

Termorregulación de la lagartija *Liolaemus chacoensis* (Squamata: Liolaemidae) durante su ciclo reproductivo, en el Chaco occidental, Argentina

Graciela Astudillo^{1,2,4*}, Mariela Córdoba^{1,2,4}, Rodrigo Gómez Alés^{2,3,4}, Juan Carlos Acosta^{1,3,4} & Héctor José Villavicencio^{3,4}

1. Centro de Investigaciones de la Geósfera y Biosfera (CIGEOBIO)-CONICET. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Av. Ignacio de la Roza 590, San Juan, Argentina; astudillo.vanesa@gmail.com, carranzamari@gmail.com, jccostasanjuan@gmail.com
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina; rodrigo.gomezales@gmail.com
3. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; hvillavicencio@gmail.com
4. Gabinete de Diversidad y Biología de Vertebrados del Árido (DIBIOVA-UNSJ). Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina.

* Correspondencia

Recibido 08-I-2019. Corregido 14-VIII-2019. Aceptado 01-X-2019.

Abstract: Thermoregulation of *Liolaemus chacoensis* lizard (Squamata: Liolaemidae) during its reproductive cycle, in the Western Chaco, Argentina. 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. Also, changes in the reproductive cycle cause changes in thermophysiological parameters. This study is the first to address the relationship of thermoregulation with reproductive activity and sex, for a species of *Liolaemus* from the Chaco ecoregion. The aim of this work was to determine how the reproductive, recruitment and post-reproductive periods influences, as well as the effect of sex and snout-vent length on the thermoregulation of *Liolaemus chacoensis*. Individuals were captured by hand in the Southern sector of Valle Fertil, San Juan province, Argentina. A total of 44 individuals were captured during the months of November 2014, February 2015 and March 2015. Body (T_b), substrate (T_s) and air (T_a) temperatures were recorded. Also, biophysical models were used to record operative temperatures. Later selected temperatures (T_{sel}) were evaluated at the laboratory. Finally, thermoregulatory efficiency index was calculated. Results indicated that *L. chacoensis* T_b was positively related to T_a , presenting a heliothermic behavior that was maintained during periods and sex. Also, T_b was higher in reproductive and recruitment periods than in post-reproductive period. In particular, only sex had an effect on T_{sel} , however for the interquartile range of T_{sel} both the period of reproductive cycle and sex had an effect. The thermoregulatory efficiency index indicated that *L. chacoensis* is an absolute thermoconformist. However, in the reproductive period both males and females change towards active thermoregulation. These results show that thermophysiological parameters vary in different periods of reproductive cycle and the active microsite selection would be a mechanism in maintenance of body temperature of this species.

Key words: temperature, effectiveness of thermoregulation, thermal quality, ectotherms, reproductive cycle.

Astudillo, G., Córdoba, M., Gómez Alés, R., Acosta, J. C., & Villavicencio, H. J. (2019). Termorregulación de la lagartija *Liolaemus chacoensis* (Squamata: Liolaemidae) durante su ciclo reproductivo, en el Chaco occidental, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 67(6), 1505-1519.

La regulación de la temperatura corporal en los lagartos cumple 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. Los lagartos combinan una serie de respuestas conductuales, bioquímicas y fisiológicas (Marquet, Ortíz, Bozinovic, & Jaksic, 1989) que aseguran que su temperatura corporal esté dentro de los límites máximos y mínimos de su nicho térmico (Moyes & Schulte, 2007). Asimismo, los lagartos obtienen el calor a través de la radiación directa del sol (heliotermia) o por contacto con el sustrato (tigmotermia) (Martori, Aun, & Orlandini, 2002; Pianka & Vitt, 2003). Además, algunos factores intrínsecos como el sexo, tamaño y masa corporal afectarían el intercambio calórico, y pueden ayudar a una mayor eficiencia en la termorregulación (Stevenson, 1985; Christian, 1998; Du, Yan, & Ji, 2000). Las estrategias de termorregulación, dependen de la forma en la cual obtienen el calor, siendo termoconformista cuando su temperatura corporal es similar a las que le provee el ambiente sin modificarla. A su vez, otro tipo de estrategia es la termorregulación activa, donde el individuo mantiene su temperatura corporal a una temperatura diferente a las de su ambiente, a través de una variedad de mecanismos conductuales y fisiológicos (Huey & Slatkin, 1976; Zug, Vitt, & Caldwell, 2001). Para determinar las estrategias termorregulatorias, Hertz, Huey y Stevenson (1993) plantean la necesidad de conocer no sólo la temperatura corporal de campo sino también la temperatura (o el rango intercuartil de temperaturas) que seleccionan en ausencia de factores bióticos y abióticos; que es denominada temperatura seleccionada (T_{sel}) (Hertz et al., 1993). A su vez, estos autores destacan la importancia de conocer las temperaturas operativas; 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). Este método ha facilitado la caracterización cualitativa y cuantitativa de la termorregulación en diversas

especies de lagartijas, en estudios de selección de hábitat (Bauwens, Hertz, & Castilla, 1996; Christian & Weavers, 1996; Grbac & Bauwens, 2001; Sartorius, do Amaral, Durtsche, Deen, & Lutterschmidt, 2002), partición de recursos (Hertz, 1992) y en los que han abordado el efecto de la estacionalidad en los mecanismos conductuales de termorregulación (Bauwens et al., 1996; Díaz & Cabezas-Díaz, 2004; Stellatelli et al., 2018).

