

# Dependencia térmica del teiido *Callopistes palluma*: una comparación con los iguánidos *Liolaemus* *nigromaculatus* y *L. nitidus*

Thermal dependence of the teiid *Callopistes palluma*: a comparison  
with the iguanids *Liolaemus nigromaculatus* and *L. nitidus*

ARTURO CORTES<sup>1</sup>, CARLOS BAEZ<sup>1</sup>, MARIO ROSENMAN<sup>2</sup>  
y CARLOS PINO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena,  
Casilla 599, La Serena, Chile.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile,  
Casilla 653, Santiago, Chile

## RESUMEN

El teiido *Callopistes palluma* es un lagarto que carece de actividad epigea durante el invierno y parte del otoño. Esta conducta periódica es particularmente interesante, dado que su inactividad coincide con los meses de menor oferta térmica. Si la inactividad estacional de *C. palluma* es consecuencia de un alto grado de dependencia térmica, entonces se espera que esta especie presente alta termofilia, marcada estenotermia y probablemente una menor eficiencia en la ganancia calórica radiante, en comparación a los iguánidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus*, especies simpátricas que permanecen activas a lo largo del año. Para probar la hipótesis se determinaron la temperatura corporal preferencial y la tasa de ganancia calórica por radiación de *C. palluma*, *L. nigromaculatus* y *L. nitidus*. Los resultados obtenidos indican que *C. palluma* es altamente termofílico y extremadamente estenotermo, mostrando una temperatura corporal preferencial de  $39,2 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$ , valor que es significativamente más alto que los medidos en *L. nigromaculatus* ( $31,7 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ ) y *L. nitidus* ( $33,7 \pm 2,8^{\circ}\text{C}$ ). Por otra parte, su eficiencia en la ganancia calórica corresponde aproximadamente al 70% del valor que presentan las especies utilizadas en la comparación. Estas características termobiológicas de *C. palluma* limitarían el uso de las alternativas térmicas ambientales disponibles, aumentando el costo energético del tiempo de permanencia en la termorregulación y, probablemente, la presión de predación durante los períodos de baja oferta térmica. Estas condiciones pueden inducir a que esta especie permanezca inactiva durante largos períodos como una estrategia bioenergética evasiva.

**Palabras claves:** Lagartos, temperatura corporal preferencial, precisión termorregulatoria, estenotermia, termofilia.

## ABSTRACT

*Callopistes palluma* is a lizard that is not seen above the ground during late fall and winter, periods of lowest thermal offer. If in this species the seasonal inactivity is a consequence of a high thermal dependence, the *C. palluma* should be highly thermophilic and may probably be less efficient in gaining radiant heat than other sympatric species than can be active throughout the year. To test these ideas we measured the preferred body temperature and caloric gain efficiency in *C. palluma* and in other lizard species: *Liolaemus nigromaculatus* and *L. nitidus*. Results show that *C. palluma* is indeed highly thermophilic; its preferred body temperature ( $39.2 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ ) is significantly higher than that found in the other examined species ( $31.7$  to  $33.7^{\circ}\text{C}$ ). On the other hand, its caloric gain efficiency is about 70% of the values measured in the lizard species compared. These thermobiological features of *C. palluma* could constrain the use of available thermal environmental alternatives, increasing the energetic cost of the time spent in thermoregulation and probably the predation pressure during periods of low thermal offer. These conditions may induce this species to become inactive during long periods of time as an evasive bioenergetic strategy.

**Key words:** Lizards, preferred body temperature, thermoregulatory precision, stenothermy, thermophilic lizards.

## INTRODUCCION

La regulación conductual de la temperatura corporal de lagartos ha sido ampliamente documentada (Avery 1977), acumulándose un gran cuerpo de conocimiento

desde los clásicos estudios de Cowles & Bogert (1944).

Los estudios de termorregulación han permitido establecer que, a diferencia de otros organismos ectotérmicos, los lagartos pueden mantener una temperatura corpo-

ral elevada y constante durante sus horas de actividad. Este atributo se logra a través de precisos mecanismos termorreguladores, primariamente de tipo conductual (Cowles & Bogert 1944, Berk & Heath 1975, Avery 1976, 1982, Bennett 1983, Cabanac 1985) y por mecanismos fisiológicos (Bartholomew & Tucker 1963, Templeton 1970, Dawson 1975, Rismiller & Heldmaier 1982, 1985).

