

Precisión de la termorregulación conductual del lagarto neotropical *Tropidurus quadrivittatus*. (Lacertilia: Iguanidae).

Precision of behavioral thermoregulation in the
neotropical lizard *Tropidurus quadrivittatus*.
(Lacertilia: Iguanidae)

CARLOS BAEZ y ARTURO CORTES

Departamento de Biología y Química, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena,
Casilla 559, La Serena, Chile.

RESUMEN

Se evaluó la termobiología del lagarto *Tropidurus quadrivittatus* a partir de la temperatura corporal (Tb) de actividad (terreno) y la Tb preferencial (laboratorio) durante invierno y verano, en la localidad costera de Chucumata, ubicada a 36 km al sur de Iquique, Chile (20° 32'S y 70° 19'W). La Tb de actividad varía en relación a las estaciones del año siendo de $36,0 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ ($\bar{X} \pm \text{DE}$) en verano y $34,0 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ en invierno. Sin embargo, la Tb preferencial registrada durante los meses de invierno en animales mantenidos en el laboratorio (28°C), no difiere de la observada en verano. La presencia de una Tb preferencial relativamente estable a lo largo del año y de una Tb de actividad variable en relación a las dos estaciones del año, permiten sugerir que la regulación y estabilidad de la Tb de *T. quadrivittatus* estaría condicionada principalmente por las variaciones térmicas estacionales del ambiente. No obstante, esta variación de la Tb favorecería la disminución del costo energético de la termorregulación, especialmente durante los meses de invierno, cuyo espectro térmico es menos favorable.

Palabras claves: Temperatura de actividad, temperatura preferencial, variación estacional, conducta termorregulatoria.

ABSTRACT

The thermobiology of the lizard *Tropidurus quadrivittatus* was studied by measurements of body temperature (Tb) under activity (in the field) and of the preferred Tb (in the laboratory) recorded during winter and summer. Lizards were collected from a beach located at Chucumata, 36 km south of Iquique, Chile (20° 32'S y 70° 19'W). The activity Tb varies according to the season, being $36 \pm 1.2^{\circ}\text{C}$ in summer and $34 \pm 1.8^{\circ}\text{C}$ in winter. However, the preferred Tb of lizards kept in the laboratory in winter (28°C) did not differ from that observed in summer. The fact that the preferred Tb is relatively stable, while the activity Tb is seasonally variable suggests that the regulation and stability of field Tb in *T. quadrivittatus* depends on seasonal variations of the environment.

Key words: Body temperature, activity temperature, preferred temperature, seasonal variation, thermoregulatory behavior.

INTRODUCCION

A diferencia de culebras y tortugas, los lagartos diurnos se caracterizan por presentar temperaturas corporales elevadas y constantes durante los períodos de actividad (Avery 1977, Schmidt-Nielsen 1979). Estos períodos de actividad están determinados preferentemente por las características térmicas del ambiente, las que afectan, además, el crecimiento, la distribución geográfica y el gasto energético de termo-

rregular (Gates 1980, Huey 1982, Porter & Tracy 1983, Spotila & Standora 1985).

La capacidad termorregulatoria de los reptiles es el resultado de una serie de mecanismos conductuales y fisiológicos complementarios, que han sido ampliamente documentados desde los clásicos trabajos de Cowles & Bogert (1944) sobre la termorregulación conductual y temperaturas corporales de actividad. Posteriormente, se han formulado modelos de regulación térmica, basados en la existen-

cia de un doble umbral térmico (Berk & Heath 1975, Dreising 1984, 1985, Crawford 1984). Además, se han evaluado las consecuencias en el costo energético de la mantención de una temperatura corporal constante de especies que habitan ambientes cuya oferta termal es inestable o baja (Huey 1974, Withers & Campbell 1985).

Todos estos antecedentes han configurado un fuerte cuerpo de datos sobre la termobiología de lagartos y reptiles. No obstante, a pesar de que Chile presenta una variada herpetofauna (Donoso-Barros 1966) distribuida en diversos ambientes térmicos, poco se conoce sobre la termobiología de lagartos, especialmente de aquellos que habitan en zonas áridas y semiáridas.

