y Chown (2014), ellos mencionan que esta tendencia se observa en los gekos *Hoplodactylus maculatus* (Tocher, 1992) y en *Oedura marmorata* (Christian *et al.*, 1998), en especies tropicales (Christian y Bedford, 1995; Navarro-García *et al.*, 2008) y en las poblaciones de *L. bellii* (Labra, 1998).

La disponibilidad de microambientes favorables puede ser indicada por T_o y por la diferencia entre temperaturas operativas y el rango intercuartil de T_{pref} o *set-point* de las temperaturas preferidas determinadas en el laboratorio (de). Entre la heterogeneidad térmica de los micrositios utilizados por *L. chacoensis* se observa que los micrositios bajo árbol (de 12-15 h), bajo arbusto (de 10-12 h)

y bajo roca (12-19 h) (Tabla 3) ofrecen una alta calidad térmica ya que sus valores medios son cercanos a los que los lagartos seleccionan en laboratorio (Rango intercuartil de T_{pref} = 30,42-34,82, Tabla 4). El índice de eficiencia termorregulatoria indica que *L. chacoensis* se comportaría como un termorregulador moderado, excepto en la estación fría, donde se observa que tienden a una termorregulación nula. En contraposición con el grupo *Liolaemus goetschi* estudiado por Moreno Azócar *et al.* (2012), ellos mencionan que este grupo a excepción de *L. cuyanus*, se comportan como termorreguladores activos. La estrategia termorregulatoria obtenida en *L. chacoensis* podría ser explicada por lo expresado por Huey y Slatkin (1976) y Huey (1982), donde ellos establecen que los animales no necesitan invertir tiempo y energía en la termorregulación seleccionando activamente los microambientes por donde habitan. Un patrón similar se observó en las hembras, ya que en comparación con los machos tienden a ser más termoconformes. La posible termoconformidad en las hembras podría indicar que seleccionan activamente los microambientes por donde se moviliza, ya que las hembras fueron observadas principalmente bajo árbol, el cual brindaría temperaturas similares a las que las hembras seleccionan en laboratorio ($T_{o \text{ bajo árbol}} = 32^\circ \text{ C}$, rango intercuartil T_{pref} = 30,66-33,28; Tabla 3 y 4, respectivamente).

CAPÍTULO 2

Tolerancia térmica y desempeño locomotor de *Liolaemus chacoensis*



Introducción

El desempeño del aparato locomotor es un factor determinante de la adecuación biológica en la naturaleza a través de los efectos sobre la supervivencia (Foley, 1997; O'Steen *et al.*, 2002; Miles, 2004; Le Galliard *et al.*, 2004; Husak, 2006). Diversos autores se han focalizado en estudios de desempeño locomotor, centrándose en algunos grupos de ectotermos, como insectos y reptiles (e.g., Huey *et al.*, 1984; Sinervo *et al.*, 2000; Vann Dame y Vanhooydonck, 2001; Husak *et al.*, 2006; Irschick *et al.*, 2008; Strobbe *et al.*, 2009; Sun *et al.*, 2014; Vanhooydonck *et al.*, 2015; Ibarregüengoytía *et al.*, 2016).

La locomoción ha demostrado ser sensible a la temperatura y muestra una respuesta a los cambios ambientales térmicos (Wilson *et al.*, 2000; Angilletta *et al.*, 2002). Los estudios del efecto de la temperatura corporal en el desempeño fisiológico se han centrado en los rasgos característicos de las curvas de desempeño térmico, que en ectotermos generalmente tienen una forma asimétrica, sesgada hacia la izquierda (Kingsolver y Huey 1998; Angilletta *et al.*, 2006; Chown *et al.*, 2010). La curva de adecuación termobiológica proporciona información que permite visualizar el grado de acople entre la fisiología y las condiciones ambientales (Navas, 2003), indicando que la capacidad fisiológica está influenciada por la variación en las condiciones térmicas dentro del rango de tolerancia de las especies (Bonino *et al.*, 2015). Los límites del rango de tolerancia térmica y de la curva de adecuación termobiológica están fijados por las temperaturas críticas máximas y críticas mínimas, definidas como la temperatura corporal a la que un organismo deja de tener coordinación muscular

de tal manera que no puede escapar de una situación perjudicial y pierde el reflejo de enderezamiento (Cowles y Bogert 1944; Lutterschmidt y Hutchison, 1997). Pudiendo visualizarse un aumento constante desde la temperatura crítica mínima hacia temperaturas más elevadas, hasta una temperatura óptima (T_o , Waldschmidt y Tracy, 1983; Huey y Bennett, 1987) donde el desempeño es máximo, y más allá de ese punto disminuye rápidamente a medida que la temperatura se aproxima a los niveles críticos, es decir hasta la temperatura crítica máxima ($TC_{m\acute{a}x}$). La forma de la curva mostraría que, si son más estrechas sería indicativo de estrategias especialistas, mientras que si son más amplias podrían reflejar una estrategia generalista (Huey y Kingsolver, 1989; Izem y Kingsolver, 2005).

Asimismo, los parámetros del desempeño locomotor como el rango de tolerancia térmica, la temperatura óptima u óptimo térmico ($T_{\acute{o}pt}$) y la amplitud de desempeño (B_{80} , definido como rango de temperatura a la cual el desempeño es mayor o igual al 80 % de la velocidad máxima) (Huey, 1982) quedan establecidos en la curva de adecuación biológica. Siendo probablemente la temperatura óptima y el B_{80} los parámetros ecológicos más importantes; porque reflejan el rango de temperatura corporal dentro del cual un reptil mejora su desempeño (Huey, 1982).

Por otro lado, Espinoza y Tracy (1997) mencionan que a diferencia del rango de tolerancia térmica, existe un rango de actividad delimitado por las temperaturas voluntarias (máximas y mínimas; Spellerberg, 1972). Ellos indican que el rango de actividad representa el rango de temperatura corporal sobre el cual los reptiles desarrollan sus actividades normales, fuera de este rango si la temperatura corporal supera estos límites existe la posibilidad que se alcance la temperatura crítica, ya sea en su punto mínimo o máximo. A estas temperaturas,

el individuo no puede escapar y si las condiciones se agravan finalmente alcanzará la temperatura letal máxima o mínima y morirá. A su vez, dentro del rango de actividad se encuentra la temperatura *set-point* registrada en laboratorio; que es la temperatura corporal regulada por el hipotálamo y cuando éste envía la señal al animal, el mismo inicia la regulación de la temperatura corporal. Existen estudios que reportan que el óptimo térmico coincide con el rango de actividad (Espinoza y Tracy, 1997) pero esto es aún materia de debate. Varios estudios han encontrado para el desempeño locomotor un óptimo térmico a temperaturas corporales relativamente altas, cerca de los límites letales superiores (Bennett, 1990). Sin embargo, se ha informado que en lagartos de ambientes fríos y templados las temperaturas óptimas, donde la velocidad es máxima, son más bajas (Bennett, 1990; Fernández *et al.*, 2011), es decir que en condiciones naturales estos lagartos alcanzarían sólo una fracción de su velocidad potencial porque la $T_{\text{ópt}}$ es más alta que la temperatura preferida y/o superiores a su temperatura corporal en el campo (Bennett, 1990).

En particular, la locomoción es ecológicamente relevante para la mayoría de los reptiles porque influye en una serie de interacciones del comportamiento del organismo con su ambiente, incluyendo la evasión de predadores, reproducción y captura de presas (Irschick *et al.*, 2008; Vanhooydonck *et al.*, 2015; Ibarquengoytía *et al.*, 2016). Huey (1982) establece que los estudios ecológicos del desempeño fisiológico son más apropiados si se basan en un nivel de organismo (Tabla 1 en Huey, 1982) en lugar de analizar procesos a un nivel inferior (Bartholomew, 1958; Huey y Stevenson, 1979). Asimismo, el efecto de la temperatura corporal sobre el éxito en la depredación podría ser más certero a partir de datos sobre locomoción en la velocidad de carrera que a partir de datos sobre la velocidad de las contracciones de las fibras musculares (Huey 1982). El desempeño o *performance* locomotor ha sido evaluado con diversos métodos, entre ellos la velocidad de carrera (cortas y largas; van Berkum, 1988; Anguilleta

Jr. *et al.*, 2002a; Huey *et al.*, 2009). Estos tipos de carrera tienen diferente significado ecológico; algunos autores proponen que las carreras cortas se relacionan con el comportamiento de escape de depredadores (Irschick *et al.*, 2008; Artacho *et al.*, 2017) mientras que las carreras largas influirían en el comportamiento de forrajeo (Irschick y Losos, 1998). Otro indicador como medida estricta de la capacidad fisiológica del organismo en general (Bennett, 1978; Sinervo y Huey, 1990; Garland y Losos, 1994) pero menos utilizado, es la resistencia (o *endurance*), la cual tendría mayor implicancia en la defensa de territorio o comportamiento de forrajeo (Sinervo *et al.*, 2000; Beal *et al.*, 2014). Algunas investigaciones se han centrado en la relación de las dos componentes del desempeño locomotor, velocidad y resistencia, como en Huey *et al.* (1990), Vannhoydonck *et al.* (2001); Albuquerque *et al.* (2015), entre otros. El compromiso es un aspecto común de estudios en biología evolutiva y en estudios de fisiología locomotriz (e.g., Townsend y Calow 1981; Garland 1988; Garland y Losos 1994; Fry, 1996; Wang *et al.*, 1997; Albuquerque *et al.*, 2015). Cuya importancia se enfoca en poner a prueba si existe un compromiso (*trade-off*) entre ambas componentes y si ambas componentes pueden ser máximas al mismo tiempo.

Finalmente, la capacidad de muchas especies de lagartos para disminuir su costo de mantenimiento durante los cambios de temperaturas ambientales está probablemente relacionada con su éxito para hacer frente a un ambiente fluctuante (Gotthard y Nylin, 1995; Weinig, 2000; Naya *et al.*, 2008). Asimismo, los organismos podrían alcanzar ventajas selectivas sobre el desempeño cuando se exponen a condiciones limitadas (Schmidt-Nielsen, 1990; Wilson y Franklin, 2002). Por lo tanto, la mirada poblacional, es decir, la magnitud de la variación temporal e intrapoblacional, como respuesta a cambios térmicos estacionales es relevante para este tipo de estudio.

Objetivos específicos

- ❖ Evaluar el efecto de las distintas temperaturas corporales de ensayo sobre el desempeño locomotor: carrera corta y carrera larga, y resistencia.
- ❖ Determinar los parámetros de desempeño locomotor para *L. chacoensis*: óptimo térmico ($T_{\text{ópt}}$), amplitud de desempeño (B_{80}) y el rango de tolerancia térmica, estableciendo la curva de desempeño térmico para *L. chacoensis* para la muestra total y su variación temporal, etaria y sexual.
- ❖ Establecer la relación de las dos componentes del desempeño locomotor: velocidad máxima y resistencia (*endurance*).
- ❖ Registrar los parámetros térmicos fisiológicos fundamentales de *L. chacoensis*: Temperatura Voluntaria Mínima ($TV_{\text{mín}}$), Temperatura Crítica Mínima ($TC_{\text{mín}}$) Temperatura Voluntaria Máxima ($TV_{\text{máx}}$), Temperatura Crítica Máxima ($TC_{\text{máx}}$); determinando sus variaciones intrapoblacionales y temporales.
- ❖ Definir el rango de tolerancia térmica ($T_{\text{tér}}$) y el margen de seguridad fisiológica al frío (MSFF) y al calor (MSFC), y sus diferencias temporales, etarias y sexuales.

Materiales y Métodos

Se capturaron un total de 67 individuos (muestra total) de *Liolaemus chacoensis* (23 machos, 15 hembras y 29 juveniles, N= 67). Durante la temporada cálida (noviembre 2014 y febrero 2015) se capturaron 36 individuos y en la temporada fría (marzo de 2015) se capturaron 31 individuos. Para este capítulo, sólo se diferenció entre una temporada cálida y fría, ya que no se encontraron diferencias estadísticas al excluir del análisis el mes de noviembre de 2015 y marzo de 2016. Luego estos individuos fueron trasladados al laboratorio en bolsas de tela rejilla. En el laboratorio, se registró la masa corporal (g), ya que el desempeño locomotor en ectotermos además de depender de la temperatura corporal (Huey et al., 2012) puede variar con el tamaño y la masa corporal (Garland, 1994; Bonino et al., 2011).

También, se registraron siete variables morfológicas, las cuales ejercen un papel fundamental en el desempeño locomotor (Bonino et al., 2011; Tulli et al., 2012; Bonino et al., 2015). Las mismas fueron medidas en los miembros del lado izquierdo del cuerpo de cada individuo utilizando un calibre digital (Lee Tools \pm 0,1 mm): Extremidades posteriores 1) largo de fémur: desde la articulación de la cadera a la articulación de la rodilla , 2) largo de tibia-fíbula: desde la articulación de la rodilla al tobillo, 3) largo de la pata: desde el tobillo a la base del tercer dedo, de las extremidades anteriores 4) largo del húmero: desde la articulación del hombro al codo, 5) largo del radio-cubito: desde el codo a la muñeca , 6) largo de la mano: desde la muñeca a la base del tercer dedo) y 7) LHC (largo hocico-

cloaca): desde la punta del hocico hasta el margen posterior de la cloaca (Vanhooydonck *et al.*, 2001).

Por otra parte, luego de realizar los ensayos de temperatura preferida (Capítulo 1), se evaluó el desempeño locomotor; primero se llevó a cabo el ensayo de velocidad de carrera y posteriormente el de resistencia. Los ensayos de desempeño locomotor y de tolerancia térmica se llevaron a cabo en días consecutivos, realizando un ensayo de velocidad de carrera por día a una temperatura corporal de ensayo diferente (T_{corp}), ofreciendo a los lagartos 24 h de descanso entre ensayos.

Posteriormente se realizaron los ensayos de hipotermia: Temperatura Voluntaria Mínima ($TV_{mín}$) y Temperatura Crítica Mínima ($TC_{mín}$) y finalmente los ensayos de hipertermia: Temperatura Voluntaria Máxima ($TV_{máx}$) y Temperatura Crítica Máxima ($TC_{máx}$). Dos días previos a comenzar los ensayos de hipotermia e hipertermia, los individuos no fueron alimentados (Huang y Tu 2008). Los ensayos en el laboratorio tuvieron una duración de 12 días en total.

Para mantener el estado saludable de los individuos y evitar que los mismos pierdan su masa corporal inicial, durante todos los ensayos los lagartos fueron alimentados por larvas de *Tenebrio molitor* y se les proporcionó agua *ad libitum*, además se controló la masa corporal (utilizando una balanza analítica, con una precisión de 0,0001g) en cuatro instancias: al momento de ser capturados (en el laboratorio), al finalizar el ensayo de velocidad de carrera, al finalizar el ensayo de resistencia y por último luego del ensayo de hipotermia e hipertermia (ensayos de tolerancia térmica).

Velocidad de carrera ($m \cdot s^{-1}$)

La velocidad de carrera se evaluó en un total de 67 individuos (15 hembras, 22 machos y 22 juveniles). Para evaluar el efecto de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor se registró la velocidad de locomoción, utilizando dos tipos de carreras: Carrera corta (CC) de 0,15 m con un sólo estímulo inicial y carrera larga (CL) de 1,05 m con estímulos continuos, tocando la cola o las extremidades traseras con una pequeña pieza de madera, teniendo cuidado de no interferir con la velocidad de carrera. Para ello, se utilizó una pista de carrera de 0,08 m de ancho y 1,20 m de largo con una superficie de corcho que les proporciona una mejor tracción a los lagartos. Además, la pista tiene ocho celdas infrarrojas cada 0,15 m y un refugio en el extremo final (Fig. 16). Éste dispositivo fue conectado a una PC para obtener los registros de tiempo mediante el uso de un software especializado (Cabezas-Cartes *et al.*, 2013; Iburgüengoytía *et al.*, 2016).

Cada lagarto corrió tres veces consecutivas, sin fatigarlos, para cada ensayo de T_{corp} , considerando sólo la carrera en la cual alcanza la máxima velocidad tanto para CC y CL. La repetición de la carrera por cada individuo evita la consideración de una menor velocidad por falta de voluntad de un individuo para alcanzar un mejor desempeño (mayor velocidad) en lugar de su incapacidad para correr más rápido (Garland y Losos, 1994; Angilletta *et al.*, 2002a). Se utilizaron cinco rangos de temperaturas corporales (T_{corp}), tanto en velocidad de carrera como en resistencia siguiendo la metodología de Angilletta *et al.* (2002a), teniendo en cuenta el rango de tolerancia térmica de la especie en estudio, es decir, por encima de su temperatura crítica mínima ($TC_{mín}$) y por debajo de su temperatura crítica máxima ($TC_{máx}$). Los cinco rangos de temperaturas corporales (T_{corp}) que se eligieron fueron: 15-19° C; 20-24° C; 26-30° C; 31-35° C y 36-37° C. Antes de cada ensayo se mantuvieron los individuos en un recipiente a la temperatura requerida para cada ensayo. Previamente al inicio de

cada carrera, se registró la temperatura corporal individual ($T_{corp\ i}$) de cada lagarto con una sonda de catéter que fue introducida a 1 cm en el interior de la cloaca. Se calculó la velocidad máxima individual lograda para cada lagarto ($V_{máx\ i}$) y la velocidad máxima lograda para la especie, para CC y CL ($V_{máx.CC}$; $V_{máx.CL}$). Se trabajó tomando en cuenta los protocolos usados por Iburgüengoytía *et al.* (2007); Fernández *et al.* (2011) y Kubisch *et al.* (2011, 2016).

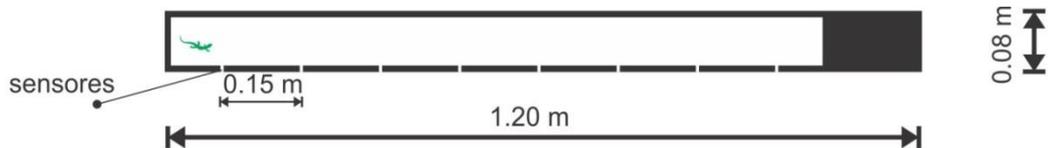


Figura 16. Dispositivo utilizado para la realización de la carrera larga (CL, sensor 1 al 8) y carrera corta (CC, sensor 1 al 2).

Resistencia (s)

Además de registrar la velocidad de locomoción se midió la resistencia en 61 individuos (15 hembras, 20 machos y 26 juveniles). Para ello a cada lagarto se lo colocó en una cinta caminadora motorizada de goma y paño, y se lo animó a caminar con unos estímulos suaves sobre la cola y las extremidades posteriores para predecir la locomoción de los lagartos en el campo, esto se realizó a una velocidad constante de $0,15\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Fig. 17). Asumiendo que la locomoción del lagarto durante el experimento de resistencia simula ser el comportamiento

locomotor del individuo en el campo. La resistencia se registró como el tiempo hasta que un individuo ya no mantiene el ritmo de la cinta en movimiento (Garland, 1999). Cada individuo se retiró del experimento cuando perdió el reflejo de enderezamiento (Miles, 1994).

La resistencia se registró a cinco rangos de temperaturas corporales (un ensayo de temperatura por día, en días consecutivos) al igual que la velocidad de carrera. Los individuos se hicieron caminar, al igual que en el ensayo de velocidad de carrera a una temperatura por día y dejándolos descansar 24 h entre temperaturas. Se registró la resistencia máxima individual lograda para cada lagarto ($R_{\text{máx } i}$) y la resistencia máxima lograda para la especie ($R_{\text{máx}}$).

Para determinar si el desempeño individual sufrió cambios durante el estudio se repitió la primer prueba de velocidad de carrera y de resistencia llevadas a cabo, a fines de corroborar o de descartar si el desempeño de cada individuo disminuyó a lo largo de todo el ensayo (Angilletta *et al.*, 2002), esto se corroboró a través de pruebas estadísticas al comienzo (ensayo de temperatura corporal del primer día) y al final del ensayo.

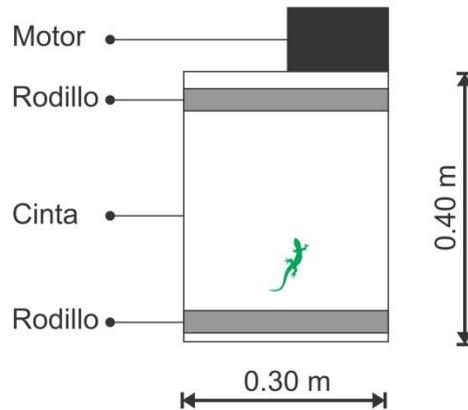


Figura 17. Cinta caminadora motorizada, con control de velocidad de $0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Parámetros térmicos fisiológicos de estado de hipotermia

Para llevar a cabo el ensayo de hipotermia se utilizó recipiente metálico (10 x 12 cm de longitud) colocado en el interior de un envase térmico con hielo y sal para alcanzar un rango de temperatura entre -13° C a -10° C (Fig. 18). Para mantener constante este rango de temperatura se reemplazó el recipiente de frío cada 15 minutos. Durante el ensayo de hipotermia se mantuvo con aire acondicionado una temperatura ambiental entre 17° C a 20° C . Para el registro de $TV_{\text{mín}}$, definida como la temperatura más baja tolerada voluntariamente en el laboratorio (Vitt y Caldwell, 2014), se colocó un individuo por vez en el interior del recipiente metálico con una capa superficial de arena en su base. Cuando el individuo mostró movimientos vigorosos de escape y con la mínima interferencia, se lo retiró rápidamente del recipiente y se registró su temperatura corporal,

insertando una termocupla ultrafina a 0,5 cm de la cloaca en el individuo con termómetro electrónico TES 1303 (TES Electronic Corp., Taipei, Taiwán, $\pm 0,01^\circ$ C). Luego se continuó con el enfriamiento del lagarto realizando controles cada 10 segundos. Este seguimiento se realizó hasta que el individuo perdió el reflejo de enderezamiento (Hutchison, 1961; Jacobson y Whitford 1970; Tocher, 1993; Labra *et al.*, 2001; Villavicencio *et al.*, 2010), la temperatura en éste punto se consideró como la $TC_{\text{mín}}$ (Huang y Tu 2008), definida como la temperatura más baja a la cual se pierde una respuesta ordenada, provocando narcosis y disturbios en la locomoción (Pough y Gans, 1982; Cruz *et al.*, 2005; Youssef *et al.*, 2008).

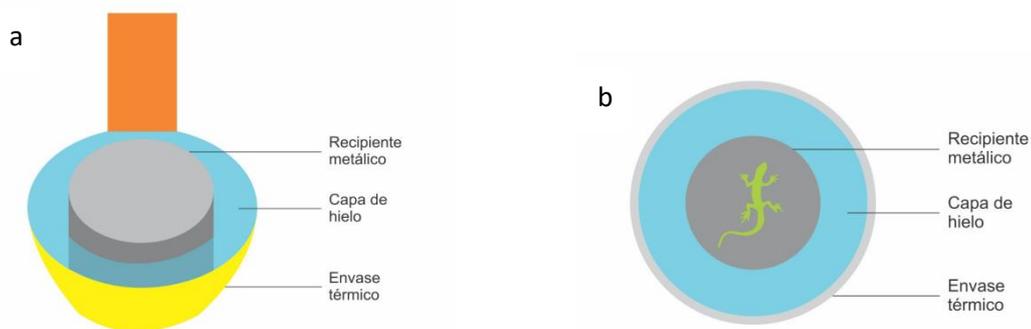


Figura 18. Recipiente para ensayo de hipotermia.a) Vista de frente y b) vista superior

Parámetros térmicos fisiológicos de estado de hipertermia

Para registrar la $TV_{\text{máx}}$ se colocó a cada individuo en el interior de un recipiente de plástico con una capa superficial de arena. En la parte superior del mismo se

ubicó un foco de luz incandescente de 150 Watt a 50 cm del sustrato hasta alcanzar una temperatura aproximada de 45° C (Fig. 19), la cual se mantuvo durante el ensayo. Cuando presentó por primera vez movimientos vigorosos de escape se registró su temperatura corporal considerándola como la $TV_{m\acute{a}x}$. Se continuó con el ensayo de calentamiento realizando controles cada 10 segundos, hasta que el individuo perdió el reflejo de enderezamiento, la temperatura en éste punto fue considerada como la $TC_{m\acute{a}x}$, definida como la temperatura a la que un animal, por un calentamiento, pierde la habilidad de escape, abre la boca, la locomoción es desorganizada y se evidencian espasmos musculares (Pough y Gans, 1982; Cruz *et al.*, 2005; Youssef *et al.*, 2008, Kubisch *et al.*, 2016). Al finalizar este ensayo el individuo fue sumergido en agua a temperatura ambiente para evitar efectos nocivos en su fisiología, debido a la temperatura corporal extrema que alcanzó (Kaufman y Bennett, 1989).

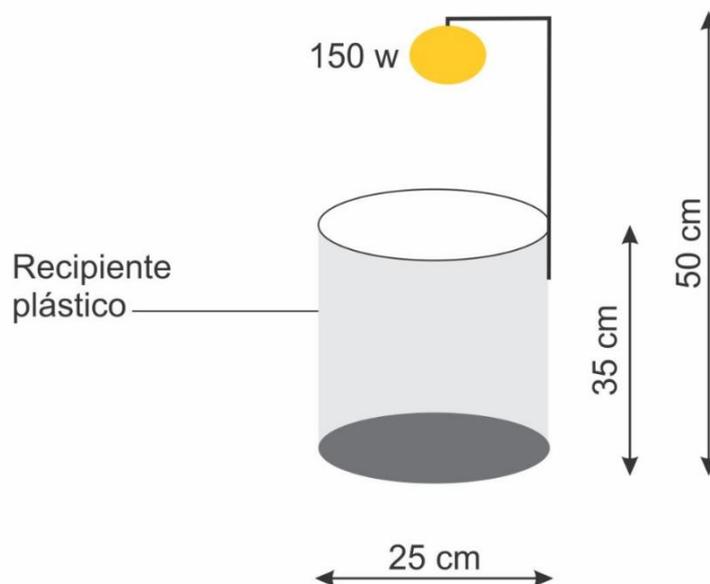


Figura 19. Recipiente para ensayo de hipertermia.

Margen de seguridad fisiológico y tolerancia térmica

A partir de los parámetros térmicos fisiológicos registrados, se calcularon los márgenes de seguridad térmicos:

Margen de seguridad fisiológica al frío (MSFF), el cual se obtuvo para cada individuo como la diferencia en valores absolutos entre la temperatura crítica mínima y la temperatura voluntaria mínima, y el margen de seguridad fisiológica al calor (MSFC) se calculó como la diferencia en valores absolutos entre la temperatura crítica máxima y la temperatura voluntaria máxima.

Luego se determinó la Tolerancia térmica ($T_{\text{tér.}}$), para cada individuo, definida como la diferencia entre el valor absoluto de la temperatura crítica máxima y la temperatura crítica mínima (Du *et al.*, 2000; Labra y Vidal, 2003; Cruz *et al.*, 2005; Huan y Tu, 2008; Yussef *et al.*, 2008).

Análisis estadístico

Para analizar si el desempeño locomotor está influenciado por las variables explicativas se realizaron regresiones simples o múltiples. Las diferencias entre los valores medios entre dos grupos se analizaron usando t-test o ANCOVA. Para determinar el efecto dentro de los sujetos de la temperatura corporal en el desempeño locomotor se utilizó el análisis de varianza con medidas repetidas. Para más de dos grupos se llevaron a cabo ANOVA de una vía para muestras

repetidas y con sus pruebas de Tukey *a posteriori*. Se verificaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de la varianza utilizando las pruebas de Kolmogorov, Shapiro Wilk y Levene, respectivamente. Cuando los supuestos de normalidad u homogeneidad de la varianza no se cumplieron, utilizamos sus equivalentes no paramétricos tales como Mann-Whitney para la comparación de dos grupos independientes.

Para facilitar la comparación de este estudio con aquellos reportados por otros investigadores, también se utilizó el método polígono mínimo convexo de van Berkum (1986) para calcular el óptimo térmico y la amplitud de desempeño para la velocidad y resistencia.