La conjunción de estos aspectos termorregulatorios implica estrechas relaciones con los ambientes biótico y abiótico. Así, las capacidades y respuestas fisiológicas de actividad de un lagarto tienen efectos directos sobre su conducta y ecología (Bennett 1983).

Avery (1976) informó que la complejidad de los mecanismos de termorregulación conductual de los lacértidos europeos se relacionaban inversamente con la latitud, sugiriendo que lagartos que habitan en ambientes extremos ocupan la mayor parte del día en termorregular. Este planteamiento es coincidente con los antecedentes informados para lagartos de gran altitud, como por ejemplo *Liolaemus multiformis*, que habita sobre los 4.000 m.s.n.m., el cual invierte aproximadamente 88% de su tiempo en termorregular (Pearson & Bradford 1976). Paralelamente, de los trabajos de Huey (1974, 1982), Huey & Slatkin (1976), Hertz & Huey (1981), Withers & Campbell (1985) y Marquet *et al.* (1989), se concluye que el ambiente térmico impone un costo de tiempo en la termorregulación, determinando patrones termorregulatorios de acuerdo a las diferentes necesidades termobiológicas de las especies, definiéndose como variable condicionante para la actividad la razón entre el costo y beneficio de la termorregulación (Huey & Slatkin 1976).

El impacto que puede tener el ambiente sobre el costo de la termorregulación adquiere una real significancia, si se considera que la termorregulación conductual en especies heliotérmicas implica primariamente continuos y alternados desplazamientos entre áreas expuestas y no expuestas a la radiación solar (Berk & Heath 1975, Avery 1977, Crawford 1984). Consecuentemente, tanto el número de

viajes a la zona de ganancia calórica como el tiempo invertido en calentarse aumentan en la medida que la oferta térmica disminuye; determinando en consecuencia, un aumento de los costos y disminución de los beneficios de la termorregulación (Huey 1974, Withers & Campbell 1985).

Por otra parte, cuando la oferta térmica disminuye a niveles que dificultan la termorregulación, condición que ocurre durante las estaciones de otoño e invierno, algunas especies gatillan otros mecanismos termorregulatorios alternativos, como es el variar la temperatura corporal de actividad y/o disminuir el grado de precisión en la mantención de ésta (Huey 1974, Withers & Campbell 1985, Báez & Cortés 1990). Dichas respuestas capacitan al organismo para permanecer activo a lo largo de un gradiente térmico más amplio, lo que puede significar una mayor utilización temporal del hábitat.

En los sectores costeros del norte de Chile central habitan en simpatría, el lagarto teiido *Callopistes palluma* (Cei & Lescure 1985) y los iguánidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus* (Donoso-Barros 1966), los cuales muestran diferencias en sus períodos de actividad durante el año. *Callopistes palluma* es un lagarto que carece de actividad epigea durante el invierno y gran parte del otoño (Donoso-Barros 1966). Este patrón conductual coincide con los meses de menor oferta térmica ambiental, mientras que los iguánidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus* muestran una actividad epigea durante todo el año.

Basados en estos antecedentes postulamos que *C. palluma* en comparación a *L. nigromaculatus* y *L. nitidus* presentaría un mayor grado de dependencia térmica, debido a una elevada temperatura corporal preferencial (alta termofilia), marcada estenotermia (Donoso-Barros 1966) y/o una menor eficiencia en la ganancia calórica. Estas características fisiológicas podrían limitar la utilización de la fuente radiante solar, aumentando el costo energético del tiempo invertido en la termorregulación, situación que sería altamente crítica para *C. palluma* durante los meses de menor oferta térmica ambiental, especialmente en

invierno y parte del otoño. Esta condición ambiental podría ser uno de los factores que gatillarían la inactividad epigea de *C. palluma* durante los meses fríos, como una conducta bioenergética evasiva.