La mayoría de los estudios que entregan información sobre la termobiología de lagartos chilenos se han realizado en algunas especies del género *Liolaemus* (Fuentes & Jaksić 1979, Valencia & Jaksić 1981, Jaksić & Schwenk 1983, Marquet *et al.* 1989).

Considerando la gran diversidad de los lagartos sudamericanos y la escasa información sobre su termobiología parece necesario realizar estudios que contribuyan a dilucidar sus patrones de termorregulación. Esto involucra básicamente determinar la temperatura corporal de actividad, en relación con las horas de actividad y épocas del año, a fin de visualizar la complejidad de los mecanismos termorregulatorios (Rismiller & Heldmair 1982, 1985, Dreising 1984, 1985).

Con el propósito de caracterizar los mecanismos termorregulatorios del iguánido *Tropidurus quadrivittatus* (Tschudi), que presenta una actividad diurna independiente de la estacionalidad del año se evaluaron la termofilia y precisión termorregulatoria tanto en invierno como verano.

Este lagarto habita en los sectores rocosos de la zona intermareal del desierto costero del norte de Chile (Ortiz 1977). Su alimentación consiste preferentemente en algas, moluscos y pequeños crustáceos (Ortiz 1977), que se encuentran bajo y sobre rocas.

La selección de un microhábitat en la franja intermareal, sumada a los hábitos tróficos, indican que *T. quadrivittatus* durante los períodos de actividad enfrenta continuas fluctuaciones térmicas ambientales, especialmente cuando se desplaza en búsqueda de su recurso trófico a microambientes con baja oferta termal, condición que debe acentuarse durante los meses de invierno.

Los aspectos antes descritos sugieren que durante el ciclo de actividad diaria, la termofilia y precisión termorregulatoria de *T. quadrivittatus*, deberían configurar una elevada independencia térmica. No obstante, la manifestación de actividad independiente de las variaciones térmicas estacionales debería ser consecuencia de una disminución en sus umbrales de termorregulación y/o temperaturas corporales de actividad durante los meses de invierno. De tal modo que los beneficios se mantengan por sobre los costos de termorregulación, independiente de la estacionalidad del año.

MATERIALES Y METODOS

Treinta y dos ejemplares de *Tropidurus quadrivittatus* se capturaron entre febrero-marzo (verano austral, n = 56) y julio-agosto (invierno austral, n = 16) de 1985-1986, en la localidad costera de Chucumata (20° 32'S, 70° 10'W) a 36 km al sur de Iquique. Los animales fueron mantenidos en un terrario (200 x 50 x 45 cm) con un fotoperíodo de 9 horas luz y 15 horas oscuridad; la fuente de radiación lumínica consistió en una ampolleta de 100 Watt y la temperatura ambiental diaria fue de 28 ± 2°C, controlada por un termostato Danfoss. Los animales fueron alimentados con grillos y carne cruda.

En el campo se registró la temperatura corporal (T_b) al momento de capturar los ejemplares activos, mediante un termistor introducido en la cloaca hasta la región abdominal; dicho sensor estaba conectado a un teletermómetro Yellow Spring Instruments 44-TD. Simultáneamente con los registros de T_b se determinó la temperatura ambiental (T_a), medida aproximadamente

a un centímetro del sustrato en que se capturó el animal.

Se consideró como Tb de actividad al promedio de los valores de Tb de animales capturados en el campo a diferentes horas del día (Avery 1977, Pough & Gans 1982). En los registros de Tb de actividad sólo se consideraron aquellos individuos que no presentaron conductas de escape ante la presencia del colector. Todos los animales fueron capturados sobre rocas.

En laboratorio se determinó la Tb preferencial en un sistema similar al descrito por Berk & Heath (1975). Este consistió en una cámara termorregulada a 15°C, que presentaba una zona sombreada y otra irradiada con luz infrarroja (250 Watt), en la que se colocó al animal experimental (n = 18 individuos) con una Tb inicial de 15°C. Las variaciones de Tb se registraron en forma continua mediante un termistor acoplado a un polígrafo Gilson ICM-5.