La relación entre la resistencia y velocidad de carrera se analizó mediante correlación, a la temperatura óptima. Para comprobar si hay diferencias en el desempeño que puedan explicarse por diferencias morfológicas y masa corporal, se realizaron regresiones múltiples utilizando como variables dependientes la resistencia y CC, y como variables independientes los rasgos morfológicos: (largo hocico cloaca (LHC), longitud total de las extremidades anteriores y posteriores).

Para los análisis estadísticos se usaron los programas de software estadístico Sigma Plot 11.0 y Statistica versión 8.0. El nivel de significancia utilizado para todas las pruebas estadísticas fue $P < 0,05$ (Sokal y Rohlf, 1969; Norusis, 1986).

Resultados

Desempeño locomotor: Carrera corta, carrera larga y resistencia

Relación de la temperatura corporal de ensayo (T_{corp}) y CC, CL, R

La velocidad máxima individual de carrera corta para cada lagarto ($V_{máx i}$ CC) no mostró una relación significativa con el LHC y la temperatura corporal (T_{corp}) para la muestra total (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,03$; $F_{2,67} = 1,60$; $p > 0,05$; Tabla 6). En carrera larga, la $V_{máx i}$ CL sólo mostró una relación significativa con la temperatura corporal (Regresión Lineal Múltiple: $R^2= 0,04$; $F_{2,67}= 1,87$; $p= 0,04$; Tabla 7).

En la temporada cálida la $V_{máx i}$ no fue explicada por el LHC y la temperatura corporal para CC y CL. Sin embargo, en la temporada fría la $V_{máx i}$ CC mostró una relación con la T_{corp} (Regresión Lineal Múltiple: $R^2= 0,12$; $F_{2,28}= 2,89$; $p= 0,03$). En adultos la $V_{máx i}$ no fue explicada por el LHC y la T_{corp} para CC y CL, este patrón pudo observarse para juveniles, y también en hembras y machos (Tabla 6 y 7).

La resistencia máxima para cada lagarto ($R_{máx i}$) no mostró una relación significativa con la temperatura corporal y el LHC para el total de la muestra, para la variación etaria y sexual (Tabla 8). Sin embargo en la temporada cálida, la $R_{máx i}$ sólo estuvo explicada por el LHC (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,13$; $F_{2,35}= 3,65$; $p= 0,01$; Tabla 8).

Tabla 6. Regresión lineal múltiple para la velocidad máxima individual de carrera corta como variable dependiente. R^2 = coeficiente de determinación ajustado, el valor del estadístico F, N= tamaño de la muestra y el valor P. Los números en negrita indican valores para cada modelo, el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Clase	R²	Ordenada	Pendiente	F	N	P
Total						
LHC	0,03	0,82	-0,01	1,60	67	0,19
T _{corp}			0,01			0,07
Cálida						
LHC	0,00	1,00	0,00	0,24	37	0,90
T _{corp}			0,01			0,49
Fría						
LHC	0,12	-0,24	0,00	2,89	28	0,54
T _{corp}			0,01			*0,03
Adultos						
LHC	0,03	1,51	-0,01	1,67	38	0,09
T _{corp}			0,01			0,50
Juveniles						
LHC	0,06	0,36	0,00	2,03	29	0,97
T _{corp}			0,03			0,05
Hembras						
LHC	0,00	1,62	-0,01	0,62	15	0,29
T _{corp}			0,00			0,89
Machos						
LHC	0,00	1,42	-0,01	0,77	23	0,84
T _{corp}			0,01			0,50

Tabla 7. Regresión Lineal Múltiple para la velocidad máxima individual de carrera larga como variable dependiente. R^2 = coeficiente de determinación ajustado, el valor del estadístico F, N= tamaño de la muestra y el valor P. Los números en negrita indican valores para cada modelo, el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Clase	R ²	Ordenada	Pendiente	F	N	P
Total						
LHC	0,04	0,25	0,00	1,87	67	0,66
T _{corp}			0,02			*0,04
Cálida						
LHC	0,02	-0,11	-0,01	1,44	37	0,25
T _{corp}			0,01			0,15
Fría						
LHC	0,19	-0,43	0,00	4,22	29	0,06
T _{corp}			0,01			0,09
Adultos						
LHC	0,04	0,63	-0,01	1,86	38	0,24
T _{corp}			0,02			0,12
Juveniles						
LHC	0,11	0,26	0,00	2,75	29	0,10
T _{corp}			0,02			0,20
Hembras						
LHC	0,00	-0,30	0,00	0,23	15	0,79
T _{corp}			0,00			0,60
Machos						
LHC	0,09	-0,18	0,00	2,13	23	0,23
T _{corp}			0,01			0,08

Tabla 8. Regresión Lineal Múltiple para la resistencia máxima individual como variable dependiente. R²= coeficiente de determinación ajustado, el valor del estadístico F, N= tamaño de la muestra y el valor P. Los números en negrita indican valores para cada modelo, el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Clase	R ²	Ordenada	Pendiente	F	N	P
Total						
LHC	0,00	100,70	-0,26	0,68	61	0,49
T _{corp}			0,62			0,35
Cálida						
LHC	0,13	-28,29	2,78	3,65	35	*0,01
T _{corp}			0,33			0,67
Fría						
LHC	0,00	117,47	-0,29	0,35	26	0,46
T _{corp}			0,60			0,58
Adultos						
LHC	0,00	92,92	0,00	0,39	35	0,99
T _{corp}			0,73			0,38
Juveniles						
LHC	0,03	2,09	0,00	1,44	26	0,10
T _{corp}			0,00			0,99
Hembras						
LHC	0,00	79,25	0,43	0,42	15	0,60
T _{corp}			0,78			0,50
Machos						
LHC	0,15	42,83	-0,14	2,85	21	0,86
T _{corp}			2,46			0,06

Efecto de la temperatura corporal sobre la velocidad de CC y CL, y R

En *Liolaemus chacoensis* la velocidad varió en CC desde 0,18 a 1,45 m.s⁻¹, para CL de 0,26 a 1,01 m.s⁻¹ y en R se observó una resistencia mínima de 43,19 y una máxima de 104,87 s.

La temperatura tuvo un efecto significativo en ambas carreras (carrera corta, Análisis de la varianza de medidas repetidas, MS= 0,21; F_{8,628}= 14,37;

$p= 0,00001$, Fig. 20a; carrera larga, $MS= 0,09$; $F_{8,628}= 19,69$; $p= 0,00001$; Fig. 20b). La resistencia fue insensible a la temperatura corporal (Análisis de la varianza de medidas repetidas, $MS= 1367,90$; $F_{8,570} = 14,37$; $p= 0,06$; Fig. 20c).

La velocidad tanto en CC como CL fue sensible a la temperatura corporal en un amplio rango. En CC los lagartos corrieron a mayor velocidad en el rango de 26 a 35° C y en el rango de 31 a 37° C (Fig. 20a). La menor velocidad se registró en el rango de 15-19° C (Fig. 20a). En CL la velocidad aumentó a partir del rango 20-24° C hasta el rango 36-37° C (Fig. 20b). La menor velocidad al igual que en CC, se registró en el rango de 15-19° C (Fig. 20b). A pesar de que la temperatura corporal tuvo un efecto significativo en la velocidad, en CC los lagartos corrieron a la misma velocidad entre los rangos de 26-30 y 31-35, y 31-35° C en comparación con 36-37° C (Fig. 20a). Y para CL se observó la misma velocidad en el rango de 20-24 y 26-30° C, de 26-30 y 31-35° C, y 31-35 a 36-37° C (Fig. 20b).

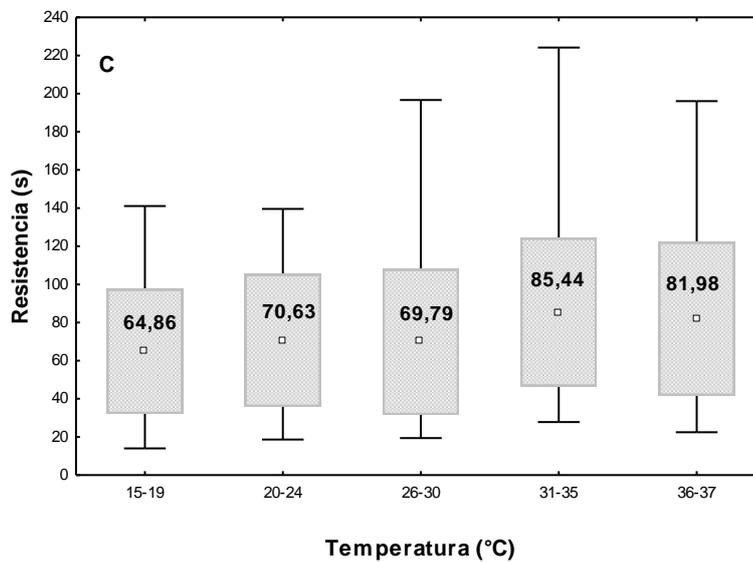
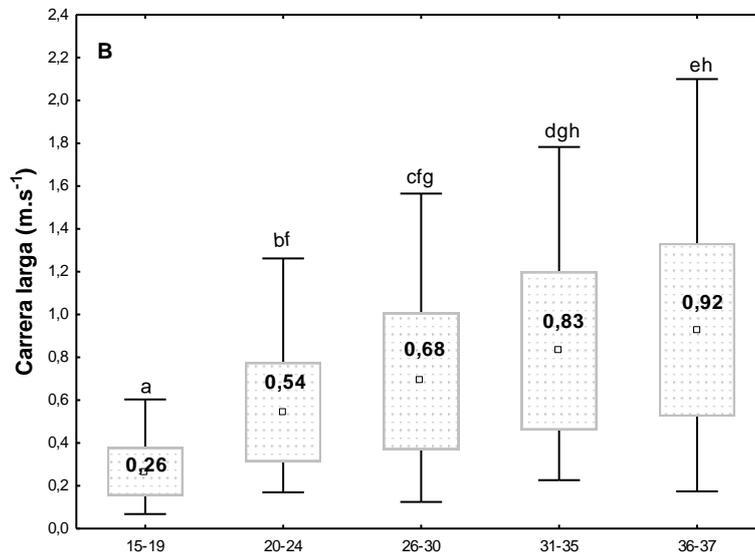
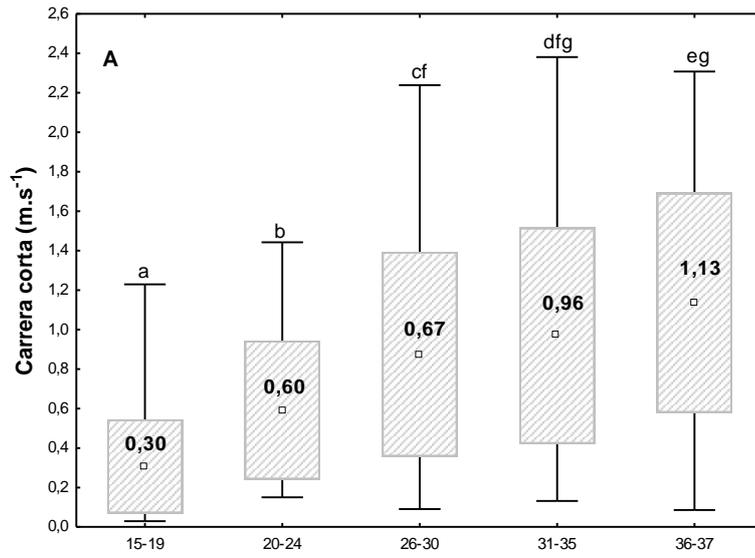


Figura 20. Diagrama de cajas representando la velocidad de carrera ($m \cdot s^{-1}$) y resistencia (s) en función de diferentes rangos de temperatura corporal de ensayo ($^{\circ}C$): (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$). A) Velocidad en carrera corta (CC), B) Velocidad en carrera larga (CL) y C) Resistencia. Se indica el valor medio, la desviación estándar, los bigotes (barras de error) superior e inferior de la caja indican el mínimo y máximo. Letras diferentes indican diferencias estadísticas $\alpha = 0,05$.

Parámetros de desempeño locomotor

En carrera corta (CC) el total de los lagartos alcanzaron la velocidad máxima a una temperatura óptima ($T_{\text{ópt}}$) de $36,30 \pm 1,15^{\circ}C$ (Fig. 21a) ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,14$; $DE = 0,56$; $N = 61$). La amplitud de desempeño (B_{80}) quedó establecida entre los $30,50-37,20^{\circ}C$ y la tolerancia térmica para la especie fue de $26^{\circ}C$ ($DE = 4,65$; $N = 58$; $TC_{\text{mín}} = 12,53 \pm 3,28^{\circ}C$; $TC_{\text{máx}} = 38,47 \pm 2,72^{\circ}C$). En la temporada cálida la $T_{\text{ópt}}$ en CC fue igual a $36,00 \pm 1,41^{\circ}C$ (Fig. 21a) ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 0,98$; $DE = 0,58$; $N = 35$), el B_{80} se estableció entre los $30,50-37,20^{\circ}C$ y en fría $T_{\text{ópt}} = 37^{\circ}C$ (Fig. 21a) ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,33$; $DE = 0,47$; $N = 26$), presentó dos rangos de B_{80} : $26,00 - 30,40^{\circ}C$ y $35,20-37,20^{\circ}C$. En adultos, alcanzaron una $T_{\text{ópt}} = 36,30 \pm 1,15^{\circ}C$ ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,07$; $DE = 0,58$; $N = 35$), un B_{80} de $26,30-37,30^{\circ}C$; en juveniles la $V_{\text{máx}}$ la alcanzaron a los $36,00 \pm 1,41^{\circ}C$ ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,22$; $DE = 0,51$; $N = 25$) y el $B_{80} = 35,50$ y $37,20^{\circ}C$ (Fig. 26b). Para hembras su $T_{\text{ópt}}$ es de $32,66 \pm 2,08^{\circ}C$ ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,04$; $DE = 0,51$; $N = 15$) y para machos de $36,30 \pm 1,15^{\circ}C$ ($Media_{V_{\text{máx-CC}}} = 1,12$; $DE = 0,61$; $N = 21$), el 80 % de $V_{\text{máx}}$ se alcanzó entre los rangos de $30,20 - 37,20^{\circ}C$ para hembras y entre $30,30 - 37,20^{\circ}C$ para machos (Fig. 21c).

En la figura 21 a y b, puede observarse que la $T_{\text{ópt}}$ ($36,30^{\circ}\text{ C}$) se ubicó por encima de la temperatura corporal de campo, de la temperatura preferida y del rango intercuartil de T_{pref} ($30,42 - 34,82^{\circ}\text{ C}$, Tabla 4; Cap. 1), esto se observó para la muestra total y para la temporada fría y cálida. Por otro lado, las hembras alcanzaron la velocidad máxima a una temperatura de 32° C , que coincidió con el rango intercuartil de T_{pref} ($31,16 - 36,10^{\circ}\text{ C}$; Tabla 4; Cap.1) pero la $T_{\text{ópt}}$ es inferior a T_c ($34,00^{\circ}\text{ C}$). En los machos, el óptimo térmico se ubicó por encima de T_c y del rango intercuartil de T_{pref} ($T_c = 33,03^{\circ}\text{ C}$; rango intercuartil de $T_{\text{pref}} = 31,16 - 36,10^{\circ}\text{ C}$; Tabla 2 y 4, respectivamente) (Fig. 21c)

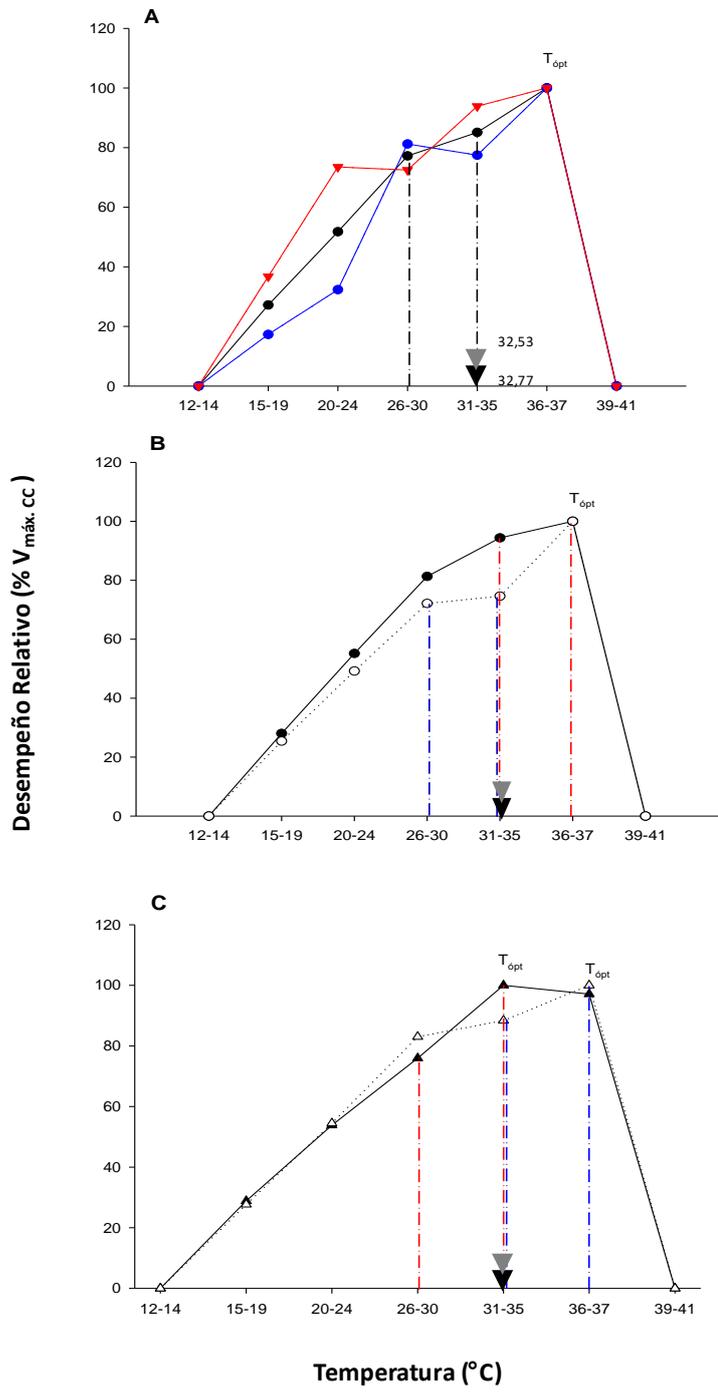
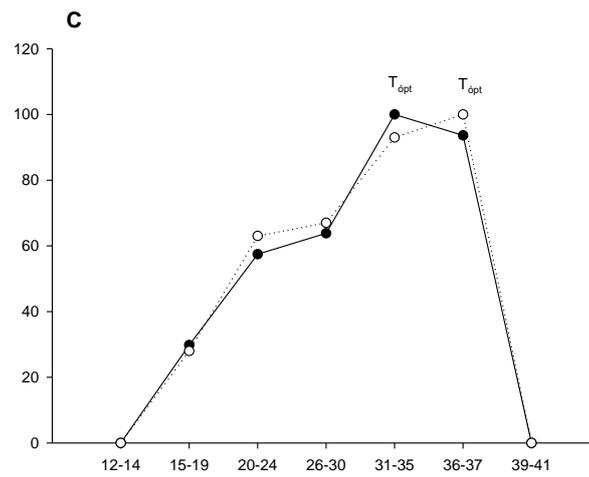
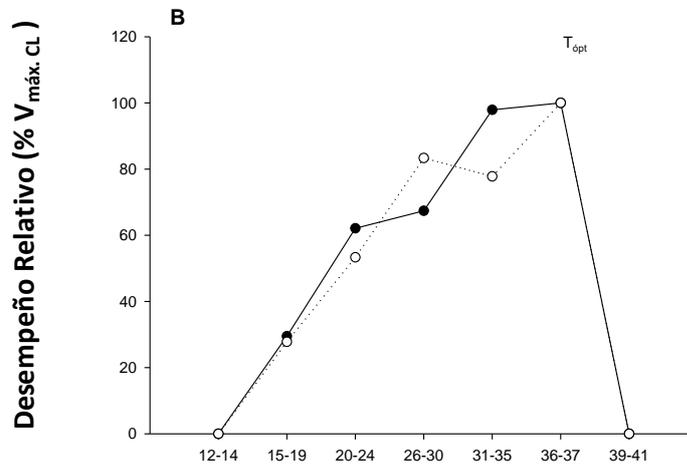
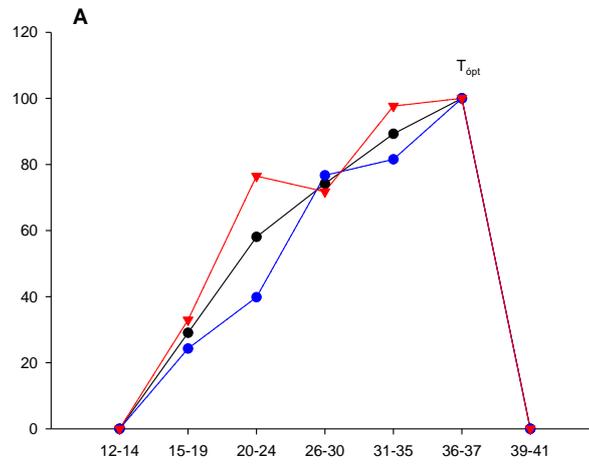


Figura 21. Curva de desempeño relativo (% de Velocidad máxima) para *L. chacoensis* en carrera corta (CC) en función de diferentes rangos de temperatura corporal (°C) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). A) Entre temporadas y la muestra total de individuos (línea negra), los individuos de temporada fría (línea azul) y los individuos de temporada cálida (línea roja). El triángulo negro indica la temperatura corporal (T_c), el triángulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) y las líneas verticales el rango intercuartil de T_{pref} para los individuos de la muestra total. B) Entre estadios, los individuos adultos (línea continua) y los juveniles (línea discontinua). El triángulo negro indica la T_c y el triángulo gris la T_{pref} para los individuos adultos y juveniles. Las líneas verticales rojas muestran el rango intercuartil de T_{pref} para los adultos y las líneas verticales azules muestran el rango intercuartil de T_{pref} para los juveniles. C) Entre sexos, las hembras (línea continua) y los machos (línea discontinua). El triángulo negro indica la T_c y el triángulo gris la T_{pref} para los individuos adultos y juveniles. Las líneas verticales rojas muestran el rango intercuartil de T_{pref} para las hembras y las líneas verticales azules muestran el rango intercuartil de T_{pref} para los machos. Las temperaturas críticas mínimas y máximas fueron utilizadas como límites térmicos para cerrar las curvas.

En carrera larga (CL) los lagartos alcanzaron su $T_{\text{ópt}}$ a los $36,30 \pm 1,15^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 0,93$; $\text{DE} = 0,40$; $N = 61$) para la muestra total (Fig. 22a). La amplitud de desempeño (B_{80}) quedó establecida entre los $30,30 - 37,20^\circ \text{C}$ y la tolerancia térmica para la especie fue de 26°C ($\text{DE} = 4,65$; $n = 58$). En la temporada cálida la $T_{\text{ópt}}$ en CL fue igual a $36,00 \pm 1,41^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 0,85$; $\text{DE} = 0,37$; $N = 35$), el B_{80} de $30,30 - 37,20^\circ \text{C}$ y en fría $T_{\text{ópt}} = 37^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 1,03$; $\text{DE} = 0,43$; $N = 26$), $B_{80} = 30,50 - 37,20^\circ \text{C}$ (Fig. 22a). En adultos a los $36,30 \pm 1,15^\circ \text{C}$ alcanzaron su $V_{\text{máx}}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 0,95$; $\text{DE} = 0,44$; $N = 35$), el B_{80} quedó establecido entre los $30,30 - 37,30^\circ \text{C}$; en juveniles la máxima velocidad la alcanzaron a los $36,00 \pm 1,41^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 0,90$; $\text{DE} = 0,33$; $N = 25$), presentaron dos rangos de B_{80} : $25,50 - 30,50^\circ \text{C}$ y $35,20 - 37,30^\circ \text{C}$ (Fig. 22b). Para hembras la $T_{\text{ópt}} = 32,66 \pm 2,08^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 0,94$; $\text{DE} = 0,30$; $N = 15$) y el $B_{80} = 30,40 - 37,10^\circ \text{C}$. Para machos la $T_{\text{ópt}}$ es igual a $36,30 \pm 1,15^\circ \text{C}$ ($\text{Media}_{V_{\text{máx-CL}}} = 1,00$; $\text{DE} = 0,53$; $N = 21$) y su B_{80} es similar al de las hembras; $30,40 - 37,20$ (Fig. 22c).



Temperatura (°C)

Figura 22. Curva de desempeño relativo (% de Velocidad máxima) para *L. chacoensis* en carrera larga (CL) en función de diferentes rangos de temperatura corporal (°C) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). A) Entre temporadas y la muestra total de individuos (línea negra), los individuos de temporada fría (línea azul) y los individuos de temporada cálida (línea roja). B) Entre estadios, los individuos adultos (línea continua) y los juveniles (línea discontinua) C) Entre sexos, hembras (línea continua) y machos (línea discontinua). Las temperaturas críticas mínimas y máximas fueron utilizadas como límites térmicos para cerrar las curvas.

Para la resistencia (R), en la figura 23a se observó que el total de los lagartos alcanzaron la resistencia máxima a una temperatura óptima ($T_{\text{ópt}}$) de $32,66 \pm 2,08^{\circ} \text{C}$ ($\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 85,44$; $\text{DE} = 38,82$; $\text{B}_{80} = 19,60 - 37,20$; $\text{N} = 60$). Estacionalmente, se observó una variación del óptimo térmico, ya que en cálida la $T_{\text{ópt}}$ es igual a $15,00 \pm 1,41^{\circ} \text{C}$ ($\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 79,23$; $\text{DE} = 34,01$; $\text{N} = 31$) y en fría la $T_{\text{ópt}}$ es igual a 36°C ($\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 106,90$; $\text{DE} = 34,48$; $\text{N} = 25$) (Fig. 23a). El B_{80} en la temporada cálida estuvo representado por dos rangos: $14,80 - 19,50^{\circ} \text{C}$ y $30,40 - 35,80^{\circ} \text{C}$ y el B_{80} para fría quedó establecido entre los $19,80 - 37,30^{\circ} \text{C}$. Los adultos y juveniles alcanzaron su $V_{\text{máx}}$ a los $32,66 \pm 2,08^{\circ} \text{C}$ (adultos = $\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 89,00$; $\text{DE} = 38,81$; $\text{N} = 33$; juveniles = $\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 80,75$; $\text{DE} = 39,12$; $\text{N} = 26$) y los B_{80} quedaron establecidos entre los $19,20 - 37,20^{\circ} \text{C}$ y los $20,00 - 37,20^{\circ} \text{C}$ para adultos y juveniles, respectivamente (Fig. 23b). Para hembras, en la figura 23c se muestra que la $T_{\text{ópt}}$ la alcanzaron a los $32,66 \pm 2,08^{\circ} \text{C}$ ($\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 82,9$; $\text{DE} = 34,01$; $\text{N} = 13$; $\text{B}_{80} = 15,00 - 35,80^{\circ} \text{C}$), al igual que las hembras de CC y CL. Para machos la $T_{\text{ópt}}$ la alcanzaron a los $26,77 \pm 2,08^{\circ} \text{C}$ ($\text{Media}_{\text{Rmáx}} = 74,59$; $\text{DE} = 42$; $\text{N} = 20$) y el 80 % de $V_{\text{máx}}$ lo alcanzaron entre los $19,50 - 35,50^{\circ} \text{C}$. En la figura 23a, puede observarse que la $T_{\text{ópt}}$ obtenida para la temporada cálida fue menor que la T_c y del rango intercuartil de T_{pref} y en temporada fría el óptimo térmico fue mayor. A diferencia de lo obtenido para adultos y juveniles, y

para hembras en donde se observó que $T_{\text{ópt}}$ coincide con T_c y rango intercuartil de T_{pref} . Por el contrario, los machos alcanzaron una $V_{\text{máx}}$ a una temperatura inferior a su temperatura corporal de campo y a lo que seleccionan en laboratorio (rango intercuartil de T_{pref}).