#### MATERIALES Y METODOS

##### *Sitios de colecta*

Once ejemplares de *Callopietes palluma* y 12 de *Liolaemus nigromaculatus* fueron colectados en la localidad costera de Panul, ubicada a 6 km al sur de Coquimbo (29°58'S, 71°22'W), entre septiembre y enero (primavera y verano austral); en la misma época del año se colectaron 7 ejemplares de *L. nitidus* tanto del sector de Panul como de la localidad de la Quebrada de Monárdez, ubicada a 9 km al sureste de La Serena (29°55'S, 71°22'W).

##### *Condiciones de laboratorio*

Los lagartos fueron mantenidos en terrarios de 200 x 50 x 45 cm, con un fotoperíodo de 10 horas luz y 14 horas oscuridad; la fuente de radiación lumínica consistió en una ampolleta de 100 Watt. Los especímenes fueron alimentados con grillos y larvas de tenebriónidos.

##### *Temperatura corporal preferencial (PTB)*

PTB se determinó utilizando un sistema similar al descrito por Berk & Heath (1975), denominado "shuttling box" (cámara de vaivén). 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 con una temperatura corporal (Tb) inicial de 15°C. Las variaciones de Tb se registraron en forma continua mediante un termistor inserto en la cloaca del animal, hasta la cavidad abdominal y acoplado a un polígrafo Gilson ICM-5.

La mantención de una Tb relativamente estable durante las horas de actividad, en las diferentes especies de lagartos, está asociada con el continuo desplazamiento entre zonas de ganancia y de pérdida ca-

lórica. La determinación de la temperatura preferencial, a través del uso de la cámara de vaivén, permitió evaluar en laboratorio la Tb que el animal selecciona voluntariamente por continuos y alternados viajes entre las zonas de ganancia y de pérdida calórica. Esto supone la existencia de Tb máximos y mínimos tolerados voluntariamente por el animal. Los datos así obtenidos permiten estimar no tan sólo la temperatura corporal seleccionada por el animal experimental, sino que, además, el nivel de precisión en la termorregulación.

La Tb preferencial se calculó como el promedio entre las Tb máximas y mínimas registradas al momento en que el animal se retiraba de la zona de calentamiento o enfriamiento, respectivamente.

##### *Ganancia calórica*

La ganancia calórica se calculó a partir de la ecuación  $Q = m \cdot c \cdot (Tb_1 - Tb_2)$ ; donde: Q = ganancia calórica (cal), m = masa corporal (g), c = calor específico (0,824 cal/g°C, Schmidt-Nielsen 1979),  $(Tb_1 - Tb_2)$  = diferencia entre la temperatura corporal inicial (15°C) y la temperatura corporal a tiempos constantes.

La Tb fue registrada luego de colocar al lagarto sobre una superficie aislante de plumavit. El experimento se inició a una temperatura corporal de 15°C, en una cámara termorregulada a 15°C, y con una fuente de ganancia calórica generada por una ampolleta direccional de luz blanca (150 Watt), cuya intensidad de radiación sobre el animal fue de 6,70 cal/cm<sup>2</sup> min.

Los valores de ganancia calórica se estandarizaron por unidad de superficie corporal (cal/cm<sup>2</sup>) y se relacionaron con los tiempos de exposición, calculándose las respectivas ecuaciones de regresión. Estas permitieron estimar la tasa de ganancia calórica (cal/cm<sup>2</sup> min), obtenida como la diferencia entre el primer y segundo minuto de exposición.

##### *Superficie corporal de exposición*

Se consideró como superficie corporal de exposición la superficie del animal expuesta

a la fuente radiante perpendicular al área dorsal. La estimación de la superficie de exposición se obtuvo colocando al animal experimental sobre un papel fotográfico en una pieza oscura y activando una fuente luminosa perpendicular a la superficie. El área circunscrita por la silueta del animal fue medida con un planímetro digital Ushicata 220L.

#### *Análisis estadístico*

Para evaluar la significancia estadística de las diferencias entre más de dos medias se utilizaron el análisis de varianza y la prueba de diferencia significativa mínima (LSD). Las diferencias se consideraron significativas a un nivel de probabilidad de 5%. Las ecuaciones de regresión calculadas resultaron del ajuste de los valores empíricos a ecuaciones matemáticas mediante el método de los cuadrados mínimos. A menos que se indique lo contrario, todos los valores están dados como promedios  $\pm$  1 DE. El número de ejemplares utilizados se representa por n.