El género *Liolaemus* está representado por más de 257 especies que se distribuyen a lo largo de una amplia diversidad de ambientes en América del Sur (Abdala & Quinteros, 2014). Este género de lagartos es ecológicamente versátil, las especies muestran diferencias intra e interespecífica en las temperaturas corporales de campo, en el comportamiento de termorregulación y en los patrones de actividad diaria asociada a las condiciones climáticas (Fuentes & Jaksic, 1979; Jaksic & Schwenk, 1983; Marquet et al., 1989; Carothers, Marquet, & Jaksic, 1998; Labra, 1998; Martori et al., 2002; Medina et al., 2012; Moreno Azócar et al., 2013; Cruz et al., 2014). En los últimos años ha sido un grupo muy estudiado, en el cual se ha reportado información sobre su ecología, fisiología y otros aspectos de la biología (Abdala & Quinteros, 2014). En base a estos estudios se ha sugerido que las temperaturas corporales de campo dependen en gran medida de las temperaturas ambientales (Labra, Vidal, Solís, & Penna, 2008) y que *Liolaemus* tendría una fisiología térmica flexible, como es el caso de las poblaciones de *L. bellii* estudiadas por Labra (1998). Particularmente, este estudio es el primero en abordar en una especie de *Liolaemus* de la ecorregión del Chaco, la relación de la termorregulación con la actividad reproductiva y el sexo. Esta región es un área subtropical que presenta diferencias estacionales bien marcadas (Sarmiento, 1972; Díaz, 2007) y los valores promedios de temperaturas ambientales son variables (Karlin, 2012). *Liolaemus chacoensis* es la especie más representativa del bosque chaqueño, se distribuye desde latitudes tropicales (21° S) (Gonzales, Muñoz, & Cortez, 2006; Aguilar-Kirigin & Ocampo,

2011) hasta los 33° de latitud sur (Fitch, 1970). Su distribución abarca las áreas chaqueñas de Paraguay, Argentina (Ceí, 1993; Lavilla, Cruz, & Scrocchi, 1995; Uetz, 2006) y Bolivia (Gonzales et al., 2006; Aguilar-Kirigin & Ocampo, 2011). En Argentina, se distribuye en sectores del Chaco Árido de Llanura y Chaco Serrano. Es un lagarto pequeño, no supera los 55 mm de longitud hocico-cloaca y las hembras son de mayor tamaño (47.2 mm LHC) que los machos (42.3 mm LCH) (Cabrera, Scrocchi & Cruz, 2013; Astudillo, 2018). En lagartos de ambientes templados, los ciclos reproductivos responden a un patrón estacional (Cruz-Elizalde & Ramírez-Bautista, 2016; Stellatelli et al., 2018). La duración de cada evento del ciclo reproductivo, tales como gametogénesis, ovulación, cópula, fertilización, oviposición y nacimientos, está regulado por la temperatura ambiental (Ortiz, 1981; Olivares, Tapia, Estica, Henríquez, & Bustos Obregon, 1987, Pough et al., 1998). En particular, para una población de *L. chacoensis* de zonas templadas y de baja altitud, Cruz y Ramírez Pinilla (1996) mencionan que es una especie ovípara con un ciclo reproductivo afectado por la temperatura ambiental, describiendo así un patrón de actividad reproductiva estacional, de primavera-verano. En este contexto, se plantearon tres interrogantes: primero, ¿los diferentes períodos del ciclo reproductivo afectan la termorregulación de *L. chacoensis*?, segundo, ¿existen diferencias sexuales en la termorregulación de *L. chacoensis*? y tercero, ¿la longitud hocico-cloaca (LHC) influye en la termorregulación? En este trabajo, los objetivos propuestos fueron: (1) determinar la relación entre la temperatura del aire (T_a) y la temperatura del sustrato (T_s) con la temperatura corporal de campo (T_c) de *L. chacoensis*, probando el efecto de la LHC, del período (reproductivo, reclutamiento y pos-reproductivo) y sexo; (2) contrastar la T_c , T_a y T_s según el período y el sexo; (3) contrastar la T_{sel} según el período, sexo y LHC; (4) conocer la variabilidad de las temperaturas operativas en tres períodos del ciclo reproductivo y en cinco micrositos, en un sector del extremo sur del Chaco occidental y (5) cuantificar y