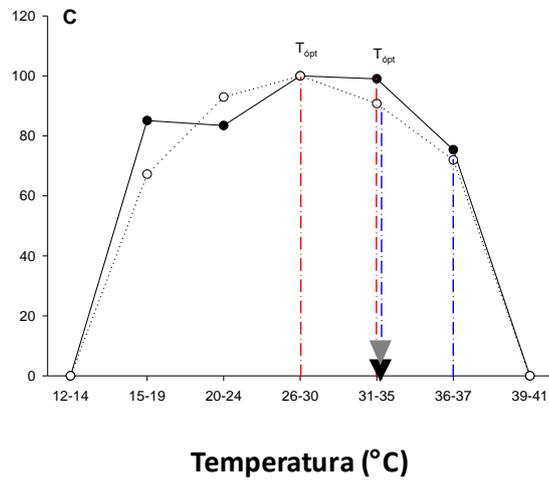
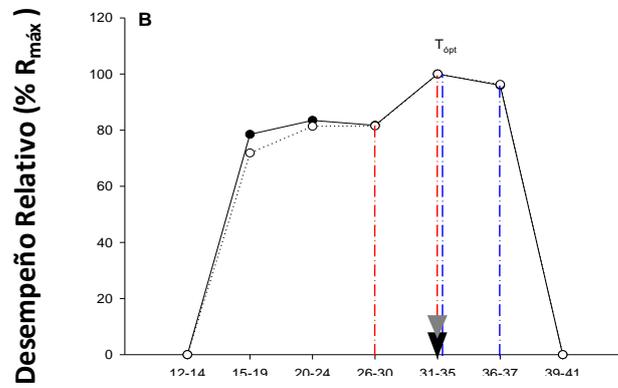
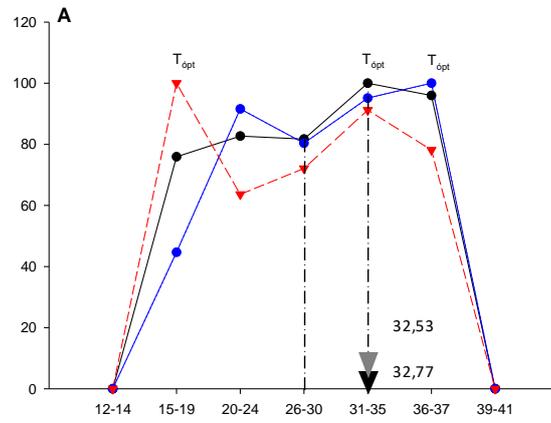


Figura 23. Curva de desempeño relativo (% de resistencia máxima) para *L. chacoensis* en función de diferentes rangos de temperatura corporal (°C) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). A) Entre temporadas y la muestra total de individuos (línea negra), los individuos de temporada fría (línea azul) y los individuos de cálida (línea roja). El triángulo negro indica la temperatura corporal (T_c) y también se indica su valor medio, el triángulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) y su valor medio y las líneas verticales el rango intercuartil de T_{pref} para los individuos de la muestra total. B) Entre estadios, los individuos adultos (línea continua) y los juveniles (línea discontinua). El triángulo negro indica la temperatura corporal (T_c) y el triángulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) para los individuos adultos y juveniles. Las líneas verticales rojas muestran el rango intercuartil de T_{pref} para los adultos y las líneas verticales azules muestran el rango intercuartil de T_{pref} para los juveniles C) Entre sexos, las hembras (línea continua) y los machos (línea discontinua). El triángulo negro indica la temperatura corporal (T_c) y el triángulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) para los individuos adultos y juveniles. Las líneas verticales rojas muestran el rango intercuartil de T_{pref} para las hembras y las líneas verticales azules para los machos. Las temperaturas críticas mínimas y máximas fueron utilizadas como límites térmicos para cerrar las curvas.

Comparación del desempeño según: temporada, estadio y sexo

En carrera corta, se observó que la velocidad fue diferente entre la temporada cálida y fría, sólo en los rangos de T_{corp} de 20-24 y 36-37° C, en los ensayos de 15-19, 26-30 y 31-35° C no se encontraron diferencias estadísticas, al igual que según el estadio y el sexo (Tabla 9). En el rango de 20-24° C los lagartos de la temporada fría corrieron a menor velocidad de CC y en el rango de 36-37° C la velocidad fue mayor en comparación con los de

la temporada cálida (Tabla 9). Para CL, se observó que los adultos corrieron a mayor velocidad que los juveniles, sólo en los rangos de T_{corp} de 20-24 y 31-35° C, en los ensayos de T_{corp} restantes no se encontraron diferencias estadísticas (Tabla 10). Al comparar CL según la temporada y sexo no se observaron diferencias (Tabla 10).

La resistencia fue diferente entre los lagartos analizados en temporada cálida y fría, en todos los rangos de T_{corp} . La resistencia fue mayor en la temporada fría en todos los ensayos de T_{corp} , excepto para el ensayo de 15-19, donde R fue mayor en la temporada cálida (Tabla 11). No se encontraron diferencias significativas en R según el estadio y sexo (Tabla 11).

Tabla 9. Velocidad de CC de acuerdo a la temporada, estadio y sexo por rango de T_{corp} (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). Se muestran los parámetros estadísticos, los valores p se indican entre paréntesis, EE indica el error estándar y DE la desviación estándar. Se utilizó ANCOVA (usando temperatura como covariable en el modelo). El asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Tipo de Desempeño	Ensayos de Rango de T_{corp} (°C)	Clase	Media (\pm EE) o Mediana (\pm DE)	Prueba Mann-Whitney o ANCOVA
Velocidad CC	15-19	CÁLIDA	0,35 \pm 0,04	$F_{2,61} = 2,57$; P =0,11
		FRÍA	0,25 \pm 0,05	
		ADULTOS	0,25 \pm 0,20	U= 709,50; P =0,61
		JUVENILES	0,22 \pm 0,30	
		HEMBRAS	0,18 \pm 0,22	U= 274,00; P =0,73
		MACHOS	0,27 \pm 0,18	
	20-24	CÁLIDA	0,75 \pm 0,06	$F_{2,67} = 21,07$; P <0,0001 *
		FRÍA	0,45 \pm 0,05	
		ADULTOS	0,44 \pm 0,36	U= 984,50; P =0,97
		JUVENILES	0,54 \pm 0,35	
		HEMBRAS	0,37 \pm 0,36	U= 284,00; P =0,81
		MACHOS	0,61 \pm 0,36	
	26-30	CÁLIDA	0,85 \pm 0,09	$F_{2,66} = 0,11$; P =0,73
		FRÍA	0,90 \pm 0,10	

		ADULTOS	0,95 ± 0,54	U= 999,50; P =0,71
		JUVENILES	1,04 ± 0,50	
		HEMBRAS	0,70 ± 0,45	U= 268,50; P =0,60
		MACHOS	0,98 ± 0,59	
	31-35	CÁLIDA	0,92 ± 0,09	F _{2,66} = 0,54; P =0,46
		FRÍA	1,02 ± 0,10	
		ADULTOS	1,07 ± 0,48	U= 881,00; P =0,24
		JUVENILES	0,85 ± 0,62	
		HEMBRAS	1,20 ± 0,51	U= 295,50; P =0,74
		MACHOS	1,02 ± 0,47	
	36-37	CÁLIDA	0,89 ± 0,11	F _{2,60} = 8,62; P =0,004 *
		FRÍA	1,45 ± 0,13	
ADULTOS		1,24 ± 0,58	U= 805,50; P =0,51	
JUVENILES		1,28 ± 0,52		
HEMBRAS		1,16 ± 0,55	U= 233,50; P =0,53	
MACHOS		1,25 ± 0,61		

Tabla 10. Velocidad de CL de acuerdo a la temporada, estadio y sexo por rango de T_{corp} (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). Los parámetros estadísticos y los valores P también están indicados (entre paréntesis), EE indica el error estándar y DE la desviación estándar. Se utilizó ANCOVA (usando temperatura como covariable en el modelo). El asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Tipo de Desempeño	Ensayos Rango de T _{corp} (°C)	Clase	Media (± EE) o Mediana (± DE)	Prueba Mann-Whitney o ANCOVA
Velocidad CL	15-19	CÁLIDA	0,27 ± 0,02	F _{2,61} = 0,08; P =0,78
		FRÍA	0,26 ± 0,02	
		ADULTOS	0,26 ± 0,12	U= 705,00; P =0,56
		JUVENILES	0,28 ± 0,10	
		HEMBRAS	0,28 ± 0,10	U= 288,50; P =0,91
		MACHOS	0,28 ± 0,13	
	20-24	CÁLIDA	0,67 ± 0,11	F _{2,67} = 1,41; P =0,23
		FRÍA	0,39 ± 0,13	
		ADULTOS	0,61 ± 0,20	U= 775,50; P =0,01 *
		JUVENILES	0,45 ± 0,26	
		HEMBRAS	0,54 ± 0,20	U= 245,50; P =0,16
		MACHOS	0,63 ± 0,20	

	26-30	CÁLIDA	0,74 ± 0,05	F _{2,66} = 1,71; P =0,19
		FRÍA	0,62 ± 0,06	
		ADULTOS	0,59 ± 0,34	U= 1090,50; P =0,12
		JUVENILES	0,71 ± 0,29	
		HEMBRAS	0,49 ± 0,34	U= 261,50; P =0,46
		MACHOS	0,67 ± 0,34	
	31-35	CÁLIDA	0,82 ± 0,06	F _{2,66} = 0,06; P =0,80
		FRÍA	0,84 ± 0,07	
		ADULTOS	0,83 ± 0,37	U= 761,00; P =0,01 *
		JUVENILES	0,67 ± 0,33	
		HEMBRAS	0,91 ± 0,30	U= 313,50; P =0,37
		MACHOS	0,78 ± 0,42	
36-37	CÁLIDA	0,87 ± 0,08	F _{2,60} = 1,05; P =0,30	
	FRÍA	1,01 ± 0,10		
	ADULTOS	0,86 ± 0,45	U= 746,50; P =0,81	
	JUVENILES	0,89 ± 0,34		
	HEMBRAS	0,80 ± 0,28	U= 248,00; P =0,89	
	MACHOS	0,86 ± 0,53		

Tabla 11. Resistencia de acuerdo a la temporada, estadio y sexo por rango de T_{corp} (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). Se indican Los parámetros estadísticos, el valor p se muestra entre paréntesis, EE indica el error estándar y DE la desviación estándar. Se utilizó ANCOVA (usando temperatura como covariable en el modelo). El asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Tipo de Desempeño	Ensayos Rango de T _{corp} (°C)	Clase	Media (± EE) o Mediana (± DE)	Prueba Mann-Whitney o ANCOVA
Resistencia	15-19	CÁLIDA	78,71 ± 4,90	F _{2,51} =20,60; P < 0,0001 *
		FRÍA	43,19 ± 6,11	
		ADULTOS	70,47 ± 35,44	U= 619,00; P =0,21
		JUVENILES	54,80 ± 27,54	
		HEMBRAS	88,10 ± 40,92	U= 308,00; P =0,05
		MACHOS	59,34 ± 24,86	
	20-24	CÁLIDA	50,85 ± 4,00	F _{2,55} = 47,45; P < 0,0001 *
		FRÍA	96,58 ± 5,29	

	ADULTOS	72,94 ± 34,09	U= 739,00; P =0,32
	JUVENILES	53,89 ± 35,65	
	HEMBRAS	72,94 ± 32,71	U= 286,00; P =0,59
	MACHOS	67,91 ± 35,85	
26-30	CÁLIDA	57,09 ± 6,31	F _{2,53} = 7,72; P (0,01) *
	FRÍA	85,64 ± 8,11	
	ADULTOS	67,69 ± 38,89	U= 702,00; P =0,46)
	JUVENILES	56,53 ± 37,57	
	HEMBRAS	68,65 ± 45,14	U= 249,00; P =0,63
	MACHOS	66,95 ± 34,34	
31-35	CÁLIDA	72,45 ± 5,71	F _{2,52} = 5,74; P =0,02 *
	FRÍA	94,57 ± 7,25	
	ADULTOS	92,21 ± 38,81	U= 664,00; P =0,24
	JUVENILES	75,72 ± 39,12	
	HEMBRAS	82,22 ± 34,01	U= 200,00; P =0,43
	MACHOS	95,07 ± 42,00	
36-37	CÁLIDA	62,55 ± 5,62	F _{2,51} = 22,15; P <0,0001 *
	FRÍA	104,87 ± 7,00	
	ADULTOS	86,83 ± 38,95	U= 660,00; P =0,38
	JUVENILES	65,00 ± 42,11	
	HEMBRAS	93,82 ± 42,06	U= 238,00; P =0,57
	MACHOS	85,31 ± 37,12	

Compromiso entre resistencia y velocidad de carrera corta

En los individuos adultos la velocidad de carrera corta no se correlacionó con la resistencia ($r = -0,09$; $p > 0,05$).

La velocidad de carrera corta y la resistencia no se relacionaron con las variables morfométricas y la masa corporal (Regresión Múltiple $_{CC}$, $R^2 = 0,00$; $F_{4,33} = 0,95$; $N_{CC} = 33$; Regresión Múltiple $_{R}$, $R^2 = 0,00$; $F_{3,30} = 0,16$; $N_R = 30$; $p > 0,05$, Tabla 12 y 13).

Tabla 12. Regresión múltiple lineal para la velocidad de carrera corta como variable dependiente. Error estándar (EE), significancia $p < 0,05$. Long. posteriores indica la longitud total

de las extremidades posteriores (suma del largo de fémur, tibia-fíbula y el largo de la pata), Long. anteriores indica la longitud total de las extremidades anteriores (suma del largo del húmero, radio-cubito y largo de la mano) y LHC es el largo hocico-cloaca.

	Estimado	EE	t	P
Intercepto	-0,30	0,26	-1,13	0,26
LHC	-0,01	0,06	0,22	0,82
Long.Posteriores	0,01	0,22	0,03	0,97
Long.Anteriores	-0,24	0,24	1,01	0,32
Masa corporal	-0,02	0,51	-0,05	0,96

Tabla 13. Regresión múltiple lineal para la resistencia como variable dependiente. Error estándar (EE), significancia $p < 0,05$. Long. Posteriores: es la longitud total de las extremidades posteriores (suma del largo de fémur, tibia-fíbula y el largo de la pata), Long. Anteriores: es la longitud total de las extremidades anteriores (suma del largo del húmero, radio-cubito y largo de la mano) y LHC: es el largo hocico-cloaca.

	Estimado	EE	t	P
Intercepto	1,31	1,99	0,65	0,51
LHC	0,33	1,21	0,27	0,78
Posteriores	0,08	0,15	0,51	0,61
Anteriores	-0,08	0,14	-0,56	0,58

Relación entre las temperaturas críticas ($TC_{\text{mín}}$ y $TC_{\text{máx}}$) y LHC

Las temperaturas críticas mínimas y máximas no mostraron relación con LHC; para la muestra total, según la temporada, el estadio y sexo (Regresión Lineal Simple: Total: $F_{TC_{\min}}(1, 53) = 1,51$; $F_{TC_{\max}}(1,52) = 1,44$; Cálida: $F_{TC_{\min}}(1,35) = 4,87$; $F_{TC_{\max}}(1,34) = 1,17$; Fría: $F_{TC_{\min}}(1,18) = 1,00$; $F_{TC_{\max}}(1,18) = 9,00$; Adulto: $F_{TC_{\min}}(1,35) = 0,15$; $F_{TC_{\max}}(1,34) = 0,54$; Juvenil: $F_{TC_{\min}}(1,18) = 0,0001$; $F_{TC_{\max}}(1,18) = 0,61$; Hembras: $F_{TC_{\min}}(1,17) = 1,25$; $F_{TC_{\max}}(1,16) = 0,99$; Machos: $F_{TC_{\min}}(1,18) = 0,004$; $F_{TC_{\max}}(1,18) = 0,26$; $p > 0,05$).

Parámetros térmicos fisiológicos fundamentales

La TV_{\min} para la muestra total es $19,07^{\circ}C$ (DE= 4,14), la $TV_{\max} = 36,21^{\circ}C$ (DE= 2,73) y el rango de actividad= $17,74^{\circ}C$, (Fig. 24a). La TC_{\min} es de $12,53^{\circ}C$ (DE= 3,28) y $TC_{\max} 38,47^{\circ}C$ (DE= 2,72) (Fig. 24b). A partir de estos parámetros se observó que la tolerancia térmica para la especie fue de $26^{\circ}C$ (DE= 4,65; N= 58; Fig. 24b). En la figura 25a se observa que el MSFC ($3,57 \pm 2,53^{\circ}C$) fue más acotado que el MSFF ($7,04 \pm 3,81^{\circ}C$; Fig. 25b).

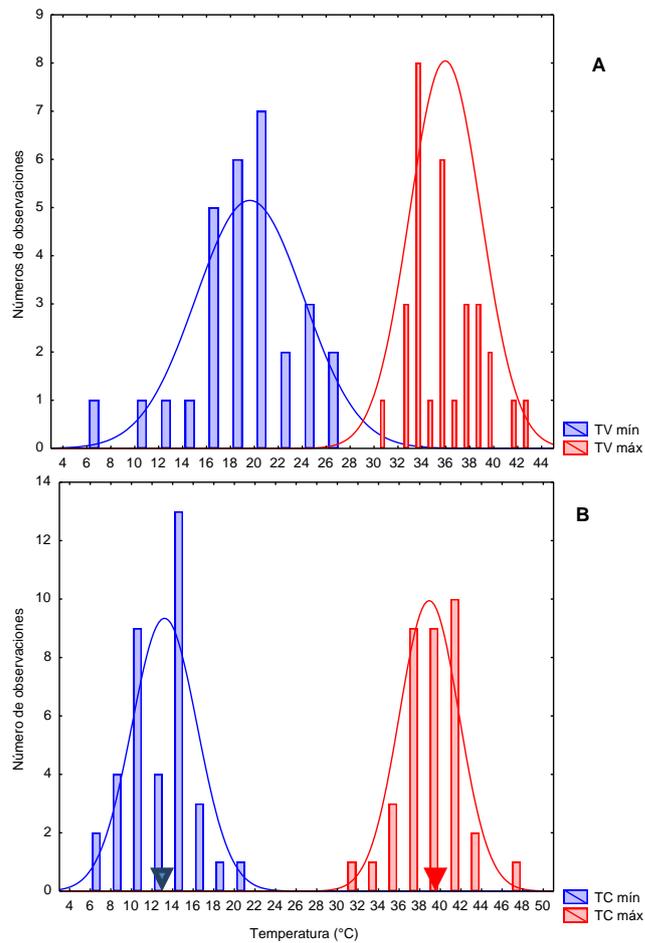


Figura 24. Distribución de las temperaturas: a) voluntarias mínimas (TV_{\min}) y máximas (TV_{\max}) y b) de las temperaturas críticas mínimas (TC_{\min}) y máximas (TC_{\max}), el triángulo azul marca el valor medio de la TC_{\min} y el rojo la media de la TC_{\max} , quedando establecido el rango de Tolerancia térmica para *L. chacoensis* entre la media de TC_{\min} y la media de TC_{\max} .

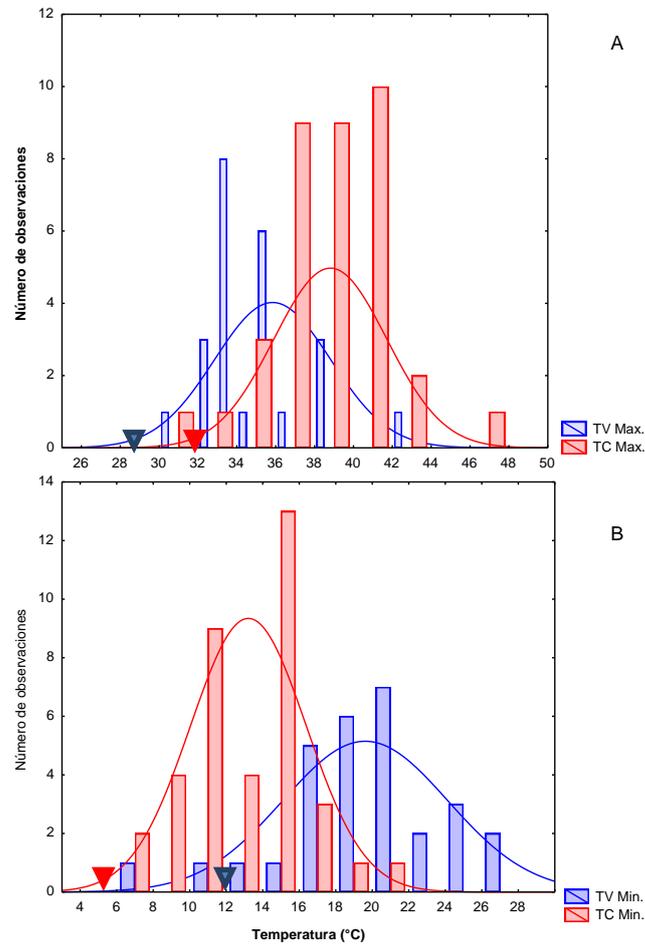


Figura 25. Distribución de las temperaturas: a) de las temperaturas voluntarias máximas y críticas máximas y b) de las temperaturas voluntarias mínimas y críticas máximas el triángulo azul y rojo marcan el valor medio para cada variable.

Al analizar las diferencias según la temporada, a partir del ensayo de hipotermia, se obtuvo que los valores medios de las variables térmicas: TV_{\min} , TC_{\min} y MSFF fueron mayores en la temporada cálida con respecto a la fría (t-test: $t_{TV_{\min}, 46} = 4,98$; $t_{MSFF, 47} = 4,23$; Mann-Whitney: $U_{TC_{\min}} = 287,00$; $p < 0,05$; (Fig. 26, 27 y 28a; Tabla 14). Del ensayo de hipertermia el MSFC fue mayor en la temporada cálida (Mann-Whitney: $U_{MSFC} = 175,00$; $p < 0,05$; Fig. 28b; Tabla 14). No obstante la TV_{\max} y TC_{\max} no resultaron ser diferentes significativamente entre la temporada (t-test: $t_{TV_{\max}, 50} = -1,65$; Mann-Whitney: $U_{TC_{\max}} = 381,00$; $p > 0,05$; Tabla 14). El rango de $T_{\text{tér}}$ fue de $25,45 \pm 4,55$ para la temporada cálida y $26,75 \pm$

4,79 para la fría y no se observó diferencias entre ambas medias (t-test: $t_{T_{\text{term}}, 56} = -1,05$; $p > 0,05$; Tabla 14).

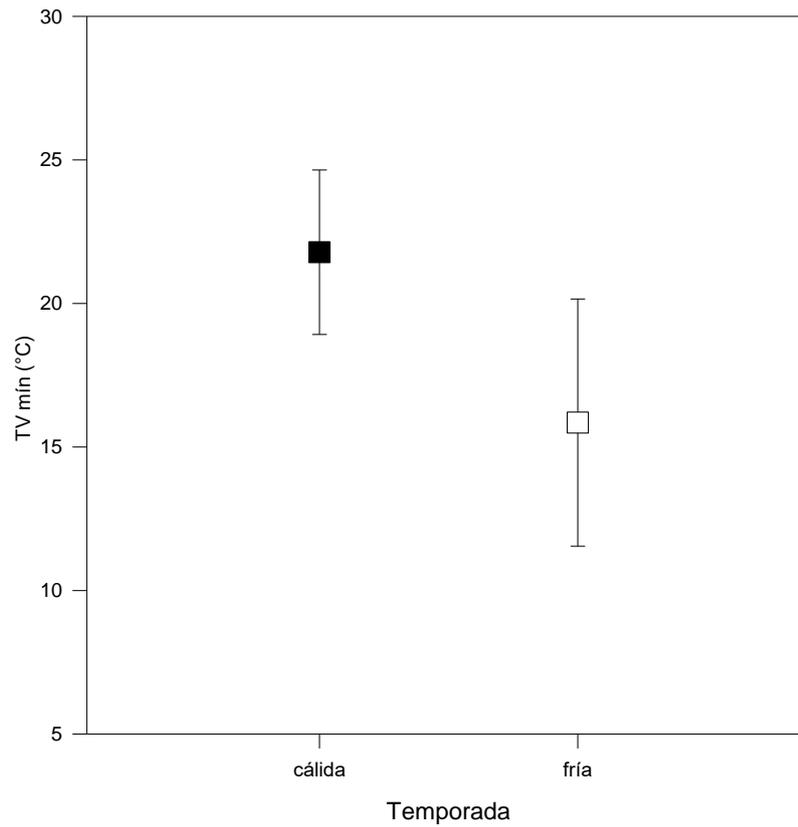


Figura 26. Gráfico de medias representando la temperatura voluntaria mínima de *Liolaemus chacoensis*, según la temporada. Los bigotes (barras de error) indican la desviación estándar (DE). $\alpha=0,05$.

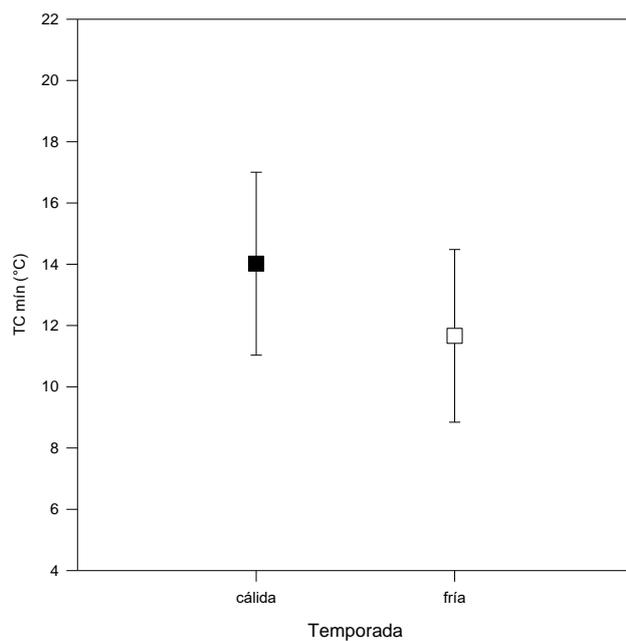


Figura 27. Gráfico de medias, la temperatura crítica mínima de *Liolaemus chacoensis*, según la temporada. Los bigotes (barras de error) indican la desviación estándar (DE). $\alpha=0,05$.

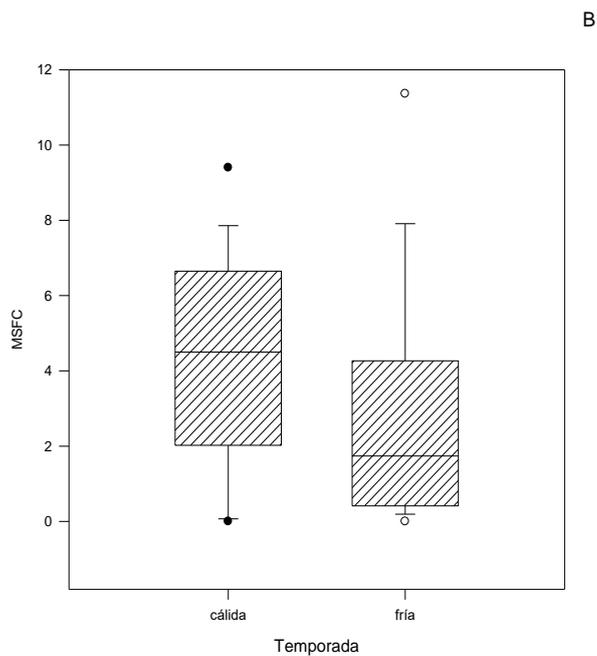
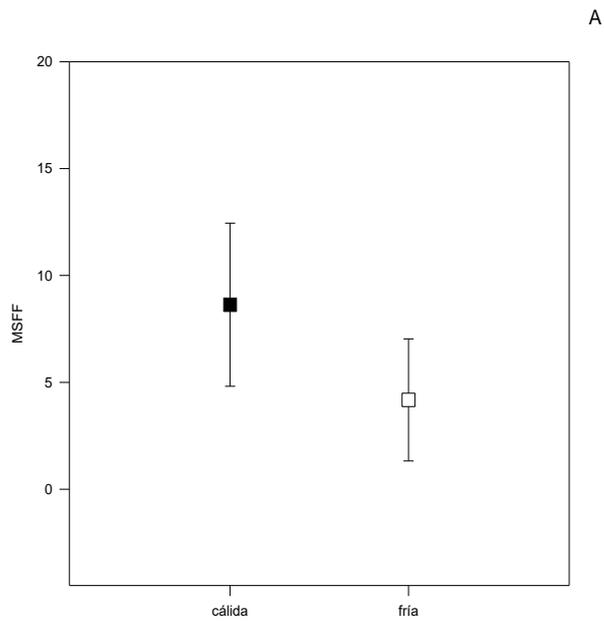


Figura 28. Diagrama de cajas representando las medianas según la temporada, en A) se representa el margen de seguridad fisiológica al frío (MSFF) y B) el margen de seguridad fisiológica al calor (MSFC). La línea media indica la mediana, los bigotes (barras de error) superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10. $\alpha=0,05$.