La temperatura corporal preferencial se evaluó como el promedio entre los Tb máximo (Tbmáx) y Tb mínimo (Tbmín), considerándose como Tbmáx y Tbmín al

promedio de las temperaturas corporales registradas al momento en que el animal se retiró voluntariamente desde la zona de calentamiento o enfriamiento, respectivamente.

La dependencia termal se estimó a partir de la pendiente (b) de la ecuación de regresión obtenidas de la relación entre Tb y Ta. Una pendiente b = 1 representa a un organismo completamente termodependiente (Hertz & Huey 1981).

Para evaluar la significancia estadística de las diferencias entre medias se utilizó la prueba de Student. A menos que se indique lo contrario, todos los datos están dados como media ± desviación estándar.

RESULTADOS Y DISCUSION

La temperatura corporal de actividad de *T. quadrivittatus* se obtuvo promediando los valores de Tb de animales colectados a diferentes horas del día, durante los meses de verano e invierno (ver Materiales y Métodos). En general, todos los valores de Tb fueron más altos que los Ta, medidos a nivel del sustrato (Fig. 1). Esta condición

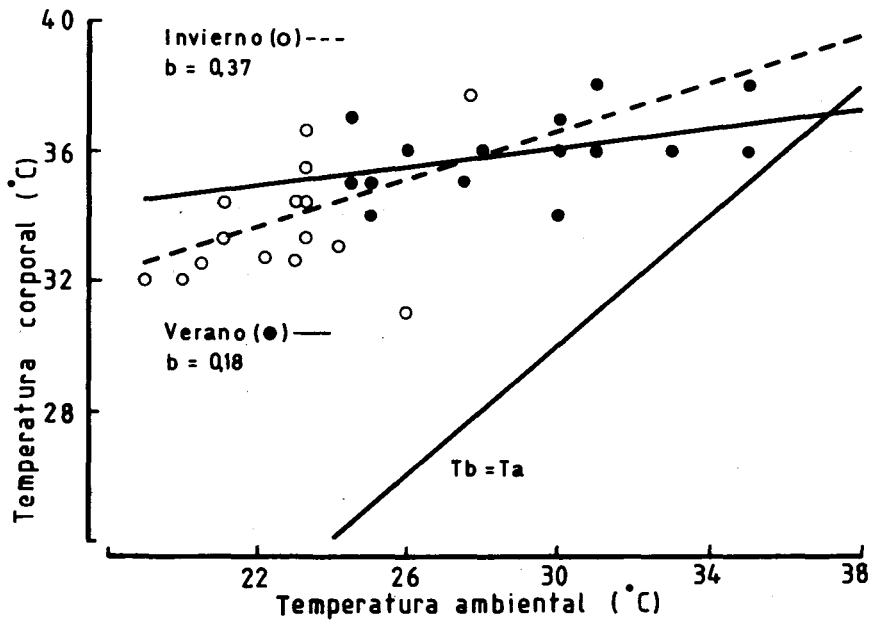


Fig. 1: Relación entre la temperatura corporal (Tb) de *Tropidurus quadrivittatus* y la temperatura ambiental (Ta), medida en terreno durante las horas del día en verano (●) e invierno (○). B representa a la pendiente de la ecuación de regresión. La recta representa la igualdad Tb = Ta.

Relationship between body temperature (Tb) of *Tropidurus quadrivittatus* and ambient temperature (Ta) measured along the day in the field during summer (●) and winter (○). B represents the slope of regression. The straight line represents Tb = Ta.