#### RESULTADOS Y DISCUSION

*Callopiestes palluma* selecciona una  $T_b$  preferencial de  $39,2 \pm 0,4^\circ\text{C}$ , valor que es significativamente más alto que el registrado en *Liolaemus nigromaculatus* ( $31,7 \pm 1,8^\circ\text{C}$ ) y *L. nitidus* ( $33,7 \pm 2,8^\circ\text{C}$ ) (Tabla 1). Diferencias similares se observan al compararlo con datos de  $T_b$  de campo y de laboratorio descritos para otros iguánidos de Chile (Fuentes & Jaksić 1979, Valencia & Jaksić 1981, Marquet *et al.* 1989, Báez & Cortés 1990). Este alto  $T_b$  indica que esta especie presenta una elevada termofilia, que es comparable al iguánido *Dipsosaurus dorsalis* ( $38-43^\circ\text{C}$ ) y al agámido *Amphibolurus inermis* ( $41,5^\circ\text{C}$ ), especies típicamente desérticas (Avery 1977).

A la alta temperatura corporal de *C. palluma* debe sumarse la elevada precisión en la mantención de la  $T_b$  (marcada estenotermia), presentando una diferencia entre las  $T_b$  máximas y  $T_b$  mínimas o rango refractario (*sensu* Crawford 1984) de tan sólo  $0,5 \pm 0,3^\circ\text{C}$ . Este valor es aproxima-

damente 11 y 19 veces inferior al calculado en *L. nitidus* y *L. nigromaculatus*, respectivamente (Tabla 2); especies con las que habita en simpatria a lo largo de la franja costera mediterránea árida del norte de Chile central.

El patrón de termorregulación mostrado por *C. palluma* caracteriza a esta especie como extremadamente estenotérmica y de alta termofilia; determinando, en consecuencia, un alto grado de dependencia térmica. No obstante, *C. palluma* se distribuye en áreas geográficas con marcada estacionalidad climática, lo que implica una disminución de la oferta energético-calórica de aproximadamente un 55% durante el invierno (Maldini & Fernández 1989<sup>1</sup>).

Una alternativa para compensar el alto grado de termofilia y la marcada estenotermia mostrada por *C. palluma*, especialmente en condiciones de baja oferta térmica, es maximizar las vías de ganancia calórica a través de mecanismos conductuales (patrones posturales) y/o fisiológicos (capacidad de absorción de los pigmentos y/o redistribución de flujo sanguíneo). No obstante, *C. palluma* presenta una ganancia calórica significativamente menor ( $P < 0,01$ ) que las otras especies estudiadas (Tabla 3 y Fig. 1). Al comparar la razón entre la ganancia calórica y la oferta calórica radiante se observa que *C. palluma* utiliza en promedio un 27% de la oferta térmica total, siendo su eficiencia en la ganancia calórica aproximadamente un 70% de la calculada para las otras especies (39%) en estudio.

La menor eficiencia en la ganancia calórica de *C. palluma* podría estar determinada por la baja capacidad de absorción de los pigmentos de su piel y/o por la menor superficie corporal de exposición relativa al peso corporal. En relación a este último punto, la superficie corporal de exposición de un lagarto de 40 g, estimada por las ecuaciones de regresión dadas en la Fig. 2, es de  $39,1 \text{ cm}^2$  para *C. palluma*, valor que

<sup>1</sup> MALDINI M & J FERNANDEZ (1989) Radiación solar en el valle del Río Elqui. VI Congreso Latinoamericano de Energía Solar, Cartagena de Indias-Colombia.

TABLA 1

Temperatura corporal preferencial (PTB) de *C. palluma* comparada con otras especies de lagartos. Las diferencias significativas se indican con letras distintas en la columna LSD.  
Preferred body temperature (PTB) of *C. palluma* compared to other lizard species. Significant differences are indicated with different letters in the column LSD.

Especie	Peso corporal (g)	n	PTB (°C)	LSD
<i>C. palluma</i>	78,2 ± 28,2	8	39,2 ± 0,4	a
<i>L. nigromaculatus</i>	19,6 ± 1,5	5	31,7 ± 1,8	b
<i>L. nitidus</i>	29,3 ± 9,4	7	33,7 ± 2,8	b

TABLA 2

Temperaturas corporales máximas (T<sub>máx</sub>), mínimas (T<sub>mín</sub>) y DT (T<sub>máx</sub>-T<sub>mín</sub>), para *C. palluma* y otras especies de lagartos. Las letras en las columnas LSD como en la Tabla 1.