Entre adultos y juveniles no se encontraron diferencias significativas en cada uno de los parámetros fisiológicos fundamentales: TV_{\min} , TV_{\max} , TC_{\min} , TC_{\max} , MSFC y MSFF (t-test: $t_{TV_{\min},46} = 0,96$; $t_{TV_{\max},50} = 1,81$; $p > 0,05$; $t_{TC_{\min},57} = 1,96$; $t_{TC_{\max},56} = 0,99$; $t_{MSFF,47} = -0,09$; Mann-Whitney: $U_{MSFC} = 286,00$; $p > 0,05$; Tabla 14). El rango de $T_{\text{tér}}$ fue de $25,66 \pm 5,13$ para adultos y $26,54 \pm 3,81$ para juveniles y no se observó diferencias entre los mismos (t-test: $t_{T_{\text{tér}},56} = -0,69$; $p > 0,05$).

Finalmente, al analizar la variación entre hembras y machos no se observaron diferencias estadísticas en cada uno de los parámetros fisiológicos fundamentales: TV_{\min} , TV_{\max} , TC_{\min} , TC_{\max} , MSFC y MSFF (t-test: $t_{TV_{\min},27} = -0,77$; $t_{TV_{\max},28} = -0,28$; $t_{TC_{\min},35} = 0,50$; $t_{TC_{\max},34} = 0,72$; $t_{MSFF,28} = -0,19$; Mann-Whitney: $U_{MSFC} = 98,50$; $p > 0,05$; Tabla 14). El rango de $T_{\text{tér}}$ fue de $25,83 \pm 4,71$ para hembras y $25,50 \pm 5,60$ para machos y no se observó diferencias entre los mismos (t-test: $t_{T_{\text{tér}},34} = 0,18$; $p > 0,05$).

Tabla 14. Parámetros térmicos fisiológicos de *Liolaemus chacoensis* registrados durante el presente estudio según su variación temporal, etaria y sexual, DE= desvío estándar, el valor p se indica entre paréntesis, el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Parámetros térmicos	Clase	Media o Mediana \pm DE	Prueba t o Mann-Whitney
TV_{\min}	CÁLIDA	$20,94 \pm 2,94$	$t_{46} = 4,98$; $P (<0,001)^*$
	FRÍA	$15,93 \pm 4,00$	
	ADULTOS	$19,53 \pm 4,49$	$t_{46} = 0,96$; $P (0,34)$
	JUVENILES	$18,35 \pm 3,53$	
	HEMBRAS	$18,85 \pm 5,10$	$t_{27} = -0,77$; $P (0,44)$
	MACHOS	$20,16 \pm 3,91$	
TC_{\min}	CÁLIDA	$13,10 \pm 2,43$	$U = 287,00$; $P (0,04)^*$

	FRÍA	11,23 ± 3,05	
	ADULTOS	13,16 ± 3,16	$t_{57} = 1,96; P (0,05)$
	JUVENILES	11,47 ± 3,26	
	HEMBRAS	13,43 ± 3,29	$t_{35} = 0,50; P (0,62)$
	MACHOS	12,90 ± 3,09	
MSFF			
	CÁLIDA	8,55 ± 3,56	$t_{47} = 4,23; P (< 0,001)^*$
	FRÍA	4,44 ± 2,69	
	ADULTOS	6,99 ± 4,07	$t_{47} = -0,09; P (0,92)$
	JUVENILES	7,10 ± 3,46	
	HEMBRAS	6,85 ± 5,05	$t_{28} = -0,19; P (0,84)$
	MACHOS	7,14 ± 2,96	
TV_{máx}			
	CÁLIDA	34,66 ± 2,31	$t_{50} = -1,65; P (0,10)$
	FRÍA	35,90 ± 3,08	
	ADULTOS	35,78 ± 2,97	$t_{50} = -1,81; P (0,07)$
	JUVENILES	34,42 ± 2,17	
	HEMBRAS	35,62 ± 2,33	$t_{28} = -0,29; P (0,77)$
	MACHOS	35,94 ± 3,58	
TC_{máx}			
	CÁLIDA	38,95 ± 2,11	$U = 381,000; P (0,67)$
	FRÍA	37,99 ± 3,13	
	ADULTOS	38,74 ± 2,88	$t_{56} = 0,99; P (0,32)$
	JUVENILES	38,01 ± 2,40	
	HEMBRAS	39,11 ± 2,63	$t_{34} = 0,72; P (0,47)$
	MACHOS	38,41 ± 3,13	
MSFC			
	CÁLIDA	4,10 ± 1,55	$U = 175,000; P (0,004)^*$
	FRÍA	1,96 ± 1,15	
	ADULTOS	2,55 ± 2,07	$U = 286,000; P (0,42)$
	JUVENILES	3,65 ± 2,46	
	HEMBRAS	2,84 ± 1,55	$U = 98,50; P (0,57)$
	MACHOS	2,10 ± 1,00	
T_{tér}			
	CÁLIDA	25,45 ± 4,55	$t_{56} = -1,05; P (0,29)$
	FRÍA	26,75 ± 4,79	
	ADULTOS	25,66 ± 5,13	$t_{56} = -0,69; P (0,48)$
	JUVENILES	26,54 ± 3,81	
	HEMBRAS	25,83 ± 4,71	$t_{34} = 0,18; P (0,85)$
	MACHOS	25,50 ± 5,60	

Discusión

En este capítulo se evaluó el desempeño locomotor para *Liolaemus chacoensis* en el sector austral del distrito del Chaco Serrano, definiendo el rango de tolerancia térmica y el rango de actividad.

La sensibilidad térmica en el desempeño puede ser vista como una curva asimétrica (sesgada a la izquierda) definida por los límites de la tolerancia térmica. Dentro de ese rango, el desempeño puede considerarse más o menos eficiente si está dentro del rango de temperatura óptimo (Huey y Stevenson, 1979). En dicha curva, el desempeño aumenta gradualmente con temperatura, pero luego se estabiliza y cae rápidamente a las temperaturas por encima del óptimo (T_o ; *sensu* Waldschmidt y Tracy, 1983; Huey y Bennett, 1987). El óptimo térmico para la velocidad y la resistencia en *L. chacoensis* se ubica dentro del rango de actividad analizado experimentalmente en el laboratorio, definido por las temperaturas voluntarias. Además, la $T_{\text{óptvelocidad}}$ se aproxima a $TC_{\text{máx}}$ que es igual a $38,47^{\circ}\text{C}$, no obstante para la resistencia el óptimo térmico es alcanzado a una temperatura menor ($32,66^{\circ}\text{C}$). En las curvas de desempeño locomotor obtenidos en esta investigación, para el total de la muestra, se observa un aumento en el desempeño relativo con el aumento de la temperatura hasta alcanzar un óptimo térmico, más allá de este punto el desempeño disminuye (Fig. 21, 22 y 23). Este patrón ha sido reportado en la velocidad de carrera de lagartos del género *Liolaemus* (Bonino *et al.*, 2011; Fernández *et al.*, 2011; Kubisch *et al.*, 2011) y en lagartos en general (Hertz *et al.*, 1983; Bennett, 1990; Ibarquengoytía *et al.*, 2007; Beal *et al.*, 2014; McElroy, 2014; entre otros), lo que indicaría que el desempeño locomotor es sensible a la temperatura.

Se ha demostrado que la $T_{\text{ópt}}$ tiende a ser un rasgo conservador dentro de los parámetros estudiados en la biología térmica de los *Liolaemus*, esto fue observado en el grupo *lineomaculatus* (Bonino *et al.*, 2011). En este estudio el óptimo térmico de la velocidad de carrera y de la resistencia coincide con las temperaturas óptimas informado para algunos lagartos de la familia *Liolaemidae* en Fernández *et al.* (2011) y Bonino *et al.* (2011; 2015). Además, *L. chacoensis* alcanza el 80 % de la velocidad o más, en el rango de 30 a 37° C y en relación a la temperatura corporal de campo, se observa que la misma se ubica dentro de dicho rango, lo que indicaría que *L. chacoensis* en su ambiente natural podría alcanzar altas velocidades ($> o =$ al 80 %) (Fig. 21a y 22a). Para la resistencia el rango fue más amplio (ver más abajo).

Por otro lado, la $T_{\text{ópt}}$ para la velocidad cae cerca de la $TC_{\text{máx}}$ (38° C) de la población y presenta un rango de tolerancia térmica de 26° C ($TC_{\text{mín}} = 12,53$ y $TC_{\text{máx}} = 38,47$). Estos amplios rangos sugieren un modelo de curva de desempeño del tipo generalista (Angilletta, 2009). Los amplios rangos de tolerancia térmica permitirían a los liolemidos sobrevivir una amplia gama de condiciones climáticas. Sin embargo, la tolerancia térmica fue menor a lo reportado por Bonino *et al.* (2015) para dieciséis especies de la familia *Liolaemidae*.

Dada la importancia de la velocidad de locomoción para numerosos aspectos de historia de vida de los lagartos, se esperaría que la temperatura a la cual logran la máxima velocidad esté contenida en el rango intercuartil de T_{pref} (Martin y Huey, 2008). Algunos autores como Dawson (1975); Bennett (1980); Bauwens *et al.* (1995); Angilletta *et al.* (2002b), y Clusella-Trullas y Chown (2014); mencionan que la temperatura preferida se correlaciona con la temperatura óptima de desempeño fisiológico. Esto sólo se observó para la resistencia, en donde la $T_{\text{ópt}}$ se ubica sobre el rango intercuartil de T_{pref} ($T_{\text{óptresistencia}} = 32,66^{\circ}$ C (Tabla 4; Fig. 23). Por otra parte, la resistencia fue mayor en un rango más amplio

(B_{80} = de 20 a 37° C), lo que podría relacionarse con la ausencia del efecto de la temperatura sobre la resistencia (Fig. 25 c) demostrando que *L. chacoensis* mantiene una resistencia relativamente constante a diferentes temperaturas corporales; esto podría indicar que mantener invariable su resistencia en un amplio rango de temperaturas, le podría proporcionar un mejor desempeño para el forrajeo que si se comportaran más especialistas en la temperatura. Si bien en *L. chacoensis* no se conoce aspectos sobre la dieta, en *Liolaemus* tiende a predominar el modo de forrajeo *sit-and-wait* (Bauwens *et al.*, 1995; Van Damme y Vanhooydonck, 2001; Espinoza *et al.*, 2004; Cruz *et al.*, 2011). Además, Huey y Pianka (1981) categorizan a las especies *sit-and-wait* con una limitada resistencia. Pero la resistencia media (78,02 s a 0,15 m.s⁻¹) fue similar a la observada en lagartos lacértidos como, *Takydromus sexlineatus*, *Acanthodactylus pardalis*, *A. scutellatus*, *Latastia longicaudata* (76,25 s a 0,22 m.s⁻¹; Vannhoydonck *et al.*, 2001).

Estacionalmente, la amplitud del desempeño locomotor en CC y R tiende a ser más amplio en la temporada fría (Fig. 21a y 23a). La variación temporal en velocidad en carrera corta y resistencia observada en *L. chacoensis* se puede corresponder a lo mencionado por Stillman (2003) y Schulte *et al.* (2011), en donde ellos atribuyen que los cambios observados en las curvas de desempeño se deberían a la existencia de flexibilidad fisiológica. Esta variación del desempeño también fue observada en otros ectotermos, la cual podría atribuirse a la plasticidad fenotípica por aclimatación o aclimatización (Guderley y St Pierre, 2002; Johnston y Temple, 2002). Con respecto a la $T_{\text{ópt}}$ de resistencia fue diferente entre las temporadas ($T_{\text{ópt-cálida}}= 15^{\circ} \text{C}$, $T_{\text{ópt-fría}}= 36^{\circ} \text{C}$); es decir que la resistencia máxima en la temporada cálida la alcanzan por debajo del rango intercuartil de T_{pref} y en la temporada fría por encima. Los lagartos de temporada fría alcanzaron una resistencia mayor en comparación con los lagartos de temporada cálida, lo que podría indicar que *L. chacoensis* flexibiliza el desempeño debido a un cambio en la oferta trófica.

En la población de *Liolaemus chacoensis* estudiada, la velocidad de carrera corta no muestra relación con la resistencia, si bien este tipo de pruebas han sido escasamente utilizadas, en dos especies relacionadas de lagartos lacértidos de Kalahari, encontraron a *Heliobolus lugubris* con una capacidad de velocidad más alta y menor resistencia y viceversa para *Pedioplanis lineocellata* (Huey *et al.*, 1984). Vanhooydonck *et al.* (2001) encontraron una relación negativa entre ambas componentes del desempeño entre diferentes especies de la familia de lacértidos. La falta de correlación entre ambas componentes sugeriría que en *L. chacoensis* no existe un compromiso entre velocidad de carrera corta y resistencia, pudiendo optimizar ambas componentes del desempeño locomotor. Esto coincide con lo propuesto por Sorci *et al.* (1995), quienes argumentan que la selección natural podría aumentar las dos componentes a la vez. Es importante destacar que este trabajo brinda el primer aporte en *Liolaemidae* donde se estudian las dos componentes de desempeño simultáneamente.

Por otra parte, los resultados de este estudio muestran que *Liolaemus chacoensis* puede permanecer activo voluntariamente en el laboratorio en un amplio rango de temperaturas corporales (rango de actividad= 17,74° C, de 19,07 a 36,21° C, TV_{mín} y TV_{máx} respectivamente), siendo congruente con los amplios rangos observados en los Iguánidos (TV_{mín}= 18° C, TV_{máx}= 46,5° C; Vitt y Cadwell, 2009). El rango de actividad difiere entre las especies (Espinoza y Tracy, 1998) y existen evidencias que el desempeño ha demostrado ser óptimo dentro del rango térmico mantenido por los reptiles activos, ya sea dentro del rango de actividad o de tolerancia térmica (Huey y Bennett 1987; Mautz *et al.*, 1992). Existen escasos estudios sobre el rango de actividad, en particular lo que se puede citar para reptiles es lo mencionado por Vitt y Cadwell (2009). Ellos señalan que el rango de actividad puede comenzar a una temperatura corporal de 5° C en *Chelydridae* y alcanzar una TV_{máx} igual a 46,4° C en *Iguanidae* (Tabla

7.2 en Vitt y Cadwell, 2009). En lagartos del género *Liolaemus*, el rango de actividad de *L. chacoensis* fue 2° C más alto que lo encontrado para *L. olongasta* (15,73° C, Córdoba, com. pers.) y *L. darwini* (15,50° C; Villavicencio, 2010). Por otro lado, para cuatro especies de *Sphenomorphus* el rango se encuentra alrededor de 10,32° C (TV_{mín}= 23,8; TV_{máx}= 34,12, Spellerberg 1972), siendo mucho más estrecho que lo obtenido para *L. chacoensis*.

La temperatura voluntaria máxima registrada en *L. chacoensis* fue similar a la registrada en lagartos de Chile; *L. fuscus* (36,30° C), *L. monticola* (36,50° C), *L. lemniscatus* (36,38° C), *L. tenuis* (36,09° C; Carothers *et al.*, 1997). En comparación con *Liolaemus* filogenéticamente cercanos, fue similar a *L. olongasta* (35,53° C, Córdoba, com. pers.) e inferior a *L. darwini* (38,80° C, Villavicencio 2010). Por otro lado, en el caso de la TV_{mín} es importante destacar que el primer registro de este parámetro para la familia *Liolaemidae* es citado para *L. darwini* (23,30° C, Villavicencio, 2010), la cual es superior a la TV_{mín} de la especie de este estudio (19,07° C). También Spellerberg (1972) estudia la temperatura voluntaria mínima para cuatro especies de *Sphenomorphus* de Australia (*Scincidae*) y obtienen temperaturas superiores a las de *L. chacoensis*, en donde la menor TV_{mín} que hallaron en las cuatro especies estudiadas fue de 22,5° C.

La TC_{mín} de *Liolaemus chacoensis* fue similar a la de ciertas especies de *Liolaemus* de Chile (una TC_{mín} de 12° C aproximadamente) de altitudes similares (700 m snm): *L. bisignatus*, *L. cyanogaster* y *L. lemniscatus* (Labra *et al.*, 2009), sin embargo en *Liolaemus* existen algunos estudios que no encuentran correlación de la TC_{mín} con la altitud (e.g., Carothers *et al.* 1997). Por otro lado, la temperatura crítica mínima en la temporada fría fue menor, indicando más tolerancia al frío. Esto podría reflejar una aparente plasticidad por aclimatización en este parámetro que coincide con lo informado para ectotermos

por Gunderson y Stillman (2015). Sin embargo, la falta de estudios de aclimatización en esta especie limita las posibles conclusiones de este estudio.

En cuanto a la crítica máxima, resultó invariable en *L. chacoensis*, esto coincide con lo informado en varios estudios como Huey (1982); Espinoza y Tracy (1997); Cruz *et al.* (2005); Bozinovic *et al.* (2014), que sostienen que la tolerancia al calor presenta una menor variabilidad que las temperaturas críticas mínimas. Lo encontrado en *L. chacoensis* probablemente se deba a lo propuesto por Bogert (1949), que sostiene que la termorregulación conductual tiene la capacidad de reducir la variabilidad en la tolerancia al calor y evitar que los organismos experimenten extremos perjudiciales. Probablemente *L. chacoensis* compensa su invariabilidad en la temperatura crítica máxima seleccionando activamente los microambientes por donde habitan.

En la población de *L. chacoensis* el margen de seguridad fisiológico al calor fue más acotado que el margen de seguridad fisiológico al frío ($3,57 \pm 2,53^{\circ} \text{C}$ y $7,04 \pm 3,81^{\circ} \text{C}$ respectivamente), lo que demuestra que esta población sería más vulnerable frente a un aumento de la temperatura ya que tendría menos capacidad para detectar y evitar temperaturas potencialmente letales. Los márgenes de seguridad térmica obtenidos en este estudio coinciden con lo hallado en *L. darwinii* (Villavicencio, 2010), una especie cercana filogenéticamente.

Finalmente, las variaciones observadas en el desempeño locomotor principalmente en la resistencia y en los parámetros de hipotermia (voluntaria y crítica mínima) de *L. chacoensis* muestran una marcada heterogeneidad estacional. Sin embargo, para conocer si esta posible respuesta a la variación térmica estacional le brinda ventajas selectivas por aclimatización requiere de más estudios a futuro realizados en campo.

CAPÍTULO 3

Flexibilidad en la fisiología térmica y en el desempeño locomotor de *Liolaemus chacoensis*



Introducción

En un escenario de cambio climático, determinar el potencial de los ectotermos para explotar nuevos ambientes a través de cambios en la curva de desempeño térmico (Huey y Kingsolver, 1989; 1993) y la capacidad de aclimatación térmica (*sensu* Wilson y Franklin, 2002; Huey *et al.*, 2012) de las diversas especies de lagartos es un gran desafío para la biología de la conservación (Miles, 1994). La modificación de los ecosistemas inducidos a través del calentamiento global ha sido identificada como una amenaza importante e inmediata, eso podría afectar radicalmente la capacidad de las especies para sobrevivir (Miles, 1994). Algunos estudios argumentan que para un ectotermo terrestre, un aumento en la temperatura probablemente afecte la distribución de la vegetación y por lo tanto la estructura del hábitat (sombra, parches, etc.), alterar la productividad y limitar el tiempo de actividad de individuos (e.g., Grant y Porter, 1992; Dunham, 1993; Miles, 1994).

Un cambio en la temperatura ambiental debido al calentamiento global puede afectar negativamente la fisiología de un organismo, como el crecimiento, búsqueda de alimento, reproducción, capacidades inmunes y competencia. Las predicciones del efecto del cambio climático sobre las especies, a menudo se basan en los análisis de la variación del desempeño locomotor con la temperatura ambiental (Angilletta, 2009; Huey *et al.*, 2012). Debido a que la locomoción influye en la adecuación biológica de los individuos y está particularmente sujeta a las presiones de selección natural (Snell *et al.*, 1988; Bennett, 1990; Jayne y Bennett, 1990; Sinervo *et al.*, 2000; Miles, 2004; Cote y Clobert, 2007; Zajitschek *et al.*, 2012; Logan *et al.*, 2013). En este sentido, la sensibilidad térmica de la locomoción de los lagartos se convierte en uno de los parámetros más relevantes y se puede calcular a partir de curvas de desempeño

térmico. En consecuencia, el efecto de los cambios ambientales dependerá de la capacidad de los organismos de presentar plasticidad fenotípica (Chown y Gaston, 2008), es decir, de que los rasgos fenotípicos demuestren algún nivel de variación dependiente del ambiente (Pigliucci, 2001; West-Eberhard, 2003). Otro mecanismo que podría reducir en gran medida el riesgo de calentamiento excesivo, es la plasticidad fisiológica en la tolerancia térmica (Somero, 2010; Palumbi *et al.*, 2014; Gunderson y Stillman, 2015). Por ejemplo, la tolerancia al calor de muchos organismos aumenta a medida que aumenta la media de la temperatura corporal de campo, lo que significaría que un ajuste fisiológico puede compensar potencialmente las consecuencias negativas del aumento de las temperaturas del hábitat (Angilletta, 2009). Sin embargo, a pesar de la importancia de los cambios en los rasgos fenotípicos en relación a la vulnerabilidad de la población al cambio climático, los estudios del riesgo por calentamiento excesivo rara vez tienen en cuenta la plasticidad en la tolerancia térmica (Gunderson y Stillman, 2015).

El cambio climático está aumentando las temperaturas ambientales medias y la frecuencia de eventos térmicos extremos (Bozinovic *et al.*, 2011a, b; Lawson *et al.*, 2015). De acuerdo a la sensibilidad fisiológica de los organismos y que tan dependiente es el desempeño ecológico de la temperatura, el calentamiento puede ejercer diferentes impactos entre taxones; eventualmente causar la extinción en algunos linajes (Sinervo *et al.*, 2010) o beneficiar a otros (Chamaillé-Jammes *et al.*, 2006; Glanville y Seebacher, 2006; Piantoni *et al.*, 2015). En este sentido, en ectotermos la exposición a temperaturas elevadas a veces mejora el desempeño a mayores temperaturas (Glanville y Seebacher, 2006; Huey *et al.*, 2012). El beneficio de la aclimatación puede ayudar a amortiguar los impactos fisiológicos del cambio climático (Huey *et al.*, 2012). De acuerdo con la “hipótesis de aclimatación beneficiosa”, una modificación en el ambiente de un organismo debería provocar un cambio en el fenotipo que mejore el desempeño en el nuevo ambiente (Leroi *et al.*, 1994). Los beneficios de estas respuestas en la

adecuación biológica rara vez se han demostrado (Huey y Berrigan, 1996). En este sentido, determinar la capacidad de aclimatación térmica de las diversas especies de lagartos, así como si esta aclimatación es beneficiosa porque aumenta la adecuación biológica, es una línea de estudio central en el contexto de cambio climático global. Sin embargo, cabe destacar que una compilación de estudios sobre plasticidad en fisiología termal muestra que la plasticidad es beneficiosa en el 75 % (21/28) de los casos, pero de los 21 estudios de plasticidad beneficiosa sólo en 10 se observó una plasticidad beneficiosa total o completa, es decir el 48 % de los ejemplos beneficiosos (10/21) (Angilletta, 2009; Gunderson *et al.*, 2017).

En la naturaleza, los ectotermos se exponen continuamente a variaciones a corto plazo en las condiciones ambientales. Los organismos se ajustan a esta variabilidad a través de la aclimatación térmica y / o aclimatización, que afecta a la supervivencia futura de las poblaciones naturales (Terblanche *et al.*, 2010). En ectotermos, los estudios que han evaluado la aclimatación térmica son: Kaufman y Bennett (1980); Klok y Chown (2003); Huang y Tu (2008); Fernández e Ibarguengoytía (2012); Bozinovic *et al.* (2013); Sun *et al.* (2014); Gunderson y Stillman (2015); Kubisch *et al.* (2016); Gunderson *et al.* (2017). A pesar de la sensibilidad de estos organismos a los cambios de temperatura y aunque las predicciones indican que las especies son altamente vulnerables al calentamiento global, siguen siendo uno de los grupos escasamente estudiados en relación a la extensión de la variación fisiológica y al riesgo de extinción local (Pontes-da-Silva *et al.*, 2018).

El género *Liolaemus* es un grupo que representa un valioso modelo para estudiar la plasticidad fisiológica y la potencialidad de adaptarse a un escenario climático cambiante, porque ha demostrado una gran dispersión en una diversidad de ambientes (Abdala y Quinteros, 2014), una fisiología térmica evolutivamente flexible (Espinoza *et al.*, 2004; Rodríguez-Serrano *et al.*, 2009) y

versatilidad en el desempeño locomotor (Bonino *et al.*, 2015). Cabe destacar, que la población de *Liolaemus chacoensis* estudiada forma parte del sector más austral del distrito del Chaco árido, siendo el representante más conspicuo. Siendo de importancia este aporte ya que es el primer estudio de aclimatación térmica que analiza la variabilidad de respuesta intraespecífica en *Liolaemidae*, este tipo de investigaciones sobre diferencias intraespecíficas pueden ayudar a aclarar si los límites térmicos críticos son evolutivamente conservados o lábiles (Pearman *et al.*, 2008; Pontes-da-Silva *et al.*, 2018).

Objetivos específicos

- ❖ Evaluar en individuos sometidos a dos ensayos de aclimatación (al calor y al frío) el desempeño locomotor: velocidad de carrera corta (CC), carrera larga (CL) y resistencia (R). Y conocer su variación etaria y sexual.
- ❖ Determinar la capacidad de aclimatación térmica de *L. chacoensis*, comparando entre individuos no aclimatados e individuos aclimatados al calor y al frío, el desempeño locomotor y la fisiología térmica (temperatura corporal preferida y parámetros de hipertermia e hipotermia).