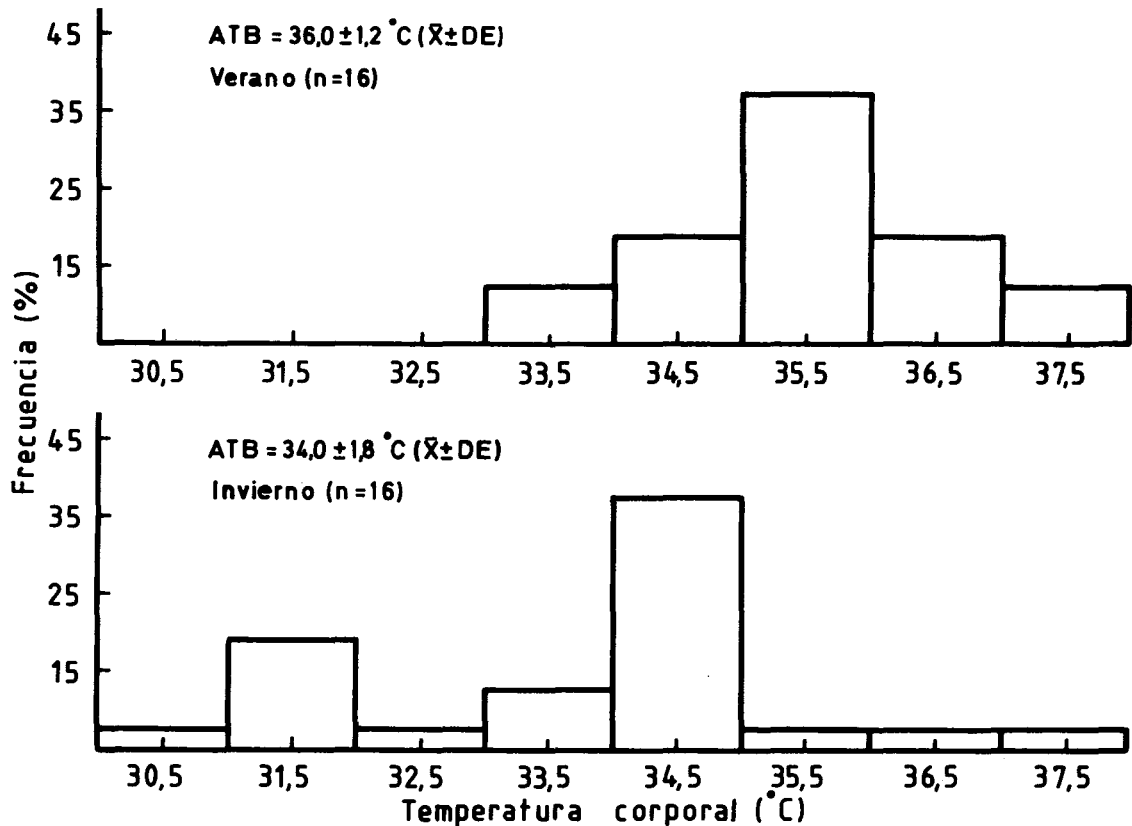


Fig. 2: Distribución de frecuencias de la temperatura corporal de actividad (ATB) de *Tropidurus quadrivittatus* medida en terreno durante los períodos de actividad en las estaciones de verano ($n = 6$ individuos) e invierno ($n = 16$ individuos).

Frequency distribution of activity body temperature (ATB) of *Tropidurus quadrivittatus* measured in the field during activity periods in summer ($n = 16$ specimens) and winter ($n = 16$ specimens).

térmica sugiere la presencia de un mecanismo de termorregulación conductual que permite mantener una temperatura corporal dentro de un estrecho intervalo de temperatura.

Dicho intervalo está definido por una distribución unimodal (Fig. 2), siendo el valor promedio para los meses de verano de $36,0 \pm 1,2^\circ\text{C}$, valor que difiere significativamente ($P < 0,05$) respecto al promedio registrado en los meses de invierno ($34,0 \pm 1,8^\circ\text{C}$).

Es interesante destacar que, a pesar de las variaciones térmicas, *T. quadrivittatus* presenta una clara termo independencia tanto en verano como en invierno, puesto que los valores de las pendientes de las ecuaciones de regresión (véase Fig. 1) son notablemente inferiores a la unidad: 0,17 y 0,37, respectivamente (ver Materiales y Métodos).