Maximum body temperature (T<sub>max</sub>), minimum body temperature (T<sub>min</sub>), and DT (T<sub>max</sub>-T<sub>min</sub>) of *C. palluma* and other lizard species. Symbols as in Table 1.

Especie	T <sub>máx</sub>	LSD	T <sub>mín</sub>	LSD	DT	LSD
<i>C. palluma</i>	39,5 ± 0,4	a	39,0 ± 0,5	a	0,5 ± 0,3	a
<i>L. nigromaculatus</i>	36,6 ± 2,7	b	26,9 ± 3,1	b	9,7 ± 4,5	b
<i>L. nitidus</i>	36,5 ± 3,8	b	30,9 ± 2,1	c	5,6 ± 2,7	c

TABLA 3

Razón entre la ganancia calórica (cal/cm<sup>2</sup> mín) y la oferta térmica (6,70 cal/cm<sup>2</sup> mín) en los lagartos estudiados. La superficie corporal de exposición (cm<sup>2</sup>) y el peso corporal (g).

Las letras en la columna LSD siguen la nomenclatura de la Tabla 1.

Heat gain (cal/m<sup>2</sup>min) to thermal offer (6.70 cal/cm<sup>2</sup>min) ratios in the studied lizards. Exposed body surface (cm<sup>2</sup>) and body weight (g). Symbols as in Table 1.

Especie	Peso corporal	Superficie corporal	Ganancia calórica	LSD	Ganancia Oferta
<i>C. palluma</i> (n=8)	61,3 ± 7,7	62,2 ± 7,2	1,83 ± 0,09	a	0,27
<i>L. nigromaculatus</i> (n=5)	20,4 ± 6,6	29,7 ± 6,7	2,58 ± 0,33	b	0,39
<i>L. nitidus</i> (n=5)	37,4 ± 3,9	44,6 ± 2,8	2,60 ± 0,36	b	0,39

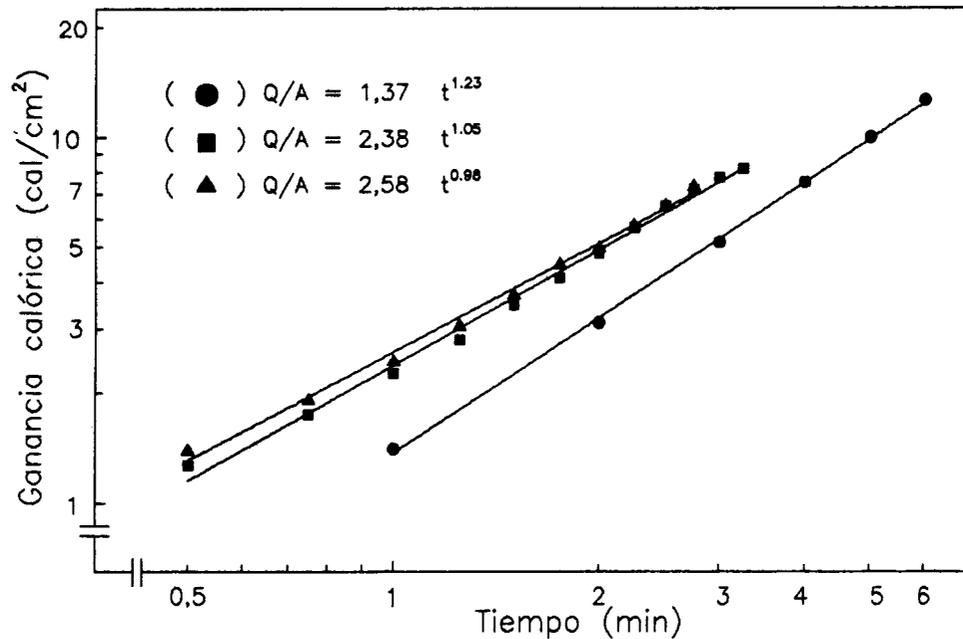


Fig. 1: Relación entre la ganancia calórica y el tiempo de exposición de *C. palluma* (●), *L. nigromaculatus* (▲) y *L. nitidus* (■). Relationships between heat gain and exposure time in the studied lizards. Species are identified by the initials of their generic and specific names.

es 19,6% más bajo que el estimado para tamaños corporales similares de *L. nigromaculatus* y *L. nitidus*.