Materiales y Métodos

Ensayo de aclimatación

Ensayo de Aclimatación al calor

Se capturaron 29 individuos (N= 15 hembras y N= 14 machos) en noviembre de 2015, en este ensayo no se obtuvieron juveniles, ya que en esta fecha de muestreo hay mayor proporción de adultos (Pelegrin y Bucher, 2015). Para el ensayo de aclimatación al calor los individuos fueron sometidos durante un periodo de 20 días continuos a una temperatura de aclimatación de $35^{\circ}\text{C} \pm 1,02^{\circ}\text{C}$, controlada a través de sensores de temperatura y un circuito eléctrico. Se mantuvo un fotoperiodo de 12D:12N, mantenido con luz artificial al igual como en los estudios de Fernández e Ibargüengoytía (2012); Sun *et al.*, (2014) y Kubisch *et al.* (2016). La temperatura de aclimatación fue elegida en base a los datos obtenidos de la biología térmica de *Liolaemus chacoensis* tomando en cuenta la T_c , T_o y $T_{\text{tér}}$ analizadas en este estudio, con la finalidad de conocer la habilidad de respuesta del individuo cuando se lo somete a temperaturas cercanas a su límite crítico superior, sin someterlos a estrés térmico y que sea mayor a su temperatura corporal experimentada a campo, simulando un aumento de la temperatura ambiental. Esta temperatura constante de aclimatación fue controlada con un HOBO introducido en el interior del terrario. Se los colocó en un terrario de 1,22 m de largo, 0,62 m de ancho y 0,41 m de alto, con una base de arena, se les proporcionó agua y alimento *ad libitum* para evitar la pérdida de la masa corporal. La masa corporal se registró antes y después del período de aclimatación. Los individuos que perdieron más del 20

% de su masa corporal durante el cautiverio fueron excluidos del análisis; siguiendo el protocolo de Hertz *et al.* (1983), Huey *et al.* (1989) y Kaufmann y Bennett (1989). Al finalizar el ensayo de aclimatación al calor se realizaron los ensayos de temperatura preferida, velocidad de carrera, resistencia y parámetros térmicos fisiológicos, siguiendo las metodologías planteadas en los ensayos sin aclimatación (Capítulo 1 y 2). Para los ensayos se tuvieron en cuenta los protocolos según Kaufmann y Bennett (1989), y Fernández e Iburgüengoytía (2012).

Ensayo de aclimatación al frío

Se capturaron 26 individuos (N= 1 hembra y N= 9 machos y N= 16 juveniles) en marzo de 2016, en este ensayo se obtuvo una mayor la proporción de juveniles. Los individuos fueron sometidos durante un periodo de 20 días continuos a una temperatura de aclimatación de $21^{\circ}\text{C} \pm 1,02^{\circ}\text{C}$, manteniendo un fotoperiodo de 12D:12N, mantenido con luz artificial al igual que el estudio realizado en *Liolaemus sarmientoi* (Fernández e Iburgüengoytía, 2012). La temperatura fue elegida en base a los datos de la biología térmica de *L. chacoensis* obtenidos en este estudio, con la finalidad de conocer la habilidad de respuesta del individuo cuando se lo somete a temperaturas cercanas a su voluntaria mínima sin someterlo a estrés térmico, creando un escenario térmico con temperaturas inferiores a las que habitualmente encuentra en su ambiente natural y menores a su temperatura corporal de campo.

Para el ensayo se utilizó una cámara de frío, en su interior la temperatura se registró con una termocupla conectada a un almacenador de datos (HOBO H8, 4-Canales externos). Durante el período de aclimatación, cada lagarto fue mantenido individualmente en un terrario (25 x 20 x 20 cm) con sustrato de arena, refugio. Además, se les proporcionó agua y larvas de *Tenebrio molitor*. Al finalizar el ensayo de aclimatación al frío se realizaron los ensayos de temperatura preferida, velocidad de carrera, resistencia y parámetros térmicos fisiológicos fundamentales, siguiendo la metodología planteada para el experimento sin aclimatación. Estos ensayos se realizaron durante días consecutivos. La masa corporal se midió antes y después del período de aclimatación.

Análisis estadístico

Los datos se analizaron con estadísticos descriptivos y pruebas como ANOVA y regresiones. Cuando los datos no cumplieron los supuestos de normalidad se utilizaron sus equivalentes estadísticos no paramétricos (Siegel, 1980). Se utilizaron pruebas t para probar las diferencias entre dos muestras y análisis de la varianza de medidas repetidas de una vía (One-Way) para muestras repetidas, se utilizó pruebas de Tukey *a posteriori*. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza para los procedimientos paramétricos se comprobaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y pruebas de Levene, respectivamente. Cuando cualesquiera de estos supuestos no se cumplieron, se utilizó una prueba no paramétrica equivalente como Wilcoxon para la comparación de las medianas de dos muestras. El nivel de significancia fue $P < 0,05$ (Sokal y Rohlf, 1969; Norusis, 1986). Para las pruebas estadísticas se

trabajó con los programas Statística versión 8.0, InfosStat versión 2017 y Sigmaplot versión 11.0.

Se estimaron los parámetros de desempeño locomotor: velocidad máxima ($V_{m\acute{a}x}$), resistencia máxima ($R_{m\acute{a}x}$), temperatura óptima ($T_{\acute{o}pt}$) y amplitud de desempeño (B_{80}) de los lagartos luego de la aclimatación al calor y al frío, luego se comparó con los parámetros estimados en los individuos no aclimatados (Capítulo 2), cuando los datos cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se utilizaron pruebas t, cuando estos no se cumplieron se utilizó prueba U como una opción no paramétrica. Además, se compararon los parámetros termofisiológicos entre aclimatados y lagartos no aclimatados (Capítulo 1 y 2).

Debido a que en el capítulo 2 se obtuvieron diferencias estadísticas en el desempeño locomotor (en carrera corta y en resistencia, ver tabla 9 y 11, Capítulo 2) y en los parámetros térmicos fisiológicos (ver tabla 4, Capítulo 1; tabla 14, Capítulo 2) entre individuos no aclimatados de temporada cálida y temporada fría se resolvió en este capítulo trabajar con dos grupos de no aclimatados (temporada cálida y fría) para luego realizar la comparación del desempeño locomotor y de los parámetros térmicos después del periodo de aclimatación. Por otro lado, en carrera larga para analizar el efecto de la aclimatación se discriminó entre adultos y juveniles, ya que las diferencias estadísticas se observaron en el estadio (no aclimatados, Capítulo 2, ver tabla 10, Capítulo 2) y no en la temporada.

Resultados

Relación del desempeño locomotor y T_{corp} y LHC

Aclimatados al calor

Para la muestra total, la velocidad máxima individual de carrera corta para cada lagarto ($V_{máx\ i\ CC}$) no mostró una relación significativa con el LHC, pero si con la temperatura corporal (T_{corp}) (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,17$; $F_{2, 23} = 3,20$; $p= 0,02$). En carrera larga, la $V_{máx\ i\ CL}$ no está explicada por la LHC y la temperatura corporal (Regresión Lineal Múltiple: $R^2= 0,00$; $F_{2,21}= 0,53$; $p > 0,05$). La resistencia máxima individual para cada lagarto ($R_{máx\ i}$) no mostró una relación significativa con el LHC, pero si con la temperatura corporal (T_{corp}) (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,12$; $F_{2, 22} = 2,45$; $p= 0,04$).

En machos y hembras, la velocidad de carrera corta para cada lagarto ($V_{máx\ i\ CC}$) no mostró una relación significativa con LHC y la temperatura corporal (Regresión Lineal Múltiple: $F_{Hembras\ 2,13} = 2,34$; $F_{Machos\ 2,10}= 3,90$; $p > 0,05$). En $V_{máx\ i\ CL}$, tampoco mostró una relación significativa con LHC y la temperatura corporal en machos y hembras (Regresión Lineal Múltiple: $F_{Hembras\ 2,11}= 0,20$; $F_{Machos\ 2,11}= 1,83$; $p > 0,05$). En $R_{máx\ i}$, no se observó una relación significativa con LHC y la temperatura corporal en machos y hembras (Regresión Lineal Múltiple: $F_{Hembras\ 2,11} = 0,53$; $F_{Machos\ 2,11}= 2,41$; $p > 0,05$).

Aclimatados al frío

Para la muestra total, la velocidad máxima individual de carrera corta para cada lagarto ($V_{\text{máx i CC}}$) no se observó una relación significativa con el LHC ni la temperatura corporal (T_{corp}) (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,03$; $F_{2, 26} = 1,39$; $p > 0,05$). En carrera larga, la $V_{\text{máx i CL}}$ no está explicada por la LHC y la temperatura corporal (Regresión Lineal Múltiple: $R^2= 0,00$; $F_{2,26}= 0,77$; $p > 0,05$). En el total de la muestra, la resistencia máxima individual para cada lagarto ($R_{\text{máx i}}$) mostró una relación significativa con el LHC y con la temperatura corporal (T_{corp}) (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,32$; $F_{2, 25}= 6,68$; $p_{\text{LHC}}= 0,04$; $p_{T_{\text{corp}}} = 0,04$).

La velocidad de carrera corta para cada lagarto ($V_{\text{máx i CC}}$) no mostró una relación significativa con LHC y la temperatura corporal en adultos y juveniles (Regresión Lineal Múltiple: $F_{\text{Adultos } 2,10}= 4,48$; $F_{\text{Juveniles } 2,16}= 0,06$; $p > 0,05$). En $V_{\text{máx i CL}}$, tampoco mostró una relación significativa con LHC y la temperatura corporal en adultos y juveniles (Regresión Lineal Múltiple: $F_{\text{Adultos } 2,10}= 0,46$; $F_{\text{Juveniles } 2,16}= 1,20$; $p > 0,05$). En $R_{\text{máx i}}$, en adultos no se observó una relación significativa con LHC, pero si con la temperatura corporal (Regresión Lineal Múltiple, $R^2= 0,37$; $F_{\text{Adultos } 2,10}= 3,73$; $p_{\text{LHC}} > 0,05$; $p_{T_{\text{corp}}}= 0,03$). La resistencia máxima individual en juveniles no se relacionó con LHC ni con T_{corp} (Regresión Lineal Múltiple, $F_{\text{Juveniles } 2,15}= 0,54$; $p > 0,05$).

Efecto de la temperatura corporal sobre el desempeño locomotor

En los individuos aclimatados al calor, la temperatura tuvo un efecto significativo en ambas carreras; (carrera corta, Análisis de la varianza de medidas repetidas $MS= 0,22$; $F_{8, 238}= 2,43$; $p= 0,01$; Fig. 29a; carrera larga, $MS= 0,10$; $F_{8, 238}= 3,42$; $p= 0,0009$; Fig. 29b). La resistencia fue insensible a

la temperatura corporal ($MS= 5433,30$; $F_{8, 216} = 1,02$; $p= 0,41$, Fig. 29c). Este efecto de la temperatura en el desempeño locomotor (CC, CL y R) también se observó en los individuos no aclimatados (Capítulo 2, Fig. 20). En la velocidad de CC, los lagartos sólo corrieron a mayor velocidad en el rango de 36-37° C en comparación con los rangos de 15-19 y 20-24° C (Fig. 29a). En CL la velocidad aumentó en el rango 31-35° C en comparación con los rangos de 15-19 y 20-24° C (Fig. 29b).

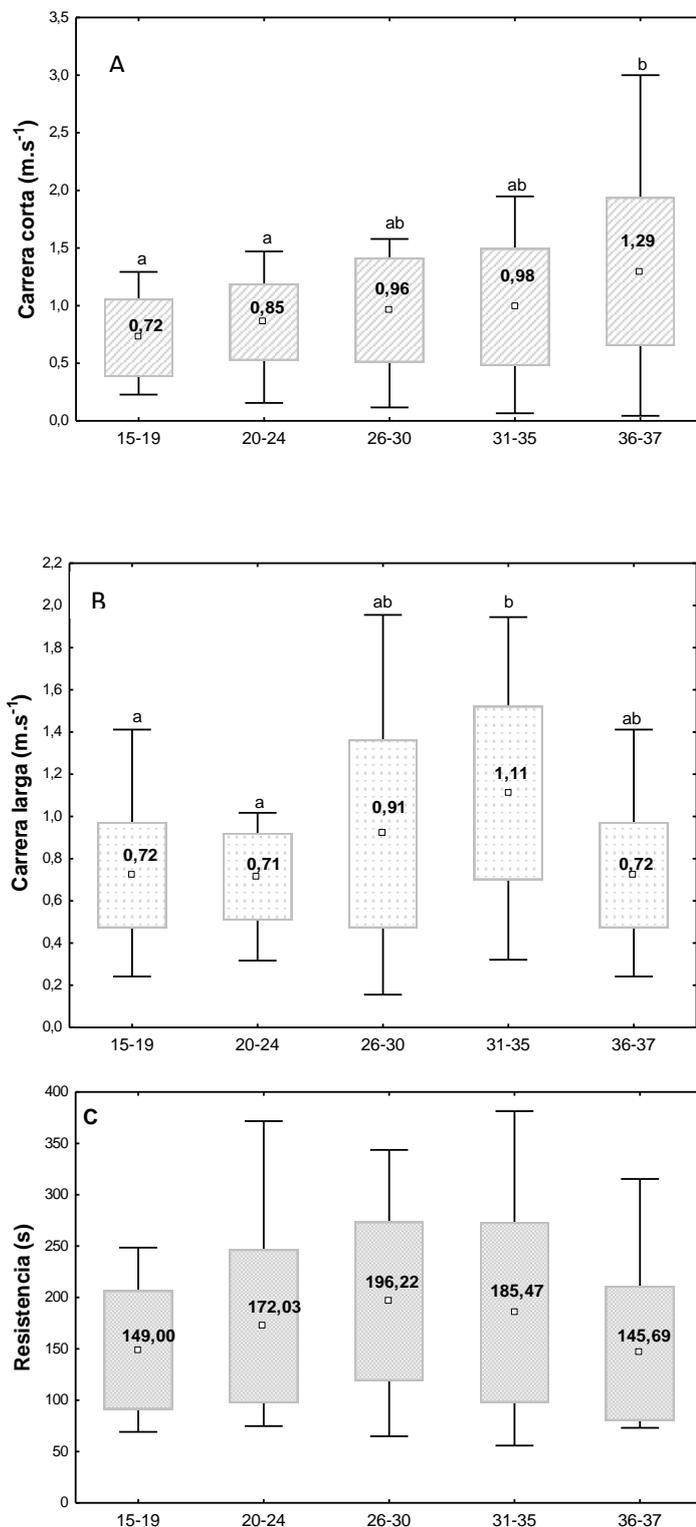


Figura 29. Diagrama de cajas representando la velocidad de carrera ($m \cdot s^{-1}$) y resistencia (s) para individuos aclimatados al calor en función de diferentes rangos de temperatura corporal ($^{\circ}C$) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$). A. La velocidad de carrera en carrera corta (CC), B. La velocidad de carrera en carrera larga (CL) y C. La resistencia. Se indica el valor medio, la desviación estándar, el mínimo y máximo. Letras diferentes indican diferencias estadísticas $\alpha=0,05$.

En los individuos aclimatados al frío, la temperatura tuvo un efecto significativo en carrera corta (Análisis de la varianza de medidas repetidas, $MS= 0,16$; $F_{8, 240}= 8,43$; $p= 0,001$, Fig. 30a) y en carrera larga (Análisis de la varianza de medidas repetidas, $MS= 0,05$; $F_{8, 240}= 10,31$; $p= 0,001$; Fig. 30a). Tanto en CC como en CL los lagartos corrieron a la misma velocidad desde el rango de 20-24 a 36-37 $^{\circ}C$ (Fig. 30 a y b). En los lagartos aclimatados al frío, la temperatura no afectó a la resistencia ($MS= 0,10$; $F_{8, 246}= 4,76$; $p= 0,05$; Fig. 30c).

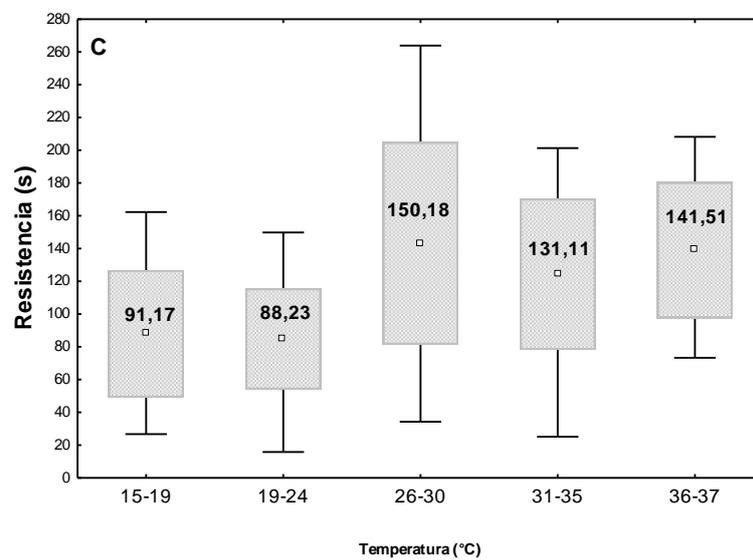
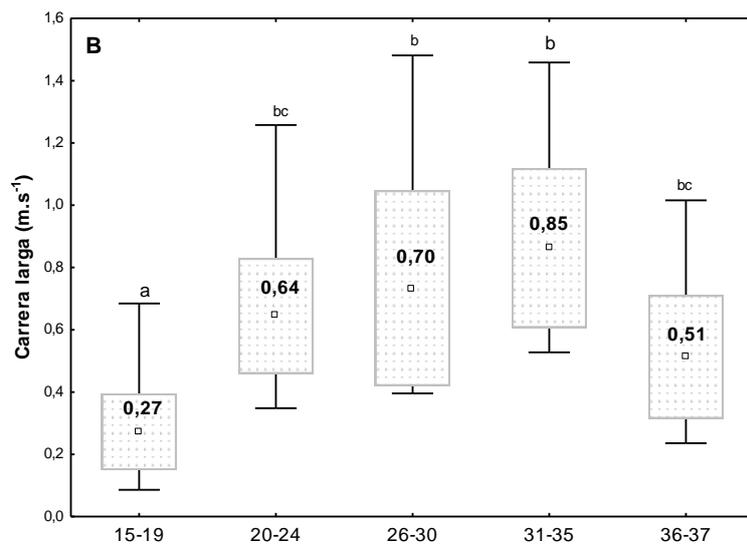
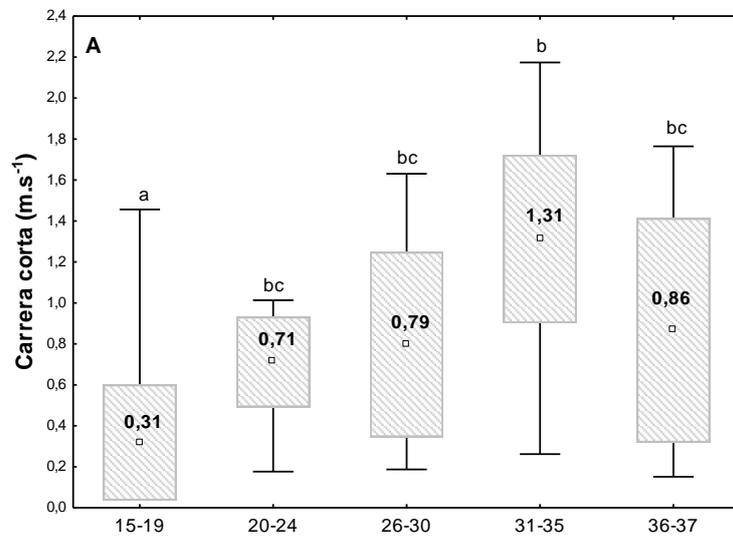


Figura 30. Diagrama de cajas representando la velocidad de carrera ($m \cdot s^{-1}$) y resistencia (s) para individuos aclimatados al frío en función de diferentes rangos de temperatura corporal ($^{\circ}C$) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$). A) La velocidad de carrera en carrera corta (CC), B) La velocidad de carrera en carrera larga (CL) y C) La resistencia. Se indica el valor medio, la desviación estándar, el mínimo y máximo. Letras diferentes indican diferencias estadísticas $\alpha=0,05$.

Variación intraespecífica en el desempeño locomotor

Al igual que en hembras y machos no aclimatados (Capítulo 2; Tabla 9,10 y 11), no se observaron diferencias en la velocidad de carrera corta, larga y la resistencia entre machos y hembras aclimatados al calor, en los cinco rangos de T_{corp} : 15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$ (Tabla 15).

Tabla 15. Velocidad de CC, CL y Resistencia de los individuos aclimatados al calor, según la variación sexual, por rango de T_{corp} (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$). Se indican los parámetros estadísticos y el valor P se muestra entre paréntesis. EE indica el error estándar DE la desviación estándar. El asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Tipo de Desempeño	Ensayos Rango de T_{corp} ($^{\circ}C$)	Clase	Media o Mediana (\pm DE)	Prueba Mann-Whitney o Prueba t
Velocidad CC	15-19	HEMBRAS	0,91 \pm 0,38	U= 71,00; P(0,72)
		MACHOS	0,71 \pm 0,30	

	20-24	HEMBRAS	0,96 ± 0,30	t= 1,43; P(0,16)	
		MACHOS	0,77 ± 0,35		
	26-30	HEMBRAS	0,95 ± 0,40	t= -0,88; P(0,93)	
		MACHOS	0,97 ± 0,53		
	31-35	HEMBRAS	1,11 ± 0,53	t= 1,21; P(0,23)	
		MACHOS	0,86 ± 0,47		
	36-37	HEMBRAS	1,50 ± 0,71	t= 1,69; P(0,10)	
		MACHOS	1,08 ± 0,50		
Velocidad CL	15-19	HEMBRAS	0,69 ± 0,24	t= -0,57; P(0,57)	
		MACHOS	0,75 ± 0,27		
	20-24	HEMBRAS	0,73 ± 0,18	t= 0,26; P(0,79)	
		MACHOS	0,70 ± 0,24		
	26-30	HEMBRAS	0,88 ± 0,40	t= -0,46; P(0,65)	
		MACHOS	0,96 ± 0,51		
	31-35	HEMBRAS	1,19 ± 0,36	t= 1,02; P(0,31)	
		MACHOS	1,02 ± 0,46		
	36-37	HEMBRAS	0,73 ± 0,34	t= 0,18; P(0,86)	
		MACHOS	0,71 ± 0,11		
	Resistencia	15-19	HEMBRAS	149,30 ± 58,56	t= 0,02; P(0,98)
			MACHOS	148,70 ± 60,08	
20-24		HEMBRAS	146,35 ± 46,02	t= -1,84; P(0,08)	
		MACHOS	205,52 ± 93,19		
26-30		HEMBRAS	175,42 ± 77,63	t=-1,49; P(0,15)	
		MACHOS	221,18 ± 77,02		
31-35		HEMBRAS	173,72 ± 77,21	t= -0,72; P(0,47)	
		MACHOS	200,73 ± 102,21		
36-37		HEMBRAS	132,23 ± 47,96	t= -1,56; P(0,13)	
		MACHOS	159,15 ± 79,71		

En los lagartos aclimatados al frío, la velocidad de carrera corta no fue diferente entre adultos y juveniles en los rangos de T_{corp} de 15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C. Al igual que en adultos y juveniles no aclimatados (Tabla 9). En carrera larga, se observó una mayor velocidad en juveniles en el rango de 26-30° C; en el resto de las T_{corp} la CL no fue diferente (Tabla 16).

Se observó una mayor resistencia en los lagartos adultos (aclimatados al frío) en los ensayos de T_{corp} de 15-19, 20-24, 26-30 y 31-35° C, excepto para el rango de 36-37° C, donde no se observó diferencias entre el estadio (Tabla 16).

Tabla 16. Velocidad de CC, CL y Resistencia de los individuos aclimatados al frío, de acuerdo al estadio, por rango de T_{corp} (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C). Los parámetros estadísticos están indicados y el valor P se muestra entre paréntesis. EE indica el error estándar y DE la desviación estándar. Se utilizó ANCOVA (usando temperatura como covariable en el modelo). El asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Tipo de Desempeño	Ensayos Rango de T_{corp} (°C)	Clase	Media o Mediana (\pm DE)	Prueba Mann-Whitney o Prueba t	
Velocidad CC	15-19	ADULTOS	0,29 \pm 0,14	U= 59,00; P(0,73)	
		JUVENILES	0,34 \pm 0,36		
	20-24	ADULTOS	0,69 \pm 0,21		U= 67,50; P(0,52)
		JUVENILES	0,73 \pm 0,23		
	26-30	ADULTOS	0,71 \pm 0,41		U= 65,50; P(0,46)
		JUVENILES	0,86 \pm 0,48		
	31-35	ADULTOS	1,37 \pm 0,50		t= 0,58; P(0,56)
		JUVENILES	1,28 \pm 0,36		
36-37	ADULTOS	0,88 \pm 0,66	U= 71,50; P(0,86)		
	JUVENILES	0,86 \pm 0,48			
CL	15-19	ADULTOS	0,29 \pm 0,15	U= 60,00; P(0,78)	
		JUVENILES	0,26 \pm 0,10		
	20-24	ADULTOS	0,65 \pm 0,14		U= 61,00; P(0,32)
		JUVENILES	0,64 \pm 0,21		
	26-30	ADULTOS	0,57 \pm 0,19		U= 30,00; P(0,009)*
		JUVENILES	0,84 \pm 0,34		
	31-35	ADULTOS	0,79 \pm 0,28		t= 1,18; P(0,25)

		JUVENILES	0,91 ± 0,24	
	36-37	ADULTOS	0,50 ± 0,18	t= 0,27; P(0,79)
		JUVENILES	0,52 ± 0,21	
Resistencia	15-19	ADULTOS	111,34 ± 37,68	F _{1,25} = 8,79; P(0,006) *
		JUVENILES	71,01 ± 29,61	
	20-24	ADULTOS	103,00 ± 31,93	F _{1,25} = 6,27; P(0,01) *
		JUVENILES	73,47 ± 26,15	
	26-30	ADULTOS	183,42 ± 59,62	F _{1,25} = 8,81; P(0,006) *
		JUVENILES	116,96 ± 50,33	
	31-35	ADULTOS	151,57 ± 32,33	F _{1,25} = 5,16; P(0,03) *
		JUVENILES	110,66 ± 48,01	
	36-37	ADULTOS	155,71 ± 37,39	F _{1,24} = 2,77; P(0,11)
		JUVENILES	127,33 ± 42,13	

Efecto de la aclimatación

Comparación de la curva de desempeño térmico

En la figura 31 (a y b) se observa que en carrera corta la $T_{\text{ópt}}$ tanto para los individuos no aclimatados como en los aclimatados al calor se ubica en el rango de 36-37° C. Asimismo, no se observan diferencias en la velocidad máxima de CC (grupo no aclimatados de temporada cálida: ANCOVA, $F_{2,59} = 2,20$; $p = 0,15$; T_{corp} como covariable; Fig. 31a; Tabla 17; grupo de no aclimatados de temporada fría: ANCOVA, $F_{2,50} = 0,04$; $p = 0,84$; Fig. 31b; Tabla 18). Sin embargo, luego de la aclimatación al frío la $T_{\text{ópt}}$ disminuye del rango 36-37° C de los no aclimatados, al rango de 31-35° C, esto se observó al comparar con ambos grupos de no aclimatados. Por otro lado, no se observaron diferencias en $V_{\text{máx}}$ entre aclimatados y no aclimatados de temporada cálida (ANCOVA, $F_{2,60} = 4,50$; $p =$

0,79; Fig. 31a; Tabla 17) y no aclimatados de temporada fría; ANCOVA, $F_{2,51} = 0,02$; $p = 0,90$; Fig. 31b; Tabla 18).

Con respecto a la amplitud de desempeño (B_{80}) de la CC, luego de ser aclimatado al calor y al frío disminuye (Tabla 17 y 18), no obstante, luego de ser aclimatado tiende a alcanzar el 80 % o más de la velocidad dentro del rango intercuartil de T_{pref} . Por otro lado, el límite inferior de la amplitud del desempeño de los individuos aclimatados al calor ($B_{80} = 35,50-37,10^\circ\text{C}$; Tabla 17) está por encima de la temperatura corporal de campo ($T_c = 31,31^\circ\text{C}$; Fig. 31a y Tabla 2 en Cap. 1), a diferencia de los aclimatados al frío que la T_c estuvo dentro del B_{80} alcanzado ($30,50-35,70^\circ\text{C}$) (Fig. 31a; Tabla 17).