Por otra parte, los registros de T_b preferencial de animales mantenidos en cautiverio durante invierno y verano no presentaron diferencias significativas entre sí, ni con respecto a T_b de actividad de verano (Tabla 1). Además, la diferencia entre los $T_{b\text{máx}}$ y $T_{b\text{mín}}$, tolerados voluntariamente durante la medición de T_b preferencial, fueron aproximadamente de 2°C (Tabla 2 y Fig. 3).

La estrecha diferencia entre los $T_{b\text{máx}}$ y $T_{b\text{mín}}$ de *T. quadrivittatus* evidencian una elevada precisión en la mantención de la T_b preferencial (Fig. 3). Estos resultados son consistentes con la condición de termo independencia observada durante invierno y verano, dado que las pendientes de las ecuaciones de regresión señalan una termorregulación precisa y similar a la obtenida en especies que ocupan hábitat donde la oferta térmica es reducida y/o fluctuante

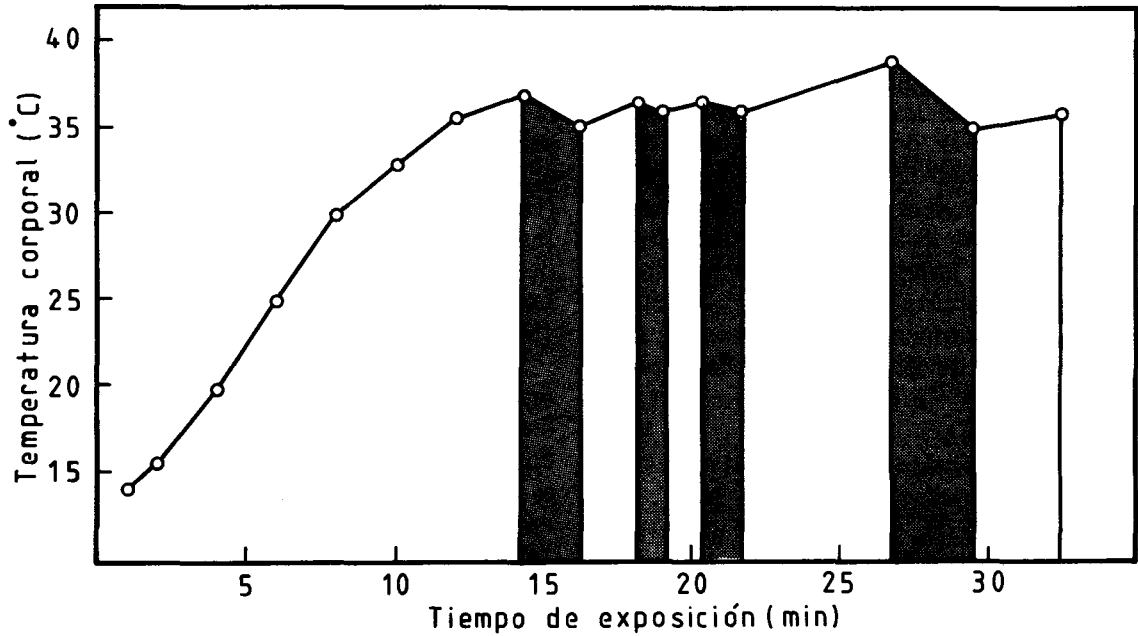


Fig. 3: Termorregulación conductual y temperatura corporal de *Tropidurus quadrivittatus* durante la medición de las temperaturas preferenciales. Las áreas claras y sombreadas representan las Tb máximas y mínimas toleradas voluntariamente en la zona de calentamiento o enfriamiento, respectivamente. Behavioral thermoregulation and body temperature of *T. quadrivittatus* during measurements of preferred temperature. The clear and shaded areas represent the maximum and minimum Tb voluntarily tolerated in the heating and cooling zones, respectively.