comparar los índices descriptivos de termorregulación (precisión en la termorregulación, calidad térmica del hábitat y eficiencia en la termorregulación) de acuerdo al período y sexo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se llevó a cabo en las últimas estribaciones del Chaco Árido, hacia el oeste de Argentina, en la localidad de Chucuma, ubicada en la provincia de San Juan (30°58'00" S & 67°17'00" W, 744 msnm), que corresponde a la distribución más occidental del Chaco Árido y pertenece a la provincia fitogeográfica del Chaco. La vegetación dominante conforma un bosque abierto xerófilo constituido por *Schinopsis haenkeana*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, diversos algarrobos (*Prosopis* spp.) y *Celtis ehrenbergiana*. Entre los arbustos más representativos se encuentra *Larrea divaricata*, *Mimozyanthus carinatus*, *Bulnesia foliosa*, *Prosopis torquata* y numerosas gramíneas como *Gouinia paraguariensis*, *Chloris virgata*, *Aristida mendocina* y *Pappophorum caespitosum* (Márquez, Ripoll, Dalmaso, Ariza, & Jordan, 2014). La temperatura media anual es de 19.5 °C con una mínima y máxima promedio entre 11 y 26 °C, respectivamente. El período de máxima concentración de lluvias es de noviembre a marzo, con un promedio anual de 300 mm (Morello, Sancholuz, Blanco, & Protomastro, 1985).

Trabajo de campo: Los muestreos se realizaron teniendo en cuenta tres periodos definidos por la actividad reproductiva. El período reproductivo (noviembre 2014) comprende cortejo, copula y fecundación; el período de reclutamiento (febrero 2015) en el cual sólo se observaron nacimientos y el período pos-reproductivo (marzo 2015) destinado a la reserva de cuerpos grasos, sin actividad reproductiva. Cada período de muestreo tuvo la duración de un día. El horario de muestreo fue de 9:00 a 19:00 h, cubriendo el periodo de actividad diaria de la especie. Para el agrupamiento de los tres períodos se tuvo en cuenta la biología reproductiva de *L. chacoensis*, ya que se conoce

que tanto en machos como hembras los eventos reproductivos son marcadamente diferentes en cada período (Galdeano, com. pers.). La técnica de captura fue mediante lazo o por captura manual. Se capturó un total de 44 individuos adultos (reproductivo: 17 individuos; reclutamiento: 10 individuos y en el período pos-reproductivo: 17 individuos). Inmediatamente después de la captura, se registró la temperatura corporal de campo de cada lagarto insertando una sonda 0.5 cm en la cloaca, utilizando un termómetro de lectura rápida (TES TP-K01, 1.6 mm, Taipei, Taiwán). Los individuos fueron manipulados por la cabeza para evitar la transferencia de calor. Registramos la LHC de cada lagarto utilizando un calibre Vernier (Lee Tools ± 0.02 mm) y la masa corporal (MC) con una balanza digital portátil (Pesola PPS 200, ± 0.1 g). Se consideraron hembras adultas aquellas que presentaron una LHC mayor a 45 mm (Pelegrin & Bucher, 2015) y machos adultos aquellos individuos que superaron los 37 mm (Cruz & Ramírez Pinilla, 1996). El sexo se diferenció de acuerdo a los caracteres dimórficos sexuales externos (Cabrera et al., 2013). Se capturaron 21 hembras, de las cuales siete fueron identificadas como grávidas y 14 como no grávidas. El estado de gravidez de las hembras se detectó por palpación abdominal. La diferencia entre hembras grávidas y no grávidas se discriminó para el ensayo de temperatura seleccionada, ya que esta condición podría ser un factor modulador de T_{sel} (Labra et al., 2008). Las capturas fueron autorizadas por la Secretaría de Ambiente, Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de la provincia de San Juan (exp. no. 004047-2012, H.J.V).

Inmediatamente después de la captura se registraron las temperaturas microambientales en cada sitio. La temperatura del sustrato (T_s) se registró por contacto de la sonda del termómetro con el sustrato y la temperatura del aire (T_a) se obtuvo a 1 cm de altura del sustrato. Tanto T_s como T_a se registraron utilizando un termómetro de lectura rápida (TES TP-K02). Por otro lado, para registrar las temperaturas operativas (T_o) se utilizaron modelos biofísicos (66 x 15 mm) cilíndricos, huecos de