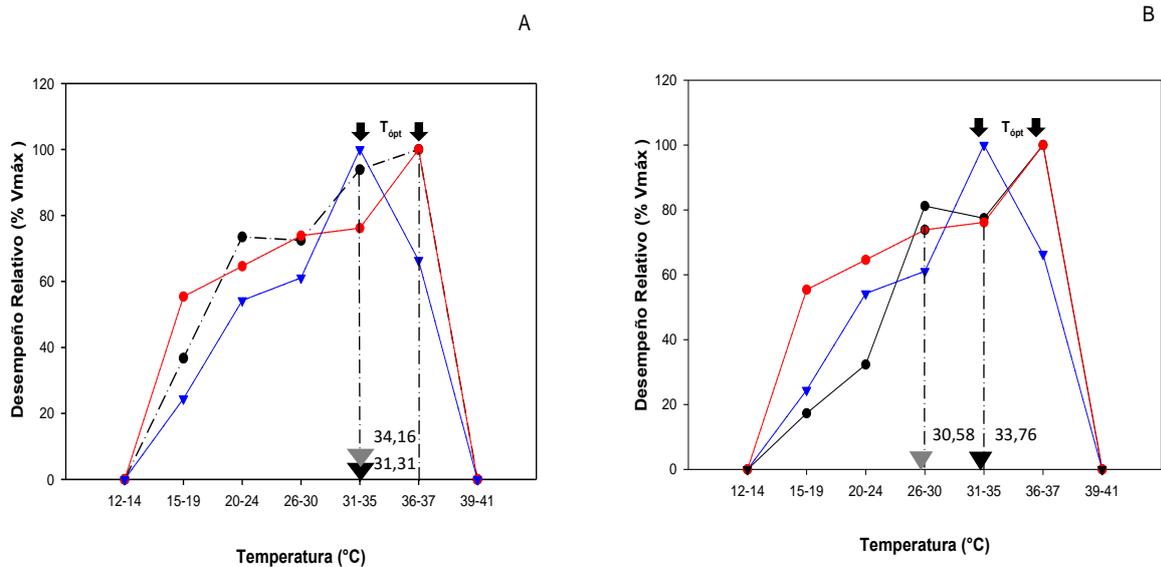
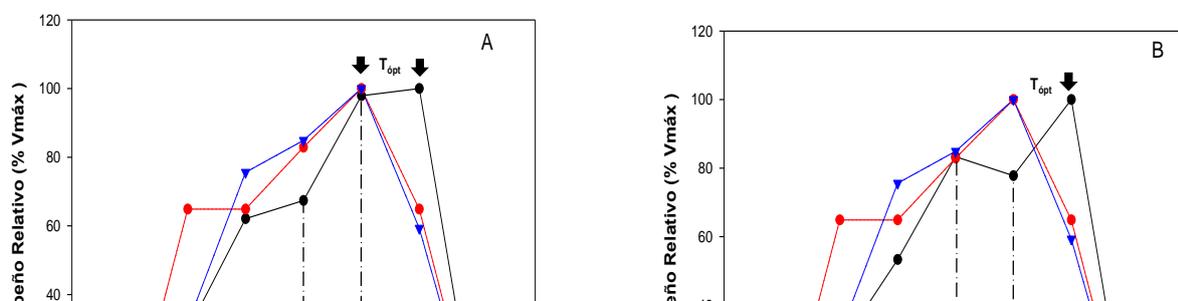


Figura 31. A. Curva de desempeño relativo (% $V_{m\acute{a}x}$) en funci3n a los rangos de temperatura corporal ($^{\circ}C$) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$) para *L. chacoensis* en carrera corta (CC) comparando el grupo no aclimatados de temporada c\alida con los aclimatados al calor y al fr\edo y B. Curva de desempeño relativo comparando el grupo de no aclimatados de temporada fr\eda con los aclimatados al calor y al fr\edo. La l\inea negra corresponde a los individuos no aclimatados, la l\inea roja a los individuos aclimatados al calor y la l\inea azul a los individuos aclimatados al fr\edo. Las l\ineas verticales indican el rango intercuartil de T_{pref} , el tri\angulo negro la temperatura corporal (T_c) y el tri\angulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) para los individuos no aclimatados. La flecha negra superior indica la temperatura a la cual alcanza la velocidad m\axima ($T_{\acute{o}pt}$). Las temperaturas cr\iticas m\aximas y m\aximas fueron utilizadas como l\imites t\erminos para cerrar las curvas.

Para carrera larga, se observ3 que la $T_{\acute{o}pt}$ tanto como para los individuos no aclimatados (ambos grupos) como en los aclimatados al calor se ubic3 en el rango de 36-37 $^{\circ}C$ (Fig. 32 a y b) y no se observaron diferencias en la velocidad m\axima (grupo no aclimatados adultos: t-test: $t_{51} = 0,33$; $p = 0,74$; Fig. 32a; Tabla 17; grupo de no aclimatados juveniles: t-test: $t_{48} = -1,99$; $p = 0,05$; Fig. 32b; Tabla 18). Sin embargo, luego de la aclimataci3n al fr\edo la $T_{\acute{o}pt}$ disminuy3 del rango 36-37 $^{\circ}C$ de los no aclimatados al rango de 31-35 $^{\circ}C$, esto se observ3 al comparar con ambos grupos de no aclimatados. Asimismo, no se observaron diferencias en $V_{m\acute{a}x}$ entre aclimatados y no aclimatados adultos (Mann-Whitney: $U = 219,00$; $p = 0,05$; Fig. 32 a; Tabla 17), y no aclimatados juveniles (Mann-Whitney: $U = 305,00$; $p = 0,71$; Fig. 32b; Tabla 18). El rango de temperaturas donde alcanza el 80 % (o m\as) aument3 luego de ser aclimatado al calor y al fr\edo (Tabla 17 y 18).



32,82
33,49



32,09
▼ 32,55

Figura 32. A. Curva de desempeño relativo (% $V_{m\acute{a}x}$) en funci3n a los rangos de temperatura corporal ($^{\circ}C$) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37 $^{\circ}C$) para *L. chacoensis* en carrera larga (CL) comparando el grupo no aclimatados adultos con los aclimatados al calor y al fr3o y B. Curva de desempeño relativo comparando el grupo de no aclimatados juveniles con los aclimatados al calor y al fr3o. La l3nea negra corresponde a los individuos no aclimatados, la l3nea roja a los individuos aclimatados al calor y la l3nea azul a los individuos aclimatados al fr3o. Las l3neas verticales indican el rango intercuartil de T_{pref} , el tri3ngulo negro la temperatura corporal (T_c) y el tri3ngulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) para los individuos no aclimatados. La flecha negra superior indica la temperatura a la cual alcanza la velocidad m3xima ($T_{\acute{o}pt}$). Las temperaturas cr3ticas m3nimas y m3ximas fueron utilizadas como l3mites t3rmicos para cerrar las curvas.

Al evaluar la resistencia, se obtuvo que los individuos luego de ser aclimatados al calor y al fr3o su temperatura 3ptima cambi3 de 15 $^{\circ}C$ para los no aclimatados de temporada c3lida a 29 $^{\circ}C$ (para los aclimatados al calor y al fr3o; Fig. 33a); sin embargo la $V_{m\acute{a}x}$ a la que alcanzaron su $T_{\acute{o}pt}$ no vari3 (ANCOVA $_{acim.calor}$, $F_{2,55} = 28,91$; $p = 0,78$; ANCOVA $_{acim.fr3o}$, $F_{2,56} = 12,05$; $p = 0,74$; Tabla 17). El B_{80} de los lagartos luego de ser aclimatados aument3 (B_{80} $_{Aclim.calor} = 16,10$; B_{80} $_{Aclim.fr3o} = 12,50^{\circ}C$; Tabla 17). Por otro lado, al comparar la

temperatura óptima del grupo no aclimatados de temporada fría con los aclimatados al calor y al frío, cambió de 36 a 29° C, además se observó que la resistencia máxima a la que alcanzan su $T_{\text{ópt}}$ es mayor en los aclimatados al calor (ANCOVA, $F_{2,50} = 27,53$; $p < 0,001$; Tabla 18) y en los aclimatados al frío (ANCOVA, $F_{2,50} = 5,76$; $p = 0,02$; Tabla 18) con respecto a los no aclimatados de esta temporada. En comparación con el grupo de los no aclimatados de temporada fría con los individuos aclimatados, se observó que la amplitud de desempeño luego del periodo en cautiverio por 20 días disminuyó (Tabla 18).

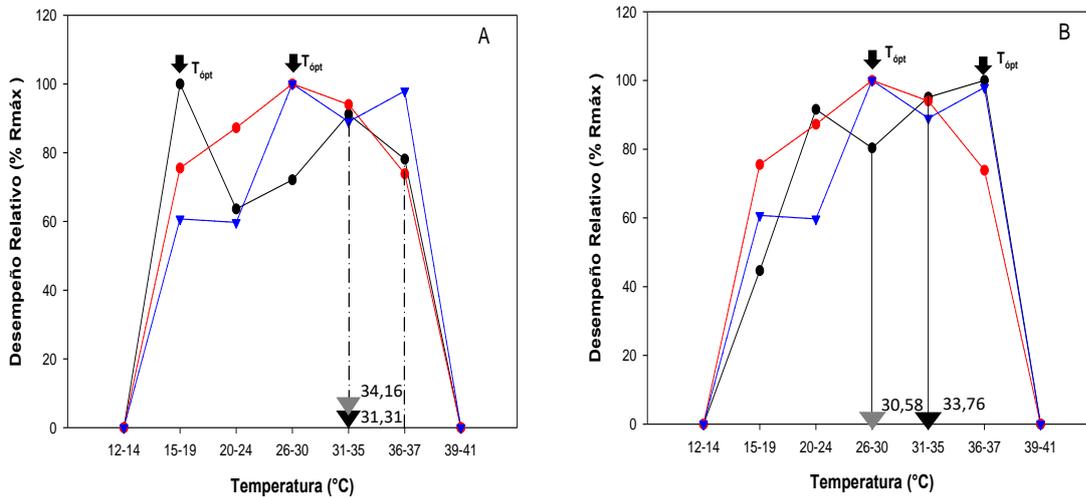


Figura 33. A. Curva de desempeño relativo (% $R_{\text{máx}}$) en función a los rangos de temperatura corporal ($^{\circ}\text{C}$) (15-19, 20-24, 26-30, 31-35 y 36-37° C) para *L. chacoensis* en resistencia (R) comparando el grupo no aclimatados de temporada cálida con los aclimatados al calor y al frío y **B.** Curva de desempeño relativo comparando el grupo de no aclimatados de temporada fría con los aclimatados al calor y al frío. La línea negra corresponde a los individuos no aclimatados, la línea roja a los individuos aclimatados al calor y la línea azul los individuos aclimatados al frío. Las líneas verticales indican el rango intercuartil de T_{pref} , el triángulo negro la temperatura corporal (T_c) y el triángulo gris la temperatura preferida (T_{pref}) para los individuos no aclimatados. La flecha negra superior indica la temperatura a la cual alcanza la resistencia máxima ($T_{\text{ópt}}$). Las flechas grises inferiores indican los valores de T_{pref} para los individuos no aclimatados: 34,16 y 31,31 en A; 30,58 y 33,76 en B.

temperaturas críticas mínimas y máximas fueron utilizadas como límites térmicos para cerrar las curvas.

Tabla 17. Temperatura óptima media ($T_{\text{ópt}}$), Velocidad máxima media ($V_{\text{máx}}$) o resistencia máxima media ($R_{\text{máx}}$), amplitud de desempeño (B_{80}), N indica el tamaño de la muestra para carreras cortas (CC), carrera larga (CL) y resistencia (R) en lagartos no aclimatados (grupo de temporada cálida), aclimatados al calor y al frío. La barra indica la presencia de dos B_{80} en la misma curva. *Nota: en el grupo no aclimatados, CC y R corresponden a la temporada cálida y los datos para CL corresponden al estadio adulto.

Grupo	Desempeño	$T_{\text{ópt}}$	$V_{\text{máx}}$ (m.s ⁻¹) o $R_{\text{máx}}$ (s)	B_{80}	N
*No aclimatados	CC	36	0,99	6,72 (30,50-37,22)	33
	CL	36,3	1,15	7,00 (30,30-37,30)	28
	R	15	116,13	4,70 (14,80-19,50) / 5,40 (30,40-35,80)	31
Aclimatación al calor	CC	37	1,23	1,60 (35,50-37,10)	26
	CL	34	1,11	8,50 (27,00-35,50)	25
	R	29	141,02	16,10 (19,50-35,60)	24
Aclimatación al frío	CC	33	1,09	5,20 (30,50-35,70)	26
	CL	33	0,86	9,80 (25,70-35,5)	26
	R	29	90,79	12,50 (25,00-37,50)	25

Tabla 18. Temperatura óptima media ($T_{\text{ópt}}$), Velocidad máxima media o resistencia media, amplitud de desempeño (B_{80}), N indica el tamaño de la muestra para carreras cortas (CC), carrera larga (CL) y resistencia (R) en lagartos no aclimatados (grupo temporada fría), aclimatados al calor y al frío. La barra indica la presencia de dos B_{80} en la misma curva. *Nota: en el grupo no aclimatados, CC y R corresponden a la temporada fría y los datos para CL corresponden al estadio juveniles.

Grupo	Desempeño	T _{ópt}	V _{máx} (m.s ⁻¹) o R _{máx} (s)	B ₈₀	N
*No aclimatados	CC	36,00	1,33	4,40 (26,00-30,40) / 2,00 (35,20-37,20)	25
	CL	36,30	0,89	5,00 (25,50-30,50) / 2,10 (35,20-37,30)	25
	R	36,00	106,90	17,50 (19,80-37,30)	25
Aclimatación al calor	CC	37,00	1,30	2,30 (35,10-37,40)	25
	CL	33,00	1,11	11,00 (25,80-36,80)	25
	R	29,00	196,22	16,30 (19,50-35,80)	24
Aclimatación al frío	CC	33,00	1,31	5,30 (30,50-35,80)	26
	CL	33,00	0,83	10,00 (25,50-35,50)	26
	R	29,00	140,89	12,70 (25,00-37,70)	25

Efecto de la aclimatación en los parámetros térmicos fisiológicos

La T_{pref} y el rango intercuartil de T_{pref} fue mayor cuando los lagartos fueron expuestos al calor y al frío (Tabla 19 y 20).

Al comparar los individuos no aclimatados de temporada cálida con los aclimatados al calor y al frío la TV_{mín} varió de 20,65° C a 17,90° C luego de la aclimatación al calor y a 18,79° C luego de la aclimatación al frío (Tabla 19). Para los no aclimatados de temporada fría la TV_{mín} varió de 15,93° C a 17,90° C y 18,79° C (Tabla 20). La TC_{mín} sólo se modificó al comparar los no aclimatados de la temporada fría en comparación con los aclimatados al calor, varió de 11,60° C a 15,69° C (Tabla 20). El MSFF sólo varió en los no aclimatados de temporada cálida en comparación con aclimatados al calor y frío (Tabla 19).

La $TV_{m\acute{a}x}$ varió de $33,70^{\circ} C$ en el grupo de los no aclimatados de temporada cálida a $32,35^{\circ} C$ para los aclimatados al calor y $31,80^{\circ} C$ para los aclimatados al frío (Tabla 19). Para los no aclimatados de temporada fría se observó el mismo patrón de variación (Tabla 20). La $TC_{m\acute{a}x}$ sólo se modificó al comparar el grupo de los no aclimatados de temporada cálida con los aclimatados al calor (Tabla 19). No se observó variación luego de la aclimatación al frío ni en el grupo de los no aclimatados de temporada fría (Tabla 19 y 20). El MSFC disminuyó luego de la aclimatación al calor cuando se comparó con el grupo de aclimatados de temporada cálida y aumentó luego de la aclimatación al frío en comparación con los no aclimatados de temporada fría.

En comparación con el grupo de los no aclimatados de temporada cálida la T_{ter} disminuyó luego de la aclimatación al calor y no se modificó luego de la aclimatación al frío. Con respecto al grupo de no aclimatados de temporada fría la T_{ter} disminuyó (Tabla 20).

Tabla 19. Parámetros térmicos fisiológicos de los individuos aclimatados al calor y al frío en comparación con los individuos no aclimatados de la temporada cálida registrados durante el presente estudio. N indica el tamaño de la muestra, el valor p entre paréntesis y el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Parámetros térmicos fisiológicos	Clase	Media o Mediana	N	Prueba t o Mann-Whitney
T_{pref}	No Acli. Temporada cálida	34,18	37	U= 230,00; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	37,35	28	
	No Acli. Temporada cálida	34,18	37	U= 282,00; P (0,008) *
	Aclimatados al frío	37,00	26	
Cuartil inferior (T_{pref})	No Acli. Temporada cálida	32,77	37	U= 192,00; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	36,80	28	
	No Acli. Temporada cálida	32,77	37	U= 271,00 P (0,005) *

	Aclimatados al frío	36,30	26	
Cuartil superior (T_{pref})	No Acli. Temporada cálida	36,92	37	U= 234,50; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	38,27	28	
	No Acli. Temporada cálida	36,92	37	U= 260,00; P (0,003) *
	Aclimatados al frío	38,50	26	
$TV_{mín}$	No Acli. Temporada cálida	20,65	37	U= 274,50; P (0,02) *
	Aclimatados al calor	17,90	28	
	No Acli. Temporada cálida	20,65	37	$t_{50}= 2,70$; P (0,009) *
	Aclimatados al frío	18,79	26	
$TC_{mín}$	No Acli. Temporada cálida	13,10	37	U= 463,50; P (0,71)
	Aclimatados al calor	14,20	28	
	No Acli. Temporada cálida	13,10	37	$t_{58}= 0,04$; P (0,97)
	Aclimatados al frío	13,14	26	
MSFF	No Acli. Temporada cálida	8,10	37	U= 166,50; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	2,70	28	
	No Acli. Temporada cálida	8,10	37	$t_{51}= 3,95$; P (<0,001) *
	Aclimatados al frío	4,97	26	
$TV_{máx}$	No Acli. Temporada cálida	33,70	37	U= 196,00; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	32,35	28	
	No Acli. Temporada cálida	33,70	37	U= 214,00; P (0,02) *
	Aclimatados al frío	31,80	26	
$TC_{máx}$	No Acli. Temporada cálida	38,95	37	U= 65,00; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	34,25	28	
	No Acli. Temporada cálida	38,95	37	$t_{55}= 1,64$; P (0,10)
	Aclimatados al frío	37,50	26	
MSFC	No Acli. Temporada cálida	4,10	37	U= 88,00; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	1,80	28	
	No Acli. Temporada cálida	4,10	37	U= 310,50; P (0,67)
	Aclimatados al frío	5,40	26	
$T_{tér}$	No Acli. Temporada cálida	25,46	37	$t_{54}= 4,68$; P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	19,92	28	
	No Acli. Temporada cálida	25,46	37	U= 317,50; P(0,15)
	Aclimatados al frío	24,45	26	

Tabla 20. Parámetros térmicos fisiológicos de los individuos aclimatados al calor y al frío en comparación con los individuos no aclimatados de la temporada fría registrados durante el presente estudio, el asterisco indica significancia estadística con un nivel de confianza del 95 %.

Parámetros térmicos fisiológicos	Clase	Media o Mediana	N	Prueba t o Mann-Whitney
T_{pref}	No Acli. Temporada fría	32,47	30	U= 35,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al calor	37,42	28	
	No Acli. Temporada fría	32,47	30	U= 79,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al frío	37,00	26	
Cuartil inferior (T_{pref})	No Acli. Temporada fría	29,86	30	U= 28,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al calor	36,80	28	
	No Acli. Temporada fría	29,86	30	U= 85,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al frío	36,30	26	
Cuartil superior (T_{pref})	No Acli. Temporada fría	35,86	30	U= 87,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al calor	38,27	28	
	No Acli. Temporada fría	35,86	30	U= 108,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al frío	38,50	26	
$TV_{mín}$	No Acli. Temporada fría	15,93	30	$t_{32} = -4,73$ P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	21,30	28	
	No Acli. Temporada fría	15,93	30	$t_{38} = -2,67$ P (0,01) *
	Aclimatados al frío	18,79	26	
$TC_{mín}$	No Acli. Temporada fría	11,60	30	$t_{43} = -5,58$ P (<0,001) *
	Aclimatados al calor	15,69	28	
	No Acli. Temporada fría	11,60	30	$t_{47} = -1,93$ P (0,06)
	Aclimatados al frío	13,14	26	
MSFF	No Acli. Temporada fría	4,44	30	$t_{32} = -1,83$ P (0,07)
	Aclimatados al calor	6,30	28	
	No Acli. Temporada fría	4,44	30	$t_{38} = -0,61$ P (0,54)
	Aclimatados al frío	4,97	26	
$TV_{máx}$	No Acli. Temporada fría	35,67	30	U= 99,00 P(0,001) *
	Aclimatados al calor	33,20	28	
	No Acli. Temporada fría	35,67	30	$t_{44} = 3,20$ P (0,002) *
	Aclimatados al frío	31,80	26	
$TC_{máx}$	No Acli. Temporada fría	37,99	30	U= 90,50 P(<0,001) *
	Aclimatados al calor	35,05	28	

	No Acli. Temporada fría	37,99	30	
	Aclimatados al frío	37,50	26	$t_{45} = 0,98$ P (0,33)
MSFC	No Acli. Temporada fría	1,96	30	U=215,00 P(0,40)
	Aclimatados al calor	1,80	28	
	No Acli. Temporada fría	1,96	30	U=163,50 P(0,02) *
	Aclimatados al frío	5,40	26	
T_{tér}	No Acli. Temporada fría	26,49	30	U= 59,00 P(<0,001) *
	Aclimatados al calor	20,45	28	
	No Acli. Temporada fría	26,49	30	U= 180,50 P(0,02) *
	Aclimatados al frío	24,45	26	

Discusión

Todos los organismos poseen alguna capacidad para modificar el comportamiento, la fisiología o morfología frente a las temperaturas ambientales (Angilletta, 2009). Por lo tanto, si el cambio ambiental es de larga duración en relación con el tiempo de generación de las especies, los lagartos podrían atenuar la variación en la temperatura ambiente a través de una combinación de la evolución adaptativa, plasticidad fisiológica y / o conductual (Niewiarowski, 2001).

Los resultados muestran que luego de la aclimatación la amplitud de desempeño para carrera larga y para la resistencia (sólo en comparación entre el grupo de no aclimatados de temporada cálida y aclimatados) aumenta, lo que reflejaría un beneficio de la aclimatación térmica en estas componentes. Es decir que esta respuesta le confiere un desempeño fisiológico ventajoso o promueve la adecuación biológica en el individuo en ese ambiente particular en comparación con los no aclimatados (Leroi *et al.*, 1994; Wilson y Franklin, 2002, Sun *et al.*, 2014). La importancia de este aumento podría reflejar el rango de temperaturas en el que los lagartos son capaces de estar activos a temperaturas corporales óptimas, las que podría alcanzar en el campo, ya que difícilmente debido a presiones selectivas intra o interespecíficas como depredación, competencia alcancen la $T_{\text{ópt}}$. Por otra parte, este beneficio no se observa en carrera corta, es decir que los organismos luego de ser aclimatados al calor y al frío no se observaron temperaturas donde se alcanzara el 80 % de la velocidad máxima, a excepción del óptimo térmico ($T_{\text{ópt}}$) (Fig. 31). A su vez, se ha reportado que la aclimatación mejora el desempeño en una o más temperaturas extremas sin desplazar el óptimo térmico (Angilletta, 2009). En *L. chacoensis* luego de la aclimatación el óptimo térmico se desplazó, observándose una tendencia a mantenerse en la misma temperatura luego de la aclimatación al calor o a disminuir entre 2-3° C luego de la aclimatación al frío, con respecto a los no aclimatados (Tabla 17 y 18). A excepción del óptimo térmico para la resistencia, del grupo no aclimatados de temporada cálida; que en comparación con los aclimatados (al calor y frío), se observa un aumento en $T_{\text{ópt}}$. Esto podría atribuirse a que *L. chacoensis* en la temporada cálida (no aclimatados) alcanzó una resistencia máxima a una temperatura baja ($T_{\text{ópt}} = 15^{\circ} \text{C}$).

Luego de la aclimatación el desempeño en carrera corta y larga aumentó en el rango de temperaturas de 15° C a 26° C, es importante destacar que las temperaturas a las cuales se observa un aumento en el desempeño locomotor

se ubican por debajo del rango intercuartil de T_{pref} de los lagartos no aclimatados (Fig. 31 y 32). Este beneficio podría significar en la especie en estudio optimizar la velocidad de carrera ya sea para evadir predadores, búsqueda de alimento y de esta forma podría amortiguar los efectos del cambio climático, aumentando las posibilidades de supervivencia. Por el contrario, en *L. sarmiento* la aclimatación a altas temperaturas disminuyó el desempeño para carrera larga y corta, sugiriendo efectos potencialmente negativos para poblaciones si aumenta la temperatura ambiental (Fernández e Ibarzüengoytía, 2012). Para la resistencia se observó un beneficio total luego de la aclimatación al calor, observándose un aumento de la resistencia en todos los rangos de temperatura de ensayo (Fig. 33) y luego de la aclimatación al frío el aumento sólo se observó en algunos ensayos de temperatura (Fig. 33).

Por otra parte, luego de la aclimatación los parámetros térmicos fisiológicos; temperaturas voluntarias, temperaturas preferidas y el rango intercuartil de T_{pref} se modificaron. Con respecto a la temperatura preferida se observó un aumento independientemente de la temperatura de aclimatación, es decir aumentó luego de la aclimatación al calor y al frío (Tabla 19 y 20). Estudios previos de aclimatación térmica han encontrado que la temperatura preferida aumenta con la temperatura de aclimatación (Kauffmann y Bennett, 1989; Patterson, 1991; Tocher, 1992; Yang *et al.*, 2008; Clusella-Trullas y Chown, 2014) o no se modifica (Kubisch *et al.*, 2016). Estos estudios coinciden con lo mencionado por Clusella-Trullas y Chown (2014), en donde ellos informan que los estudios sobre el efecto de la aclimatación térmica en la temperatura preferida son escasos y han brindado una variedad de resultados; ellos argumentan que éstas múltiples respuestas luego de la aclimatación podrían deberse a que diversos factores, como las diferencias metodológicas como la duración del ensayo de aclimatación, el fotoperiodo (Licht, 1968, Ballinger *et al.*, 1969), la temporada en la que se captura los individuos que se van a someter a la aclimatación, entre

otros. En particular, la flexibilidad encontrada en las temperaturas voluntarias luego de la aclimatación indicaría un pequeño aumento del rango de actividad, es decir que el rango de temperatura corporal sobre el cual los reptiles desarrollan sus actividades normales aumenta luego de la aclimatación, lo que implicaría un aumento en las oportunidades para reproducirse, capturar presas, etc. No obstante, esto sólo se observó en comparación con el grupo de no aclimatados de temporada cálida.

Asimismo, Huey *et al.* (2012) mencionan que la temperatura de aclimatación puede modificar la tolerancia térmica; como es el caso de *L. sarmientoi* que presenta una amplia tolerancia térmica luego del periodo de aclimatación (Fernández e Ibarzüengoytía, 2012). A diferencia de lo encontrado en este estudio, en donde se observa que el rango de tolerancia térmica disminuye luego de los ensayos de aclimatación, esta respuesta podría reflejar una menor tolerancia a los cambios climáticos y por lo tanto situar a *L. chacoensis* como más vulnerable al cambio climático global (Thuiller *et al.*, 2005; Kotiaho *et al.*, 2005; Boulangeat *et al.*, 2012; Bonino *et al.*, 2015). Con respecto a la temperatura crítica máxima luego de la aclimatación al calor *L. chacoensis* fue menos tolerante al calor, es decir disminuye entre 5° C en comparación con los no aclimatados de temporada cálida y 3° C en comparación con los no aclimatados de temporada fría estos resultados están en desacuerdo con lo informado por Kaufmann y Bennett (1989) para los individuos de *Xantusia vigilis* aclimatados a 30° C, los cuales aumentaron su temperatura crítica máxima. Según lo informado por el IPCC, el incremento previsto de la temperatura ambiental para el centro oeste de Argentina es de 3 y 3,5° C, para finales del siglo XXI (2081-2100) (IPCC, 2014; Barros *et al.*, 2014), lo cual implica una mayor vulnerabilidad al cambio climático global para la especie en estudio y la aclimatación no estaría brindándole un beneficio para amortiguar un aumento de la temperatura ambiental. El margen de seguridad al frío y al calor luego de la

aclimatación al calor disminuye, a un aumento de la temperatura ambiental esto estaría indicando que *L. chacoensis* flexibiliza este parámetro frente a un aumento constante de la temperatura, pero a la vez tiene una menor capacidad para detectar y evitar temperaturas potencialmente letales.