TABLA 1

Temperaturas de actividad y preferenciales de *Tropidurus quadrivittatus* ($\bar{X} \pm DE$).
Activity and preferred temperatures of *Tropidurus quadrivittatus* ($\bar{X} \pm SD$).

| Estación | Temperatura (°C) | | | | t | P |
|----------|------------------|----|--------------|---|------|--------|
| | Actividad | n | Preferencial | n | | |
| Verano | 36,0 ± 1,2 | 16 | 36,6 ± 1,7 | 9 | 0,94 | > 0,25 |
| Invierno | 34,0 ± 1,8 | 16 | 36,0 ± 0,9 | 9 | 3,66 | < 0,05 |

TABLA 2

Temperaturas máximas y mínimas ($\bar{X} \pm DE$) toleradas voluntariamente por *T. quadrivittatus*, durante la determinación de la Tb preferencial.

Maximum and minimum temperatures ($\bar{X} \pm SD$) voluntarily tolerated by *T. quadrivittatus* during determination of the preferred Tb.

| Estación | Tmáxima | n | Tb mínima | n | t | P |
|----------|------------|---|------------|---|------|--------|
| Verano | 37,8 ± 2,1 | 9 | 35,6 ± 1,8 | 9 | 2,39 | < 0,05 |
| Invierno | 36,7 ± 1,1 | 9 | 35,5 ± 0,9 | 9 | 2,54 | < 0,05 |

(Huey & Slatkin 1976, Hertz 1981, Hertz & Huey 1981, Marquet *et al.* 1989).

La estabilidad de la Tb preferencial, independiente de la estacionalidad del año, permite asumir que las variaciones de la Tb de actividad de *T. quadrivittatus*, entre verano e invierno, estaría relacionada principalmente con cambios térmicos estacionales del ambiente. De hecho, la Ta registrada durante el invierno a nivel del sustrato al momento de captura de cada ejemplar fue de $22,9 \pm 2,3^{\circ}\text{C}$, valor que es $5,9^{\circ}\text{C}$ más bajo que el registrado en verano ($28,8 \pm 3,6^{\circ}\text{C}$).

Si bien la disminución de Tb de actividad durante el invierno, por una parte, está relacionada con una restricción térmica ambiental que dificultaría alcanzar la temperatura corporal óptima, por otra esta disminución de la Tb de actividad favorece la termo independencia bajo condiciones térmicas menos favorables. La mantención de una Tb de actividad similar a la de verano ($36,0^{\circ}\text{C}$), independiente de las variaciones térmicas estacionales, implicaría que la gradiente entre Tb y Ta, durante el invierno, se elevaría de 11 a 14°C ; en consecuencia, se generaría un aumento en el costo de termorregular. Esto involucra básicamente elevar los tiempos de exposición a la fuente radiante, postergando o disminuyendo otras conductas como son las tróficas, reproductivas y defensa (Avery 1976, Huey & Slatkin 1976, Hertz & Huey 1981).

Un patrón similar en la variación de Tb ha sido mostrado en los lagartos *Anolis cristatellus* (Huey 1974) y *Dipsosaurus dorsalis* (Withers & Campbell 1985) como respuesta a una oferta térmica ambiental inestable o reducida, bajo la cual se manifiestan mecanismos termorregulatorios caracterizados por una disminución en la Tb de actividad y/o en la precisión de la regulación de la Tb. Sin la manifestación de estos mecanismos termorregulatorios los requerimientos de tiempo y energía para mantener la Tb se elevarían sustancialmente, imposibilitando la termorregulación dentro de niveles óptimos (Huey 1974, Withers & Campbell 1985).

De este modo, el mecanismo termorregulatorio manifestado por *T. quadrivittatus*

podría ser caracterizado como una capacidad fisiológica que permite la modificación de la dependencia térmica manteniendo la actividad conductual. Esta condición permite que se establezca una adecuación a las fluctuaciones térmicas ambientales (Hertz 1981), configurándose una estrategia que favorece una eficiente utilización del recurso térmico ambiental, en el eje temporal y espacial (Tracy & Christian 1986).