Por otra parte, para animales de 40 g, la razón entre las superficies relativas de exposición estimadas por las ecuaciones de la Fig. 2 y las superficies corporales (S) totales; calculadas por la ecuación de regresión  $S = 10,55 \cdot W^{0,69}$  (cm<sup>2</sup>), obtenida a partir de los datos (nueve especies, n = 17) informados por Norris (1967); resulta ser para *C. palluma* de 29,2% y para las otras dos especies de 36,4%. Por lo tanto, no podemos descartar totalmente la influencia de factores fisiológicos, tales como la capacidad de absorción de los pigmentos de la piel a la radiación luminosa (Norris 1967, Porter 1967, Porter & Norris 1969, Pearson 1977, Crisp *et al.* 1979), control cardiovascular (Bartholomew & Tucker 1963, Weathers & Morgareidge 1971, Weathers 1971, Dmi'el & Borut 1972, Crawford 1984), tasa metabólica (Bartholomew & Tucker 1963, Dmi'el & Borut 1972, Crawford 1984) y/o factores estructurales como la relación superficie/masa corporal, que contribuirían a explicar la baja magni-

tud de la razón ganancia/oferta de *C. palluma*.

Un análisis de los tiempos de exposición estimados para alcanzar la PTB, bajo condiciones naturales de radiación promedio de verano e invierno obtenidas en el valle del Río Elqui (IV Región, Chile) por Maldini & Fernández (1989<sup>1</sup>), indican que el tiempo de exposición para *C. palluma* aumentaría aproximadamente 2,2 veces durante el invierno. El tiempo invertido para alcanzar la PTB sería de aproximadamente 59 min (Tabla 4); en cambio, el costo de tiempo de exposición que presentarían *L. nigromaculatus* y *L. nitidus* para alcanzar sus respectivas PTB, serían alrededor del 50% menor que el presentado por *C. palluma* (Tabla 4). Es probable que bajo condiciones naturales, los tiempos de exposición requeridos para alcanzar la PTB sean mayores, debido a efectos convectivos del aire que favorecerían la pérdida de calor.

El alto grado de dependencia térmica presente en *C. palluma*, en comparación a las dos especies de iguanidos, se deriva de su alta termofilia, marcada estenoter-