En este estudio se evidencia una variación en el estadio para el desempeño locomotor. Los adultos luego de una disminución de la temperatura ambiental (aclimatación al frío) aumentaron el desempeño en carrera larga (sólo para un ensayo de T_{corp}), sin embargo, en resistencia, el desempeño fue mayor para todos los ensayos de T_{corp} (Tabla 16). Esto podría conferir a los adultos, una mayor tasa de supervivencia y al mismo tiempo aumentar las oportunidades para búsqueda de pareja o alimento. Por el contrario, en juveniles y adultos se observó que alcanzaron la misma la velocidad en carrera corta, lo que indicaría que ambos estadios tienen las mismas oportunidades para hacer frente a los depredadores aumentando sus posibilidades de supervivencia. Siendo la avifauna, la principal causa de depredación en su ambiente natural observada a campo. Asimismo, es importante destacar que los efectos potenciales de la ontogenia han sido poco explorados (Clusella-Trullas y Chown, 2014) a pesar del efecto que podría tener a largo plazo en la estructura y dinámica de la población. Finalmente, se observaron variaciones en el desempeño locomotor principalmente en la resistencia, en las temperaturas voluntarias y críticas máximas. Estos resultados sugieren que *Liolaemus chacoensis* puede también utilizar la aclimatación como una estrategia adaptativa para responder a la variación térmica ambiental. Lo obtenido en este trabajo coincide con lo mencionado por Angilletta (2009) y Gunderson *et al.* (2017) cumpliéndose parcialmente la hipótesis de aclimatación beneficiosa, porque no todos los aspectos abordados en este estudio mostraron un aumento o mejora.

CONCLUSIONES

Liolaemus chacoensis logra mantener una temperatura corporal alta a lo largo de las temporadas (cálida y fría) y constante durante el tiempo de actividad diaria, a pesar de las variaciones ambientales de la región donde habita. Al analizar los diferentes segmentos poblacionales se observó una marcada heterogeneidad temporal en la biología térmica. El índice de eficiencia termorregulatoria indica que *L. chacoensis* se comportaría como un termorregulador moderado, excepto en la estación fría, donde se observa que tienden a una termorregulación nula. La selección activa de los micrositios por donde habita parece ser un mecanismo importante y responsable del mantenimiento de la temperatura corporal constante, sin necesidad de invertir tiempo y energía en la termorregulación ya que los micrositios disponibles en su ambiente natural (principalmente los que proporcionan sombra; como bajo árbol, bajo arbusto y bajo roca) ofrecen una alta calidad térmica ya que sus valores medios son cercanos a los que los lagartos seleccionan en laboratorio.

El análisis termofisiológico realizado en *Liolaemus chacoensis* y las variaciones observadas en el desempeño locomotor principalmente en la resistencia y en los parámetros de hipotermia (voluntaria y crítica mínima) muestran una marcada heterogeneidad estacional, lo que indicaría ajustes a las condiciones térmicas ambientales que sugieren la idea de importantes acoples de la fisiología térmica al ambiente. Sin embargo, para conocer si esta posible respuesta a la variación térmica estacional le brinda ventajas selectivas por aclimatización requiere de más estudios a futuro realizados en campo.

Hay que considerar que la aparente plasticidad por aclimatación térmica concuerda con la hipótesis de aclimatación beneficiosa propuesta en este estudio. Lo que indicaría que la población de *Liolaemus chacoensis* en el sector austral del distrito del Chaco Serrano, tendría una mayor supervivencia frente a un cambio térmico. El beneficio de la hipótesis de aclimatación se observó sólo en algunos aspectos abordados en este estudio. Cabe destacar que la resistencia máxima aumentó luego de la aclimatación al calor y al frío y el rango de actividad delimitado por las temperaturas voluntarias aumentó luego de la aclimatación, no obstante, la amplitud del desempeño en la velocidad de carrera corta y la menor tolerancia al calor luego de la aclimatación al calor no reflejan un aumento indicando que la hipótesis de aclimatación beneficiosa se cumple parcialmente.

La información obtenida en este estudio permite ampliar y profundizar nuevos interrogantes ecológicos que probablemente serán el puntapié inicial en el diseño de estudios a futuro. Asimismo, el conocimiento de la termofisiología de *Liolaemus chacoensis* brinda información que permitirá abordar estudios ecológicos integradores e incluso aportar información útil para su conservación y manejo. Es importante resaltar que en la actualidad el área de estudio abordada en este trabajo se encuentra afectada por la degradación debido al avance agrícola. Se destaca que la modificación del hábitat con fines económicos puede generar consecuencias negativas no sólo alterando las características estructurales del hábitat sino también las propiedades térmicas de estos ambientes. Con este estudio se resalta que para *L. chacoensis* la selección activa de los micrositios por donde habita parece ser un mecanismo importante y responsable del mantenimiento de la temperatura corporal constante. Por lo tanto, estos cambios estructurales y térmicos pueden afectar potencialmente a los lagartos que viven en estos hábitats llevando a la extinción

local. Lo que dá el puntapié a investigaciones que relacionen la termofisiología y el desempeño locomotor con la degradación, la modificación del hábitat, la pérdida de la vegetación y consecuentemente la modificación de su ambiente térmico.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ❖ Abdala, C. S. 2003. Cuatro nuevas especies del género *Liolaemus* (*Iguania: Liolaemidae*), pertenecientes al grupo *boulengeri*, de la Patagonia, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 17.
- ❖ Abdala, C. S., Acosta, J. C., Acosta, J. L., Álvarez, B. B., Arias, F., Avila, L. J., Blanco, M. G., Boretto, J. M., Brancatelli, G., Breitman, M. F., Cabrera, M. R., Cairo, S., Corbalán, V., Hernando, A., Iburgüengoytía, N. R., Kacoliris, F., Laspiur, A., Montero, R., Morando, M., Pelegrin, N., Fulvio Pérez, C. H., Quinteros, A. S., Semhan, R. V., Tedesco, M. E., Vega, L. & Zalba, S. M. 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 26, 215-248.
- ❖ Abdala, C. S. & Quinteros, A. S. 2014. Los últimos 30 años de estudios de la familia de lagartijas más diversa de Argentina: Actualización taxonómica y sistemática de *Liolaemidae*. *Cuadernos de Herpetología*, 28 (2), 55-82.
- ❖ Acosta, J. C., Buff, R., Gómez, P. & Marinero, J. 2004. *Liolaemus sanjuanensis* (NCN). Body temperature. Natural History Notes. *Herpetological Review*, 35 (2), 171.
- ❖ Acosta, J. C., Villavicencio, H. J. & Marinero, J. A. 2006. *Liolaemus cf. elongatus* (NCN). Body Temperature. *Herpetological Review*, 37 (4), 466-467.
- ❖ Adolph, S. C. & Porter, W. P. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142, 273-295.

- ❖ Aguilar-Kirigin, A. J. & Ocampo, M. 2011. Ampliación de la distribución de *Liolaemus chacoensis* (Shreve, 1948) (*Iguania: Liolaemidae*) en el chaco boliviano. *Kemppfiana*, 7 (2), 39-40.
- ❖ Albuquerque, R. L., Bonine, K. E & Garland, T. Jr. 2015. Speed and Endurance Do Not Trade Off in *Phrynosomatid* Lizards. *Physiological and Biochemical Zoology*, 88 (6), 634-647.
- ❖ Angilletta, M. J., Hill, T., Robson, M. A. 2002a. Is physiological performance optimized by thermoregulatory behavior?: a case study of the eastern fence lizard *Sceloporus undulates*. *Journal of Thermal Biology*, 27, 199-204.
- ❖ Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H. & Navas, C. A. 2002b. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249-268.
- ❖ Angilletta, M. J. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology*, 31, 541-545.
- ❖ Angilletta, M. J., Bennett, A. F., Guderley, H., Navas, C. A., Seebacher, F., & Wilson, R. S. 2006. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79 (2), 282-294.
- ❖ Angilletta, M. J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, 304 pp.
- ❖ Arana, M. D., Martinez, G. A., Oggero, A. J., Natale, E. S. & Morrone, J. J. 2017. Map and shapefile of the biogeographic provinces of Argentina. *Zootaxa*, 4341 (3), 420-422.
- ❖ Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23 (2), 347-361.
- ❖ Artacho, P., Saravia, J., Perret, S., Bartheld, J. L. & Le Galliard, J. F. 2017. Geographic variation and acclimation effects on thermoregulation behavior in the widespread lizard *Liolaemus pictus*. *Journal of Thermal Biology*, 63, 78-87.
- ❖ Aun, L. & Martori, R. 1994. Biología de una población de *Homonota horrida*. *Cuadernos de Herpetología*, 8, 90-96.
- ❖ Avila, L. J., Acosta, J. C. & Murúa, F. 1998. Herpetofauna de la provincia de San Juan, Argentina: lista comentada y distribución geográfica. *Cuadernos de Herpetología*, 12.

- ❖ Avila, L. J., Martínez, L. E. & Morando, M. 2013. Checklist of lizards and amphisbaenians of Argentina: an update.
- ❖ Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoology*, 32, 194-216.
- ❖ Ballinger, R. E., Hawker, J. & Sexton, O. J. 1969. The effect of photoperiod acclimation on the thermoregulation of the lizard, *Sceloporus undulatus*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 171 (1), 43-47.
- ❖ Bartholomew, G. A. 1958. The role of physiology in the distribution of terrestrial vertebrates. *Zoogeography*, 51, 81-95.
- ❖ Barros, V. R., Boninsegna, J. A., Camilloni, I. A., Chidiak, M., Magrín, G. O. & Rusticucci, M. 2014. Climate change in Argentina: trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 6 (2), 151-169.
- ❖ Bauwens, D., Garland, T., Castilla, A. M. & Van Damme, R. 1995. Evolution of sprint speed in lacertid lizards: morphological, physiological, and behavioral covariation. *Evolution*, 49 (5), 848-863.
- ❖ Bauwens, D. 1999. Life-history variation in lacertid lizards. *Natura Croatica*, 8 (3), 239-252.
- ❖ Beal, M. S., Lattanzio, M. S. & Miles, D. B. 2014. Differences in the thermal physiology of adult Yarrow's spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*) in relation to sex and body size. *Ecology and evolution*, 4 (22), 4220-4229.
- ❖ Belliure, J., Carrascal, L. M. & Diaz, J. A. 1996. Covariation of thermal biology and foraging mode in two Mediterranean lacertid lizards. *Ecology*, 77 (4), 1163-1173.
- ❖ Bennett, A. F. 1978. Activity metabolism of the lower vertebrates. *Annual Review of Physiology*, 40 (1), 447-469.
- ❖ Bennett, A. F. 1980. The thermal-dependence of lizard behavior. *Animal Behaviour*, 28, 752-762.
- ❖ Bennett, A. F. & John-Alder, H. 1986. Thermal relations of some Australian Skinks (*Sauria: Scincidae*). *Copeia*, 57-64.

- ❖ Bennett, A. F. 1990. Thermal dependence of locomotor capacity. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259 (2), R253-R258.
- ❖ Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3, 195-211.
- ❖ Bonino, M. F., Moreno Azócar, D. L., Tulli, M. J., Abdala, C. S., Perotti, M. G. & Cruz, F. B. 2011. Running in cold weather: morphology, thermal biology, and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: *Liolaemini: Iguania*). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 315 (8), 495-503.
- ❖ Bonino, M. F., Moreno Azócar, D. L., Schulte II, J. A., Abdala, C. S. & Cruz, F. B. 2015. Thermal sensitivity of cold climate lizards and the importance of distributional ranges. *Zoology*, 118 (4), 281-290.
- ❖ Boulangeat, I., Lavergne, S., Van Es, J., Garraud, L. & Thuiller, W. 2012. Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *Journal of Biogeography*, 39 (1), 204-214.
- ❖ Bozinovic, F., Calosi, P. & Spicer, J. I. 2011. Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 155-179.
- ❖ Bozinovic, F., Bastías, D. A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S. A. & Angilletta Jr, M. J. 2011. The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84 (6), 543-552.
- ❖ Bozinovic, F., Catalan, T. P., Estay, S. A. & Sabat, P. 2013. Acclimation to daily thermal variability drives the metabolic performance curve. *Evolutionary Ecology Research*, 15 (5), 579-587.
- ❖ Bozinovic, F., Orellana, M. J., Martel, S. I. & Bogdanovich, J. M. 2014. Testing the heat-invariant and cold-variability tolerance hypotheses across geographic gradients. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 178, 46-50.
- ❖ Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115-155.

- ❖ Cabezas-Cartes, F., Kubisch, E. L. & Ibagüengoytía, N. R. 2014. Consequences of volcanic ash deposition on the locomotor performance of the *Phymaturus spectabilis* lizard from Patagonia, Argentina. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321 (3), 164-172.
- ❖ Cabrera, M. P., Scrocchi, G. J. & Cruz, F. B. 2013. Sexual size dimorphism and allometry in *Liolaemus* of the *L. laurenti* group (*Sauria: Liolaemidae*): Morphologic lability in a clade of lizards with different reproductive modes. *Zoologischer Anzeiger*, 252, 99-106.
- ❖ Cánovas, M. G., Villavicencio, H. J., Acosta, J. C. & Marinero, J. A. 2006. Dimorfismo sexual y morfometría de una población de *Liolaemus olongasta* (*Iguania: Liolaeminae*) en la Laja, Albardón, San Juan, República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 19, 57-61.
- ❖ Carothers, J. H., Fox, S. F., Marquet, P. A. & Jaksíc, F. M. 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70, 297-309.
- ❖ Carothers, J. H., Marquet, P. A. & Jaksíc, F. M. 1998. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71, 39-50.
- ❖ Castillo, G. N., Villavicencio, H. J., Acosta, J. C. & Marinero, J. 2015. Temperatura corporal de campo y actividad temporal de las lagartijas *Liolaemus vallecurensis* y *Liolaemus ruibali* en clima riguroso de los Andes Centrales de Argentina. *Multequina*, 24 (1), 19-31.
- ❖ Catenazzi, A., Carrillo, J. & Donnelly, M. A. 2005. Seasonal and geographic eurythermy in a coastal Peruvian lizard. *Copeia*, 2005 (4), 713-723.
- ❖ Cei, J. M. 1980. On the conspecificity of the Iguanid lizards *Liolaemus chacoensis* and *Liolaemus emmae*. *Copeia*, 1980 (4), 936-937.
- ❖ Cei, J. M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali. Monografía XIV.
- ❖ Chamaillé-Jammes, M. M., Aragón, P. & Clobert, J. 2006. Global warming and positive fitness response in mountain populations of common lizards *Lacerta vivipara*. *Global Change Biology*, 12, 392-402.

- ❖ Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2008. Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275 (1642), 1469-1478.
- ❖ Chown, S. L., Gaston, K., Van Kleunen, M. & Clusella-Trullas, S. 2010. Population responses within a landscape matrix: a macrophysiological approach to understanding climate change impacts. *Evolutionary Ecology*, 24, 601-616.
- ❖ Christian, K. A. & Weavers, B. W. 1996. Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs*, 139-157.
- ❖ Christian, K. A., & Bedford, G. S. 1995. Seasonal changes in thermoregulation by the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii*, in tropical Australia. *Ecology*, 76 (1), 124-132.
- ❖ Christian, K. A. 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi*) at high elevation. *Journal of Thermal Biology*, 23 (6), 395-399.
- ❖ Christian, K. A., Bedford, G., Green, B., Schultz, T. & Newgrain, K. 1998. Energetics and water flux of the marbled velvet gecko (*Oedura marmorata*) in tropical and temperate habitats. *Oecologia*, 116 (3), 336-342.
- ❖ Clusella-Trullas, S., Blackburn, T. M. & Chown, S. L. 2011. Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *The American Naturalist*, 177 (6), 738-751.
- ❖ Clusella-Trullas, S. & Chown, S. L. 2014. Lizard thermal trait variation at multiple scales: a review. *Journal of Comparative Physiology B Biochemical Systemic and Environmental Physiology*, 184, 5-21.
- ❖ Cote, J. & Clobert, J. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1608), 383-390.
- ❖ Cowles, R. B. & Bogert, C. M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83, 5.
- ❖ Crowley, S. R. 1985. Thermal sensitivity of sprint-running in the lizard *Sceloporus undulatus*: support for a conservative view of thermal physiology. *Oecología*, 66, 219-225.

- ❖ Cruz, F. B., Fitzgerald, L. A., Espinoza, R. E., Schulte, J. A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 18, 1559-1574.
- ❖ Cruz, F. B. & Pinilla, M. 1996. Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae) del Chaco occidental Salta Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 10, 33-39.
- ❖ Cruz, F. B., Silva, S. & Scrocchi, G. J. 1998. Ecology of the lizard *Tropidurus etheridgei* (Squamata: Tropiduridae) from the dry chaco of Salta Argentina. *Herpetological Natural History*, 6, 23-31.
- ❖ Cruz, F. B., Teisaire, E., Nieto, L. & Roldan, A. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the semiarid Chaco of Salta Argentina. *Journal of Herpetology*, 33, 420-429.
- ❖ Cruz, F. B. 1994a. Actividad reproductiva en *Homonota horrida* (Sauria: Gekkonidae) del Chaco Occidental en Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8,119-125.
- ❖ Cruz, F. B. 1994b. Actividad reproductiva en *Vanzosaura rubricauda* (Sauria: Teiidae) del Chaco Occidental de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 8,112-118.
- ❖ Cruz, F. B. 1996. Reproductive biology of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* in the Dry Chaco of Salta Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 17, 80-86.
- ❖ Cruz, F. B. 1997. Reproductive activity in *Tropidurus etheridgei* in the semiarid Chaco of Salta Argentina. *Journal of Herpetology*, 31,444-450.
- ❖ Cruz, F. B. 1998. Natural history of *Tropidurus spinulosus* (Squamata: Tropiduridae) from the Dry Chaco of Salta Argentina. *Herpetological Journal*, 8,107-110.
- ❖ Cruz, F. B., Fitzgerald, L. A., Espinoza, R. E. & Schulte II, J. A. 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 18 (6), 1559-1574.
- ❖ Cruz, F. B., Antenucci, D., Luna, F., Abdala, C. S. & Vega, L. E. 2011. Energetics in *Liolaemini* lizards: implications of a small body size and ecological conservatism. *Journal of Comparative Physiology B*, 181 (3), 373-382.

- ❖ Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. In: Perspectives of biophysical ecology D. Gates, M. & Schmerl, R. B. (Eds.). Springer, Berlin, Heidelberg. 443-473.
- ❖ Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. & Martin, P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 6669-6672.
- ❖ Dirección de conservación y áreas protegidas secretaria de ambiente gobierno de San Juan. 2009. Áreas Naturales Protegidas Provincia de San Juan. Primera Edición.
- ❖ Du, W. G., Yan, S. J. & Ji, X. 2000. Selected body temperature, thermal tolerance and thermal dependence of food assimilation and locomotor performance in adult blue-tailed skinks, *Eumeces elegans*. *Journal of Thermal Biology*, 25 (3), 197-202.
- ❖ Dunham, A. E. 1993. Population responses to environmental change: operative environments, physiologically structured models, and population dynamics. *Biotic Interactions and Global Change*, 95-119.
- ❖ Espinoza, R. E. & Tracy, C. R. 1997. Thermal biology, metabolism, and hibernation. *The Biology, Husbandry and Health Care of Reptiles*, 1, 149-184.
- ❖ Espinoza, R. E., Wiens, J. J. & Tracy, C. R. 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 16819-16824.
- ❖ Etheridge, R. 1993. Lizards of the *Liolaemus darwini* complex (*Squamata: Iguania: Tropiduridae*) in Northern Argentina. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali*, Torino, 11(1), 137-199.
- ❖ Fernández, J. B., Smith, J., Scolaro, A. & Ibargüengoytía, N. R. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology*, 36, 15-22.
- ❖ Fernández, J. B. & Ibargüengoytía, N. R. 2012. Does acclimation at higher temperatures affect the locomotor performance of one of the southernmost reptiles in the world? *Acta Herpetológica*, 7, 281-296.

- ❖ Fischer, B., Taborsky, B. & Dieckmann, U. 2009. Unexpected Patterns of Plastic Energy Allocation in Stochastic Environments. *The American Naturalist*, 173,108-120.
- ❖ Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museo of Natural History Miscellaneos Publication*, 52, 1-247.
- ❖ Fitzgerald, L. A., Cruz, F. B. & Perotti, M. 1993. The reproductive cycle and the size at maturity of *Tupinambis rufescens* (*Sauria: Teiidae*) in the dry chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 27, 70-78.
- ❖ Fitzgerald, L. A., Cruz, F. B. & Perotti, G. 1999. Phenology of a lizard assemblage in the dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology*, 526-535.
- ❖ Foley, P. 1997. Extinction models for local populations. In: *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Hanski, I & Gilpin, M. E. (Eds.). Academic Press, San Diego. 215-246.
- ❖ Fry, J. D. 1996. The evolution of host specialization: are trade-offs overrated? *The American Naturalist*, 148, S84-S107.
- ❖ Fuentes, E. R. & Jaksic, F. M. 1979. Activity temperature of eight *Liolaemus* (*Iguanidae*) species in central Chile. *Copeia*, 1979, 546-548.
- ❖ Garland, T. 1988. Genetic basis of activity metabolism. I. Inheritance of speed, stamina, and antipredator displays in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Evolution*, 42 (2), 335-350.
- ❖ Garland, T. 1994. Phylogenetic analyses of lizard endurance capacity in relation to body size and body temperature. In: *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*. Vitt, L. J. & Pianka, E. R. (Eds.). Princeton University Press. 237-259.
- ❖ Garland, T., JR., & Losos, J. B. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. In: *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Wainwright, P. C. & Reilly, S. M. (Eds.). University of Chicago Press, Chicago. 240-302.
- ❖ Garland, T. 1999. Laboratory endurance capacity predicts variation in field locomotor behaviour among lizard species. *Animal Behaviour*, 58, 77-83.
- ❖ Glanville, E. J. & Seebacher, F. 2006. Compensation for environmental change by complementary shifts of thermal sensitivity and

- thermoregulatory behaviour in an ectotherm. *Journal of Experimental Biology*, 209 (24), 4869-4877.
- ❖ Gómez Alés, R., Galdeado, A. P., Acosta, J. C. & Blanco, G. M. 2017. Primer registro de *Ameivula abalosi* Cabrera, 2012 (*Squamata: Teiidae*) en la provincia de San Juan, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 31.
 - ❖ Gonzales, L., Muñoz, A. & Cortez, E. 2006. Primer reporte sobre la herpetofauna de la reserva natural "El Corbalán", Tarija, Bolivia. *Kempffiana*, 2 (1), 72-94.
 - ❖ Gotthard, K. & Nylin, S. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 3-17.
 - ❖ Grant, B. W. & Dunham, A. E. 1988. Thermally imposed time constraints of the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69 (1), 167-176.
 - ❖ Grant, B. W. & Porter, W. P. 1992. Modeling global macroclimatic constraints on ectotherm energy budgets. *American Zoologist*, 32 (2), 154-178.
 - ❖ Grigg, J. W. & Buckley, L. B. 2013. Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9, 20121056.
 - ❖ Guderley, H. & St-Pierre, J. 2002. Going with the flow or life in the fast lane: contrasting mitochondrial responses to thermal change. *Journal of Experimental Biology*, 205 (15), 2237-2249.
 - ❖ Gunderson, A. R. & Stillman, J. H. 2015. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceeding of the Royal Society B*, 282 (1808), 20150401.
 - ❖ Gunderson, A. R., Dillon, M. E. & Stillman, J. H. 2017. Estimating the benefits of plasticity in ectotherm heat tolerance under natural thermal variability. *Functional Ecology*, 31 (8), 1529-1539.
 - ❖ Gutiérrez, J. A., Krenz, J. D. & Ibargüengoytía, N. R. 2010. Effect of altitude on thermal responses of *Liolaemus pictus argentinus* in Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 35, 332-337.
 - ❖ Heatwole, H. 1976. Thermal ecology Reptile ecology Australian ecology series. Univ Queensland. Press St Lucía, Australia.

- ❖ Hellmich, W. 1952. Contribución al conocimiento de la sistemática y evolución del género *Liolaemus*. *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 1, 7-15.
- ❖ Hertz, P. E., Huey, R. B. & Nevo, E. 1983. Homage to Santa Anita: thermal sensitivity of sprint speed in agamid lizards. *Evolution*, 37, 1075-1084.
- ❖ Hertz, P. E., Huey, R. & Stevenson, R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*, 142, 796-818.
- ❖ Huang, S. & Tu, M. 2008. Cold tolerance and altitudinal distribution of *Takydromus* lizards in Taiwan. *Zoological Studies*, 47, 438-444.
- ❖ Huey, R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science*, 184, 1001-1003.
- ❖ Huey, R. B. & Slatkin, M. 1976. Cost and benefits of lizards thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51 (3), 363-384.
- ❖ Huey, R. B. & Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19 (1), 357-366.
- ❖ Huey, R. B. & Pianka, E. R. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology*, 62 (4), 991-999.
- ❖ Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. Gans, C. & Pough, F. H. (Eds). Academic Press. London. 25-91.
- ❖ Huey, R. B., Bennett, A. F., John-Alder, H. & Nagy, K. A. 1984. Locomotor capacity and foraging behaviour of Kalahari lacertid lizards. *Animal Behaviour*, 32 (1), 41-50.
- ❖ Huey, R. B. & Bennett, A. F. 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution*, 41 (5), 1098-1115.
- ❖ Huey, R. B. & Kingsolver, J. G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution*, 4 (5), 131-135.
- ❖ Huey, R. B., Niewiarowski, P. H., Kaufmann, J. & Herron, J. C. 1989. Thermal biology of nocturnal ectotherms: is sprint performance of geckos

- maximal at low body temperatures?. *Physiological Zoology*, 62 (2), 488-504.
- ❖ Huey, R. B., Dunham, A. E., Overall, K. L. & Newman, R. A. 1990. Variation in locomotor performance in demographically known populations of the lizard *Sceloporus merriami*. *Physiological Zoology*, 63 (5), 845-872.
 - ❖ Huey, R. B. & Kingsolver, J. G. 1993. Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The American Naturalist*, 142, S21-S46.
 - ❖ Huey, R. B. & Berrigan, D. 1996. Testing evolutionary hypotheses of acclimation. *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*, 59, 205-237.
 - ❖ Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Alvarez-Pérez, H. J. & Garland, T. Jr. 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *Proceedings of the Royal Society*, 276 (1664), 1939-1948.
 - ❖ Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A., Jess, M. & Williams, S. E. 2012. Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367, 1665-1679.
 - ❖ Husak, J. F. 2006. Does survival depend on how fast you can run or how fast you do run? *Functional Ecology*, 20, 1080-1086.
 - ❖ Hutchison, V. H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology*, 34 (2), 92-125.
 - ❖ Ibagüengoytía, N. R., Renner, M. L., Boretto, J. M., Piantoni, C. & Chusca, V. E. 2007. Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia*, 28, 235-246.
 - ❖ Ibagüengoytía, N. R., Medina, S. M., Fernández, J. B., Gutierrez, J. A., Tappari, F. & Scolaro, A. 2010. Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 35, 21-27.
 - ❖ Ibagüengoytía, N. R., Cabezas-Cartes, F., Boretto, J. M., Piantoni, C., Kubisch, E. L., Fernández, M. S., Lara Resendiz, R. A., Mendez-De La Cruz, F. R., Scolaro, A. & Sinervo, B. 2016. Volcanic ash from Puyehue-Cordón Caulle eruptions affects running performance and body condition of *Phymaturus* lizards in Patagonia, Argentina. *Biological Journal of the Linnean Society*, 118 (4), 842-851.