En conclusión, *T. quadrivittatus* presenta un cambio pasivo en su Tb de actividad durante el invierno, comportándose como una especie termoconforme en una escala témporoanual y termo independiente en función de su actividad diaria. Un patrón termorregulatorio de este tipo permitiría atenuar el efecto de los cambios térmicos estacionales y, en consecuencia, otorgaría un mayor grado de independencia térmica a la actividad.

LITERATURA CITADA

- AVERY RA (1976) Thermoregulation, metabolism and social behavior in lacertidae. En: Bellairs AD'A & CB Cox (eds.). Morphology and biology of reptiles: 245-260. Academic Press, London.
- AVERY RA (1977) Lizards - a study in thermoregulation. Edward Arnold Publishers, London.
- BERK ML & JE HEATH (1975) An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. Journal of Thermal Biology 1: 15-22.
- COWLES RB & CM BOGERT (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bulletin of the American Museum of Natural History 83: 265-296.
- CRAWFORD EC (1984) Behavioral and autonomic thermoregulation in terrestrial ectotherms. En: Taylor CR, C Johansen & L Bolis (eds) A companion to animal physiology: 198-215. Cambridge University Press, New York.
- DONOSO-BARROS R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- DREISING H (1984) Control of body temperature in shuttling ectotherms. Journal of thermal Biology 9 (4): 229-233.
- DREISING H (1985) A time budget model of thermoregulation in shuttling ectotherms. Journal Environment 8: 191-205.
- FUENTES ER & FM JAKSIC (1979) Activity of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. Copeia 3: 546-548.
- GATES DM (1980) Biophysical ecology. Springer Verlag, New York.
- HERTZ PE & RB HUEY (1981) Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. Ecology 62: 515-521.
- HERTZ PE (1981) Adaptation to altitude in two West Indian anolis (Reptilia: Iguanidae): field thermal

- biology and physiological ecology. *Journal of Zoology (London)* 195: 25-37.
- HUEY RB (1974) Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184: 1001-1003.
- HUEY RB (1982) Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En: Gans C & HP Pough (eds) *Biology of Reptilia*: Vol. 12: 25-91. Academic Press, London.
- HUEY RB & SLATKIN (1976) Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.
- JAKSIC FM & SCHWENK (1983) Natural history observations on *Liolaemus magellanicus*, the southernmost lizard in the world. *Herpetologica* 39: 457-461.
- MARQUET PA, JC ORTIZ, F BOZINOVIC & FM JAKSIC (1989) Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia (Berlin)* 81: 16-20.
- ORTIZ JC (1977) Revisión taxonómica del género *Tropidurus* en Chile. I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rábida 1977: 355-377.
- PORTER WP & CR TRACY (1983) Biophysical analyses of energetics, time-space, utilization, and distributional limits. En: Huey RB, ER Pianka & TW Schoener (eds) *Lizard ecology studies of model organisms*: 55-83. Harvard University Press, Massachusetts.
- RISMILLER PD & G HELDMAIER (1982) The effect of photoperiod on temperature selection in the European green lizard, *Lacerta viridis*. *Oecologia (Berlin)* 53: 222-226.
- RISMILLER PD & G HELDMAIER (1985) Thermal behavior as a function of the time day: heat exchange rates and oxygen consumption in the lacertid lizard *Lacerta viridis*. *Physiological Zoology* 58 (1): 71-79.
- SPOTILA JR & STANDORA EA (1985) Energy budget of ectothermic vertebrates. *American Zoologist* 25: 973-986.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1979) *Desert animals: physiological problems of heat and water*. Dover Publication Inc., New York.
- TRACY CR & KA CHRISTIAN (1986) Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. *Ecology* 67: 609-615.
- VALENCIA J & FM JAKSIC (1981) Relations between activity temperature and preferred temperature of *Liolaemus nitidus* in central Chile. *Studies on tropical Fauna and Environment* 15: 165-167.
- WITHERS PC & CAMPBELL JD (1985) Effects of environment cost on thermoregulation in the desert *Iguana*. *Physiological Zoology* 58: 329-339.