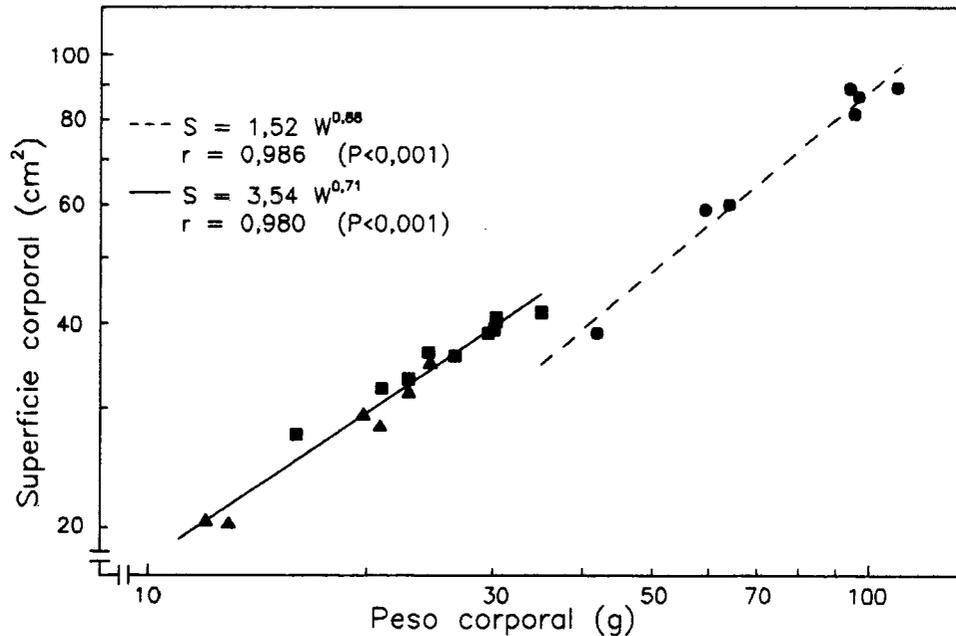


Fig. 2: Relación entre la superficie corporal de exposición y el peso corporal para las tres especies de lagartos. La línea punteada representa la curva de la ecuación de regresión para *C. palluma*; la línea continua, la curva definida por la ecuación de regresión calculada para las otras dos especies. Los símbolos siguen la representación de Fig. 1.

Relationships between lizard's exposed body surface and their body weight. Dotted line represents the regression equation for *C. palluma*; the solid line represents the regression equation for the two other species. Symbols as in Fig. 1.

TABLA 4

Tiempo de exposición (mín) estimado para alcanzar la PTB (°C) en los lagartos estudiados, en animales de 40 g. Las estimaciones se realizaron a partir de las ecuaciones de regresión (Fig. 1). Se asume que el tiempo de exposición es función lineal inversa a la intensidad calórica. La oferta termal de laboratorio, de verano y de invierno fue 6,70; 2,30 y 1,04 cal/cm<sup>2</sup> min, respectivamente.

Exposure time (min) to attain PTB (°C) in the studied lizards, in animal of 40 g, calculated from the regression equations give in Fig. 1. An inverse-linear correlation between exposure time and heat intensity is assumed. Laboratory, summer and winter thermal offerings were 6.70, 2.30 and 1.04 cal/cm<sup>2</sup>min, respectively.

Especie	PTB	Ganancia calórica	Tiempo de exposición		
			Laboratorio	Verano	Invierno
<i>C. palluma</i>	39,2	20,6	9,1	26,5	58,6
<i>L. nigromaculatus</i>	31,7	11,4	4,6	13,4	29,6
<i>L. nitidus</i>	33,7	13,0	5,0	14,6	32,2

mia y baja capacidad en la ganancia calórica; condición que debiera reflejarse en períodos prolongados de exposición a la radiación solar, como ha sido descrito para especies que ocupan ambientes con marca-

da estacionalidad o baja oferta térmica (Avery 1976). *Callopietes palluma* es un lagarto preferentemente insectívoro (Castro *et al.* 1991), que debiera presentar estrategias de caza activa similares a la de otros

teiididos, los que ocupan aproximadamente un 70% de su actividad diaria en la captura de sus presas (Bennett 1983). Esta conducta obligaría a *C. palluma*, durante los meses de baja oferta térmica, a mantener una sostenida actividad locomotora en desmedro de conductas termorregulatorias. Si así ocurriera, los patrones termorregulatorios de *C. palluma* estarían dados por una conducta compleja y contradictoria con las condiciones térmicas ambientales y con las características termobiológicas que muestra esta especie en particular.

La actividad de *C. palluma*, a diferencia de *L. nigromaculatus* y *L. nitidus*, está restringida a los meses de mayor oferta térmica; esto se explicaría por su alto grado de dependencia térmica, como consecuencia de la elevada termofilia, marcada estenotermia y baja tasa de ganancia calórica; características termobiológicas que constituirían una restricción fisiológica que se refleja en el uso temporal del hábitat por ausencia de una fuente radiante adecuada y/o suficiente (véase Tracy & Christian 1986, para otros ejemplos). Estas condiciones fisiológicas llevarían a *C. palluma* a permanecer inactivo durante largos períodos (4 a 5 meses), fenómeno que podría describirse como una estrategia bioenergética evasiva.

#### AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos a Luis Contreras, por sus sugerencias al manuscrito, y a Miguel Torrealba, Héctor García y Oscar Meléndez, por su colaboración en el trabajo experimental. Este estudio fue financiado por la Dirección de Investigación de la Universidad de La Serena (DIULS N° 130-2-19 y 130-2-33).