- ❖ IPCC, 2014. Climate Change 2014. Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- ❖ Irschick, D. J. & Losos, J. B. 1998. A comparative analysis of the ecological significance of maximal locomotor performance in Caribbean *Anolis* lizards. *Evolution*, 52 (1), 219-226.
- ❖ Irschick, D. J. & Garland Jr, T. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32 (1), 367-396.
- ❖ Irschick, D. J., Meyers, J. J., Husak, J. F. & Le Galliard, J. F. 2008. How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research*, 10 (2), 177-196.
- ❖ Izem, R. & Kingsolver, J. G. 2005. Variation in continuous reaction norms: quantifying directions of biological interest. *The American Naturalist*, 166 (2), 277-289.
- ❖ Jacobson, E. R. & Whitford, W. G. 1970. The effect of acclimation on physiological responses to temperature in the snakes, *Thamnophis proximus* and *Natrix rhombifera*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 35 (2), 439-449.
- ❖ Jaksic, F. M. & Schwenk, K. 1983. Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica*, 457-461.
- ❖ Jayne, B. C. & Bennett, A. F. 1990. Selection on locomotor performance capacity in a natural population of garter snakes. *Evolution*, 44 (5), 1204-1229.
- ❖ Johnston, I. A & Temple, G. K. 2002. Thermal plasticity of skeletal muscle phenotype in ectothermic vertebrates and its significance for locomotory behavior. *Journal of Experimental Biology*, 205, 2305-2322.
- ❖ Karlin, M. S., Karlin, U. O., Coirini, R. O., Reati, G. J. & Zapata, R. M. 2013. El Chaco Árido. Encuentro Grupo Editor. Córdoba.

- ❖ Kaufmann, J. S. & Bennett, A. F. 1989. The effect of temperature and thermal acclimation on locomotor performance in *Xantusia vigilis* the desert night lizard. *Physiological Zoology*, 62, 1047-1058.
- ❖ Kingsolver, J. G. & Huey, R. B. 1998. Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *American Zoologist*, 38, 545-560.
- ❖ Klok, C. J. & Chown, S. L. 2003. Resistance to temperature extremes in sub-Antarctic weevils: interspecific variation, population differentiation and acclimation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78 (3), 401-414.
- ❖ Kohl, K. D., Brun, A., Magallanes, M., Brinkerhoff, J., Laspiur, A., Acosta, J. C., Bordenstein, S. R. & Caviedes-Vidal, E. 2016. Physiological and microbial adjustments to diet quality permit facultative herbivory in an omnivorous lizard. *Journal of Experimental Biology*, 219 (12), 1903-1912.
- ❖ Kotiaho, J. S., Kaitala, V., Komonen, A. & Päävinen, J. 2005. Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102 (6), 1963-1967.
- ❖ Kubisch, E. L., Fernández, J. B. & Ibargüengoytía, N. R. 2011. Is locomotor performance optimised at preferred body temperature? A study of *Liolaemus pictus argentinus* from northern Patagonia Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 36, 328-333.
- ❖ Kubisch, E. L., Fernández, J. B. & Ibargüengoytía, N. R. 2016. Vulnerability to climate warming of *Liolaemus pictus* (*Squamata Liolaemidae*) a lizard from the cold temperate climate in Patagonia Argentina. *Journal of Comparative Physiology B*, 186, 243-253.
- ❖ Labra, A. 1998. Selected body temperature of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71, 349-358.
- ❖ Labra, A. & Bozinovic, F. 2002. Interplay between pregnancy and physiological thermoregulation in *Liolaemus* lizards. *Ecoscience*, 9 (4), 421-426.
- ❖ Labra, A. & Vidal, M. 2003. Termorregulación en reptiles: un pasado veloz y un futuro lento. En: Fisiología ecológica y evolutiva. Bozinovic, F. (Ed.). Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 207-224.

- ❖ Labra, A., Vidal, M., Solis, R. & Penna, M. 2008. Ecofisiología de reptiles. En: *Herpetología de Chile*. Labra, A. & Vidal, M. (Eds.). Science Verlag, Chile. 484-516.
- ❖ Labra, A., Pienaar, J. & Hansen, T. F. 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist*, 174 (2), 204-220.
- ❖ Lailvaux, S. P. & Irschick, D. J. 2006. A functional perspective on sexual selection: insights and future prospects. *Animal Behaviour*, 72, 2, 263-273.
- ❖ Lara Resendiz, R. A., Díaz de la Vega Pérez, A. H., Jiménez Arcos, V. H., Gadsden, H. & Méndez de la Cruz, F. R., 2014. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátricas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 875-884.
- ❖ Laspiur, A., Villavicencio, H. J. & Acosta, J. C. 2007. *Liolaemus chacoensis* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review*, 38 (4), 458-459.
- ❖ Lavilla, E., Cruz, F. B. & Scrocchi, G. J. 1995. Amphibiens et Reptiles de la Station Biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. *Revue Française d'Aquariologie*, 22,1-2, 51-58.
- ❖ Lawson, C. R., Vindenes, Y., Bailey, L. & Pol, M. 2015. Environmental variation and population responses to global change. *Ecology Letters*, 18 (7), 724-736.
- ❖ Le Galliard, J. F., Clobert, J. & Ferrière, R. 2004. Physical performance and darwinian fitness in lizards. *Nature*, 432,502-505.
- ❖ Leroi, A. M., Bennett, A. F. & Lenski, R. E. 1994. Temperature acclimation and competitive fitness: an experimental test of the beneficial acclimation assumption. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 91, 1917-1921.
- ❖ Licht, P. 1968. Response of the thermal preferendum and heat resistance to thermal acclimation under different photoperiods in the lizard *Anolis carolinensis*. *American Midland Naturalist*, 149-158.
- ❖ Loedel Palumbo, E. y Peluca, S. 1971. Elementos de Cosmografía. Ángel Estrada y Cia SA. Editores Bs As.

- ❖ Logan, M. L., Huynh, R. K., Precious, R. A. & Calsbeek, R. G. 2013. The impact of climate change measured at relevant spatial scales: new hope for tropical lizards. *Global Change Biology*, 19 (10), 3093-3102.
- ❖ Lutterschmidt, W. I. & Hutchison, V. H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology*, 75 (10), 1561-1574.
- ❖ Maia-Carneiro, T., Dorigo, T. A. & Rocha, C. F. D. 2012. Influences of seasonality, thermal environment and wind intensity on the thermal ecology of Brazilian sand lizards in a restinga remnant. *South American Journal of Herpetology*, 7 (3), 241-251.
- ❖ Marquet, P. A., Ortiz, J. C., Bozinovic, F. & Jaksic, F. M. 1989. Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizard in northern Chile. *Oecologia*, 81, 16-20.
- ❖ Márquez, J., Pastrán, G. & Ortiz, G. 1992. Los bosques de Algarrobos del Gran Bajo Oriental del Departamento Valle Fértil. San Juan, Argentina. Universidad Nacional de San Juan. San Juan, Argentina Revista Ciencias. Año 1. Nº 2: 75-81.
- ❖ Márquez, J. 1999. Las áreas protegidas de la provincia de San Juan. *Multequina*, 8 (10).
- ❖ Márquez, J., Ripoll, Y., Dalmasso, A., Ariza, M. & Jordan, M. 2014. Árboles Nativos de la provincia de San Juan. Universidad Nacional de San Juan. San Juan.
- ❖ Martin, T. L. & Huey, R. B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171 (3), E102-E118.
- ❖ Martínez, T. A., Rodríguez, M. J. & Acosta, J. C. 2016. *Liolaemus chacoensis* (Chaco Sand Lizard) Predation. *Herpetological Review*, 47 (1), 138.
- ❖ Martori, R. & Aun, L. 1994. Aspects of the ecology of a population of *Tropidurus spinulosus*. *Amphibia-Reptilia*, 15, 317-326.
- ❖ Martori, R., Vignolo, P. & Cardinale, L. 1998. Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania: Tropiduridae). *Revista Española de Herpetología*, 12, 19-26.

- ❖ Martori, R., Juárez, R. & Aun, L. 2002. La taxocenosis de lagartos de Achiras Córdoba Argentina: parámetros biológicos y estado de conservación. *Revista Española de Herpetología*, 16, 73-91.
- ❖ Mautz, W. J., Daniels, C. B. & Bennett, A. F. 1992. Thermal dependence of locomotion and aggression in a xantusiid lizard. *Herpetologica*, 271-279.
- ❖ McElroy, E. J., Wilson, R., Biknevičius, A. R. & Reilly, S. M. 2014. A comparative study of single-leg ground reaction forces in running lizards. *Journal of Experimental Biology*, 217 (5), 735-742.
- ❖ Medina, M., Gutiérrez, J. A., Scolaro, A. & Ibagüengoytía, N. R. 2009. Thermal responses to environmental constraints in two populations of the oviparous lizard *Liolaemus bibronii* in Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 34, 32-40.
- ❖ Medina, M., Scolaro, A., Mendez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles D. & Ibagüengoytía, N. 2012. Thermal biology of genus *Liolaemus*: a phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology*, 37 (8), 579-586.
- ❖ Miles, D. B. 1994. Population Differentiation in Locomotor Performance and the Potential Response of a Terrestrial Organism to Global Environmental Change. *American Zoology*, 34, 422-436.
- ❖ Miles, D. B. 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 63-75.
- ❖ Mitchell, N. J., Kearney, M. R., Nelson, N. J. & Porter, W. P. 2008. Predicting the fate of a living fossil: How will global warming affect sex determination and hatching phenology in tuatara? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275, 2185-2193.
- ❖ Moreno Azócar, D. L., Vanhooydonck, M. B., Bonino, M. F., Perotti, M. G., Abdala, C. S., Schulte, J. A. & Méndez de la Cruz, F. B. 2012. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia*, 171 (4), 773-788.
- ❖ Moyes, C. D. S. & Schulte, M. 2007. Principios de fisiología animal. Pearson Educación. Madrid. 767 pp.

- ❖ Muth, A. 1977. Thermoregulatory postures and orientation to the sun: a mechanistic evaluation for the zebra-tailed lizard, *Callisaurus draconoides*. *Copeia*, 710-720.
- ❖ Navarro-García, J. C., García, A., Méndez de la Cruz, F. R. 2008. Seasonality, thermoregulation effectiveness of *Aspidoscelis lineatissima* (Sauria: teiidae) and the thermal quality of a seasonally dry tropical forest in Chamela, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 413-419.
- ❖ Navas, C. 2003. Anfibios y lagartos de alta montaña: ecofisiología evolutiva y límites altitudinales. En: *Fisiología Ecológica y Evolutiva*. Bozinovic, F. (Ed.). Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 249.
- ❖ Naya, D. E., Veloso, C. & Bozinovic, F. 2008. Physiological flexibility in the Andean lizard *Liolaemus bellii*: seasonal changes in energy acquisition, storage and expenditure. *Journal of Comparative Physiology B*, 178 (8), 1007.
- ❖ Niewiarowski, P. H. 2001. Energy budgets, growth rates, and thermal constraints: toward an integrative approach to the study of life-history variation. *The American Naturalist*, 157 (4), 421-433.
- ❖ Norusis, M. J. 1986: *Advanced statistics SPSS/PC + for the IBM PC/XT/AT*. Chicago: SPSS inc.
- ❖ Núñez, H. 1996. Autecología comparada de dos lagartijas de Chile Central. *Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 50, 5-60.
- ❖ Ortiz, M. A., Boretto, J. M., Piantoni, C., Álvarez, B. B. & Ibargüengoytía, N. R. 2014. Reproductive biology of the Amazon Lava Lizard (*Tropidurus torquatus*) from the Wet Chaco of Corrientes (Argentina): congeneric comparisons of ecotypic and interspecific variation. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 643-655.
- ❖ O'Steen, S., Cullum, A. J. & Bennett, A. F. 2002. Rapid evolution of escape ability in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution*, 56,776-784.
- ❖ Pastran, G., Ortiz, G. & Márquez, J. 1992. *Comunidades Vegetales de Valle Fértil. Sector Sur: Marayes*. San Agustín. San Juan. *Revista Ciencias 2. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. Univ. Nac. de San Juan*.

- ❖ Palumbi, S. R., Barshis, D. J., Traylor-Knowles, N. & Bay, R. A. 2014. Mechanisms of reef coral resistance to future climate change. *Science*, 344, 895-898.
- ❖ Patterson, J. W. 1991. Emergence, basking behaviour, mean selected temperature and critical thermal minimum in high and low altitude subspecies of the tropical lizard *Mabuya striata*. *African Journal of Ecology*, 29 (4), 330-339.
- ❖ Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O. & Randin, C. F. 2008. Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 (3), 149-158.
- ❖ Pelegrin, N., Chani, J. M., Echeverría, A. L. & Bucher, E. H. 2009. Effects of forest degradation on abundance and microhabitat selection by ground dwelling Chaco lizards. *Amphibia-reptilia*, 30 (2), 265-271.
- ❖ Pelegrin, N. & Bucher, E. H. 2010. Long-term effects of a wildfire on a lizard assemblage in the Arid Chaco forest. *Journal of Arid Environments*, 74 (3), 368-372.
- ❖ Pelegrin, N. & Bucher, E. H. 2012. Effects of habitat degradation on the lizard assemblage in the Arid Chaco, central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 79, 13-19.
- ❖ Pelegrin, N., Chani, J. M., Echeverría, A. L. & Bucher, E. H. 2013. Habitat degradation may affect niche segregation patterns in lizards. *Acta Oecologica*, 51, 82-87.
- ❖ Pelegrin, N. & Bucher, E. 2015. Activity and reproductive patterns of lizards in the Chaco of Argentina. *Journal of Natural History* 49, 2693-2708.
- ❖ Pianka, E. R. & Vitt, L. J. 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity* (Vol. 5). Univ of California Press.
- ❖ Piantoni, C., Navas, C. A. & Ibarzüengoytía, N. R. 2015. Vulnerability to climate warming of four genera of New World iguanians based on their thermal ecology. *Animal conservation*, 19 (4), 391-400.
- ❖ Piersma, T. & Drent, J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 228-233.
- ❖ Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore.

- ❖ Pigliucci, M. & Schmitt, J. 2004. Phenotypic plasticity in response to foliar and neutral shade in gibberellin mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Evolutionary Ecology Research*, 6 (2), 243-259.
- ❖ Pough, F. H. & Gans, C. 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. In: *Biology of the Reptilia*. Gans, C. (Ed.). Wiley, New York. 12, 17-23.
- ❖ Pontes-da-Silva, E., Magnusson, W. E., Sinervo, B. R., Caetano, G. H., Miles, D. B., Colli, G. R., Diele-Viegas, L. M., Fenker, J., Santos, J. C. & Werneck, F. P. 2018. Extinction risks forced by climatic change and intraspecific variation in the thermal physiology of a tropical lizard. *Journal of Thermal Biology*, 73, 50-60.
- ❖ Prosser, C. L. 1991. Environmental and Metabolic Animal Physiology: Comparative Animal Physiology, 4th edn, Wiley–Liss.
- ❖ Richter-Boix, A., Llorente, G. A. & Montori, A. 2006. A comparative analysis of the adaptive developmental plasticity hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. *Evolutionary Ecology Research*, 8 (6), 1139-1154.
- ❖ Robson, M. A. & Miles, D. B. 2000. Locomotor performance and dominance in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*. *Functional Ecology*, 14 (3), 338-344.
- ❖ Rocha, C. 1995. Thermal ecology of *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) in a resting area in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55, 481-489.
- ❖ Rodríguez Muñoz, M., Martínez, T., Acosta, R., Acosta, J. C., Blanco, G., Murúa, F. & Díaz, L. 2017. Predation. *Herpetological Review*, 48 (1), 193.
- ❖ Rodríguez-Serrano, E., Navas, C. A. & Bozinovic, F. 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology*, 34, 306-309.
- ❖ Sanabria, E., Quiroga, L., Galvani, G., Pastor, P., Herrera, M., Navas, A., Daniela, M. & Cataldo, A. 2011. Clutch size. *Herpetological Review*, 42 (3), 431.
- ❖ Scheers, H. & Van Damme, R. 2002. Micro-scale differences in thermal habitat quality and a possible case of evolutionary flexibility in the thermal physiology of lacertid lizards. *Oecology*, 132, 323-331.

- ❖ Scheiner, S. M. 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. *Journal of Evolutionary Biology*, 15 (6), 889-898.
- ❖ Schmalhausen II. 1949. Factors of evolution: The theory of stabilizing selection. Blakiston, Philadelphia. 327 pp.
- ❖ Schmidt-Nielsen, K. 1990. Temperature effects. Animal physiology: adaptation and environment. Schmidt-Nielsen, K. (Ed.). Cambridge University Press, New York. 217-239.
- ❖ Schulte, J. A., Losos, J. B., Cruz, F. B. & Nuñez, H. 2004. The relationship between morphology escape behaviour and microhabitat occupation in the lizard clade *Liolaemus* (*Iguanidae: Tropidurinae: Liolaemini*). *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 408-420.
- ❖ Schulte, J. M., Macey, J. R., Espinoza, R. E. & Larson, A. 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*, 68, 75-102.
- ❖ Schulte, P. M., Healy, T. M. & Fangué, N. A. 2011. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative and Comparative Biology*, 51, 691-702.
- ❖ Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable (SADS). 2004. Resolución N° 10.30/04, Buenos Aires, Argentina.
- ❖ Shreve, B. 1948. A new *Liolaemus* from Paraguay. *Copeia*, 1948 (2), 111-112.
- ❖ Sinervo, B. & Huey, R. B. 1990. Allometric engineering: an experimental test of the causes of interpopulational differences in performance. *Science*, 248 (4959), 1106-1109.
- ❖ Sinervo, B., Miles, D. B., Frankino, W. A., Klukowski, M. & DeNardo, D. F. 2000. Testosterone, endurance, and Darwinian fitness: natural and sexual selection on the physiological bases of alternative male behaviors in side-blotched lizards. *Hormones and Behavior*, 38 (4), 222-233.
- ❖ Sinervo, B., Mendez de la Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L., Meza Lázaro, R. N., Gadsden, H, Avila, L. J., Morando, M., de la Riva, I. J., Sepúlveda, P. V., Duarte Rocha, C. F.,

- Ibargüengoytía, N., Puntriano, C. A., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T. A., Chapple, D. G., Bauer, A. M., Rama, W. R., Clobert, J. & Sites, Jr. J. W. 2010. Erosion of lizards diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*, 328, 894-899.
- ❖ Smith, G. R. & Ballinger, R. E. 1994. Thermal ecology of *Sceloporus virgatus* from southeastern Arizona, with comparison to *Urosaurus ornatus*. *Journal Herpetology*, 28, 65-69.
 - ❖ Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1969. The principles and practice of statistics in biological research. *Biometry*, 451-554.
 - ❖ Somero, G. N. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers'. *Journal of Experimental Biology*, 213 (6), 912-920.
 - ❖ Sorci, G., Swallow, J. G., Garland Jr, T. & Clobert, J. 1995. Quantitative genetics of locomotor speed and endurance in the lizard *Lacerta vivipara*. *Physiological Zoology*, 68 (4), 698-720.
 - ❖ Spellerberg, I. F. 1972. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in southeast Australia. *Oecologia*, 11 (1), 1-16.
 - ❖ Snell, H. L., Jennings, R. D., Snell, H. M. & Harcourt, S. 1988. Intrapopulation variation in predator-avoidance performance of Galapagos lava lizards: the interaction of sexual and natural selection. *Evolutionary Ecology*, 2 (4), 353-369.
 - ❖ Stenseng, E., Braby, C. E. & Somero, G. N. 2005. Evolutionary and acclimation-induced variation in the thermal limits of heart function in congeneric marine snails (genus *Tegula*): implications for vertical zonation. *The Biological Bulletin*, 208 (2), 138-144.
 - ❖ Stevenson, R. D. 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist*, 126, 362-386.
 - ❖ Stillman, J. H. 2003. Acclimation capacity underlies susceptibility to climate change. *Science*, 301 (5629), 65-65.
 - ❖ Strobbe, F., McPeck, M. A., De Block, M., De Meester, L. & Stoks, R. 2009. Survival selection on escape performance and its underlying phenotypic traits: a case of many-to-one mapping. *Journal of evolutionary biology*, 22 (6), 1172-1182.

- ❖ Sun, B., Tang, W., Zeng, Z. & Du, W. 2014. The seasonal acclimatisation of locomotion in a terrestrial reptile, *Plestiodon chinensis* (Scincidae). *Asian Herpetological Research*, 3 (006).
- ❖ Teplitsky, C., Räsänen, K. & Laurila, A. 2007. Adaptive plasticity in stressful environments: acidity constrains inducible defences in *Rana arvalis*. *Evolutionary Ecology Research*, 9 (3), 447-458.
- ❖ Terblanche, J. S., Nyamukondiwa, C. & Kleynhans, E. 2010. Thermal variability alters climatic stress resistance and plastic responses in a globally invasive pest, the Mediterranean fruit fly (*Ceratitidis capitata*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137 (3), 304-315.
- ❖ Thuiller, W., Lavorel, S. & Araújo, M. B. 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14 (4), 347-357.
- ❖ Tocher, M. D. 1992. Paradoxical preferred body temperatures of two allopatric *Hoplodactylus maculatus* (Reptilia: Gekkonidae) populations from New Zealand. *New Zealand natural sciences*, 19, 53-60.
- ❖ Tocher, M. D. 1993. Critical minimum body temperatures of *Hoplodactylus maculatus* (Reptilia: Gekkonidae) from New Zealand. *New Zealand natural sciences*, 20, 41-45.
- ❖ Townsend, R. C. & Calow, P. 1981. Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. Oxford, NY: Blackwell Sci. 393 pp.
- ❖ Tulli, M. J., Abdala, V. & Cruz, F. B. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in *Liolaemini* lizards. *Journal of evolutionary biology*, 24 (4), 843-855.
- ❖ Uetz, P. 2006. The EMBL Reptile Database. <http://www.reptiledatabase.org>. Accedido el 05 de Julio.
- ❖ Valdecantos, S., Martínez, V., Lobo, F. & Cruz, F. B. 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology*, 38 (3), 126-134.
- ❖ Valencia, J. & Jaksic, F. M. 1981. Relations between activity temperature and preferred temperature of *Liolaemus nitidus* in central Chile (*Lacertilia-Iguanidae*). *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 16, 165-167.
- ❖ van Berkum, F. H. 1986. Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards. *Evolution*, 40 (3), 594-604.

- ❖ van Berkum, F. H. 1988. Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in lizards. *American Naturalist*, 132, 327-343.
- ❖ Van Damme, R., Bauwens, D. & Verheyen, R. F. 1990. Evolutionary rigidity of thermal physiology: the case of the cool temperate lizard *Lacerta vivipara*. *Oikos*, 61-67.
- ❖ Van Damme, R. & Vanhooydonck, B. 2001. Origins of interspecific variation in lizard sprint capacity. *Functional Ecology*, 15 (2), 186-202.
- ❖ Vanhooydonck, B. & Van Damme, R., Aerts, P. 2001. Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*, 55 (5), 1040-1048.
- ❖ Vanhooydonck, B., Measey, J., Edwards, S., Makhubo, B., Tolley, K. A. & Herrel, A. 2015. The effects of substratum on locomotor performance in lacertid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115 (4), 869-881.
- ❖ Varela, R. O. & Bucher, E. H. 2002. The lizard *Teius teyou* (Squamata: Teiidae) as a legitimate seed disperser in the dry Chaco forest of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37 (2), 115-117.
- ❖ Villavicencio, H. J., Acosta, J. C., Marinero, J. A. & Cánovas, M. G. 2007. Thermal ecology of a population of the lizard, *Liolaemus pseudoanomalus* in western Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 28 (1), 163-165.
- ❖ Villavicencio, J. H. 2010. Ecofisiología térmica de *Liolaemus darwini* (Iguania: Liolaemidae) en el centro oeste del Monte Argentino. Tesis para optar al Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Río Cuarto, Facultad de Ciencias Exactas Físico Químicas y Naturales. 85 pp.
- ❖ Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2014. Amphibians and Reptiles Herpetology Fourth Edition. Academic Press, Massachusetts. 776 pp.
- ❖ Waldschmidt, S. & Tracy, C. R. 1983. Interactions between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology*, 64 (3), 476-484.
- ❖ Wang, T., Carrier, D. R. & Hicks, J. W. 1997. Ventilation and gas exchange in lizards during treadmill exercise. *Journal of Experimental Biology*, 200 (20), 2629-2639.

- ❖ Weinig, C. 2000. Plasticity versus canalization: population differences in the timing of shade-avoidance responses. *Evolution*, 54 (2), 441-451.
- ❖ West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 20 (1), 249-278.
- ❖ West-Eberhard, M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.
- ❖ White, C. R., Phillips, N. F. & Seymour, R. S. 2006. The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. *Biology Letters*, 2, 125-127.
- ❖ Wilson, R. S. & Franklin, C. E. 1999. Thermal acclimation of locomotor performance in tadpoles of the frog *Limnodynastes peronei*. *Journal of Comparative of Physiology B*, 169 (6), 445-451.
- ❖ Wilson, R. S. & Franklin, C. E. 2002. Testing the beneficial acclimation hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 66-70.
- ❖ Wilson, R. S., Edd Hammill, E., Johnston, I. A. 2007. Competition moderates the benefits of thermal acclimation to reproductive performance in male eastern mosquitofish. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1614), 1199-1204.
- ❖ Yang, J., Sun, Y. Y., An, H. & Ji, X. 2008. Northern grass lizards (*Takydromus septentrionalis*) from different populations do not differ in thermal preference and thermal tolerance when acclimated under identical thermal conditions. *Journal of Comparative Physiology B*, 178 (3), 343-349.
- ❖ Youssef, M. K., Adolph, S. C. & Richmond, J. Q. 2008. Evolutionarily conserved thermal biology across continents: the North American lizard *Plestiodon gilberti* (Scincidae) compared to Asian *Plestiodon*. *Journal of Thermal Biology*, 33 (5), 308-312.
- ❖ Zajitschek, S. R., Zajitschek, F., Miles, D. B. & Clobert, J. 2012. The effect of coloration and temperature on sprint performance in male and female wall lizards. *Biological journal of the Linnean Society*, 107 (3), 573-582.
- ❖ Zug, G., Vitt, L. & Caldwell, J. 2001. Herpetology. Academic Press. San Diego, USA. 629 pp.

LISTA DE ABREVIATURAS

- B_{80} : amplitud de desempeño locomotor.
- CC: carrera corta.
- CL: carrera larga.
- db : índice de precisión termorregulatoria.
- de : índice de calidad térmica del hábitat.
- E : índice de eficiencia termorregulatoria.
- LHC: largo-hocico-cloaca.
- MSFC: margen de seguridad fisiológico al calor.
- MSFF: margen de seguridad fisiológico al frío.
- R: resistencia.
- $R_{m\acute{a}x.i}$: resistencia máxima individual.
- $R_{m\acute{a}x}$: resistencia máxima.
- T_a : temperatura del aire en el micrositio donde el individuo es registrado en el campo.
- T_c : temperatura corporal de campo, registrada a partir de la cloaca.
- $TC_{m\acute{a}x}$: temperatura crítica máxima, registrada en laboratorio.
- $TC_{m\acute{i}n}$: temperatura crítica mínima, registrada en laboratorio.
- $T_{corp.i}$: temperatura corporal individual de ensayo.
- T_o : temperatura operativa, obtenida a partir de los modelo de cloruro de polivinilo.
- $T_{\acute{o}pt}$: óptimo térmico.
- T_{pref} : temperatura preferida, registrada en condiciones de laboratorio.
- T_s : temperatura del sustrato sobre la cual un individuo es registrado en el campo.
- T_{ter} : rango de tolerancia térmica.

- $TV_{\text{máx}}$: temperatura voluntaria máxima, registrada en laboratorio.
- $TV_{\text{mín}}$: temperatura voluntaria mínima, registrada en laboratorio.
- $V_{\text{máx.i}}$: velocidad máxima individual.
- $V_{\text{máx}}$: velocidad máxima.