#### 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.
- AVERY RA (1982) Field studies of body temperature and thermoregulation. En: Gans C & FH Pough (eds). Biology of the reptilia 12: 93-166. Academic Press, London.
- BAEZ C & A CORTES (1990) Precisión de la termorregulación conductual del lagarto neotropical *Tropidurus quadrivittatus*. (Lacertilia: Iguanidae). Revista Chilena de Historia Natural 63: 203-209.
- BARTHOLOMEW GA & VA TUCKER (1963) Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. Physiological Zoology 36: 199-218.
- BENNETT AF (1983) Ecological consequences of activity metabolism. En: Huey RB, ER Pianka & TW Schoener (eds). Lizard ecology, studies of a model organism: 11-23. Harvard University Press, Cambridge.
- BERK ML & JE HEATH (1975) An analysis of behavioral thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. Journal of Thermal Biology 1: 15-22.
- CABANAC M (1985) Strategies adopted by juvenile lizards foraging in a cold environment. Physiological Zoology 58: 262-271.
- CASTRO SA, JE JIMENEZ & FM JAKSIC (1991) Diet of the race-runner *Callopiastes palluma* in north-central Chile. Journal of Herpetology 25: 127-129.
- CEI JM & J LESCURE (1985) Identité de *Lacerta palluma* Molina 1972, et revalidation de *Centrura flagellifer* Bell, 1843 (Reptilia, Sauria). Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Paris 2: 451-459.
- 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, K Johansen & L Bolis (eds). A companion to animal physiology: 198-215. Cambridge University Press, New York.
- CRISP M, LM COOK & FV HERWARD (1979) Color and heat balance in the lizard *Lacerta dugesii*. Copeia 1979: 250-258.
- DAWSON WR (1975) On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. En: Gates DM & RB Schmerl (eds). Perspectives of biophysical ecology 12: 443-473. Springer-Verlag, New York.
- DM'EL R & A BORUT (1972) Thermal behavior, heat exchange, and metabolism in the desert snake *Spalerosophis cliffordi*. Physiological Zoology 45: 78-94.
- DONOSO-BARROS R (1966) Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago.
- FUENTES ER & FM JAKSIC (1979) Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. Copeia 3: 546-548.
- HERTZ PE & RB HUEY (1981) Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. Ecology 62: 515-521.
- HUEY RB (1974) Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. Science N.Y. 184: 1001-1003.
- HUEY RB (1982) Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. En: Gans C & HP Pough (eds). Biology of the reptilia 12: 25-91. Academic Press, London.
- HUEY RB & M SLATKIN (1976) Costs and benefits of lizard thermoregulation. The Quarterly Review of Biology 51: 363-384.
- 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 81: 16-20.

- NORRIS KS (1967) Color adaptation in desert reptiles and its thermal relationships. En: Milstead WW (ed). Lizard ecology a symposium 162-229. University of Missouri Press, Columbia, Missouri.
- PEARSON OP (1977) The effect of substrate and of skin color on thermoregulation of a lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology* 58: 353-359.
- PEARSON OP & DF BRADFORD (1976) Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia* 1976: 155-170.
- PORTER WP (1967) Solar radiation through the living body walls of vertebrates with emphasis on desert reptiles. *Ecological Monographs* 37: 273-296.
- PORTER WP & KS NORRIS (1969) Lizard reflectivity change and its effect on light transmission through body wall. *Science (New York)* 163: 482-484.
- 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 of day: heat exchange rates and oxygen consumption in the lacertid lizard, *Lacerta viridis*. *Physiological Zoology* 58: 71-79.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1979) Desert Animals. Physiological problems of heat and water. Dover Public. Inc. New York.
- TEMPLETON JR (1970) Reptiles. En: Whittow GC (ed). *Comparative Physiology of Thermoregulation*: 167-221. Academic Press, 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 of Neotropical Fauna and Environment* 16: 165-167.
- WEATHERS WW (1971) Some cardiovascular aspects of temperature regulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 40: 503-515.
- WEATHERS WW & KR MORGAREIDGE (1971) Cutaneous vascular responses to temperature change in the spinytailed iguana, *Ctenosaura hemilopha*. *Copeia* 1971: 704-710.
- WITHERS PC & JD CAMPBELL (1985) Effects of environmental cost on thermoregulation in the desert iguana. *Physiological Zoology* 58: 329-339.