cloruro de polivinilo (PVC) y de coloración gris opaca, simulando el tamaño corporal (sin cola) de un individuo adulto. Ambos extremos de los modelos fueron cubiertos con silicona líquida, dejando en uno de ellos un pequeño orificio en el centro que permite insertar en su interior una termocupla. Los modelos biofísicos de T_o fueron previamente calibrados en el laboratorio, utilizando comparaciones simultáneas de temperaturas corporales de los lagartos y los modelos de PVC. El calentamiento (± 40 °C) y enfriamiento (± 10 °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 un minuto simultáneamente las temperaturas de los modelos y las temperaturas corporales de los lagartos. El modelo de PVC de 66 x 15 mm mostró un mejor ajuste (Correlación de Spearman, T_c (Modelo), $r > 0.9$, $P < 0.001$). Se utilizaron cinco modelos, cada uno fue conectado a un registrador de datos (HOBO © ProV2) previamente programado para que registre las temperaturas de los micrositios, cada cinco min, durante diez horas (de 9:00 a 19:00 h). El período de tiempo de registro de las T_o fue elegido teniendo en cuenta el rango de actividad de los lagartos (Martínez, com. pers.). Para cada micrositio (bajo árbol, bajo arbusto, bajo roca, sobre roca y suelo desnudo) se colocó un modelo de PVC. Para la selección de los micrositios se consideraron los más utilizados por *L. chacoensis* (obs. pers.).

Trabajo de laboratorio: Los individuos capturados fueron trasladados al laboratorio de biología de la FCEfyN-UNSJ, para estimar la T_{sel} . Este ensayo se realizó siguiendo el protocolo estandarizado de Hertz et al. (1993). Se utilizó un terrario de madera con ocho subdivisiones con el fin de colocar cada individuo en un carril independiente. Se logró un gradiente lineal de temperatura (17-65 °C) en concordancia con los estudios de Iburgüengoytía, Renner, Boretto, Piantoni y Cussac (2007), Kubisch, Fernández e Iburgüengoytía (2011,

2016). 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. La T_{sel} se obtuvo al adherir a cada individuo una termocupla ultrafina conectada a un dispositivo TC-08 USB (OMEGA® Precision Fine Wire Thermocouples, diámetro 0.5 mm). La termocupla se colocó en el lado ventral de los ejemplares, adhiriéndola mediante una cinta adhesiva hipoalérgica. Cada individuo estuvo durante tres horas en este ensayo sin interferir ni manipular a los mismos durante el registro. Con los valores de T_{sel} de cada individuo se obtuvo un valor promedio. Se calculó el rango intercuartil de T_{sel} con los cuartiles del 25 y 75 % (T_{sel} -inferior y T_{sel} -superior), que representa los límites naturales en los que funciona el termostato hipotalámico (Hertz et al., 1993). Ninguno de los individuos murió durante el estudio y una vez culminados los ensayos fueron regresados al sitio de estudio.

Eficiencia en la termorregulación: Las tres variables térmicas registradas para la población (T_c , T_{sel} y T_o), fueron utilizadas para calcular la eficiencia en la termorregulación (E) por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993).

Se cuantificó la media de la precisión en la termorregulación (d_b), que es igual a la diferencia de la T_c con respecto al rango intercuartil de T_{sel} de cada individuo. Luego se calculó el índice de calidad térmica del ambiente desde la perspectiva de un organismo no termorregulador (d_e), como la diferencia de la T_o con respecto al rango intercuartil de T_{sel} de cada individuo. Se consideraron sólo valores absolutos. Si la T_c o T_o están por debajo del cuartil inferior, entonces $d_b = \text{rango intercuartil de } T_{sel} \text{ inferior} - T_c$ y $d_e = \text{rango intercuartil de } T_{sel} \text{ inferior} - T_o$, respectivamente. Si la T_c o T_o están por encima del cuartil superior, entonces $d_b = \text{rango intercuartil de } T_{sel} \text{ superior} - T_c$ y $d_e = \text{rango intercuartil de } T_{sel} \text{ superior} - T_o$, respectivamente. Cuando la

T_c o T_o estuvo dentro del rango intercuartil de T_{sel} se consideró d_b y d_e igual a cero. Un valor alto de d_b y d_e 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 hábitat térmicamente óptimo (Lara-Reséndiz, Díaz de la Vega-Pérez, Jiménez-Arcos, Gadsden, & Méndez-De La Cruz, 2014). Por último, la eficiencia en la termorregulación (E) fue calculada como: $E = 1 - (\text{media } d_b / \text{media } d_e)$, 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 $E = 0$ indican un comportamiento de termoconforme absoluto. Los valores negativos de E representarían a aquellos individuos que evitan hábitats térmicamente favorables (Hertz et al., 1993).

Para evaluar el efecto de las variables microambientales sobre la temperatura corporal de campo de los individuos, se aplicaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) con distribución de errores gaussiana y la función de enlace *identity*. La variable respuesta fue la T_c y las explicativas fueron T_s , T_a , LHC y MC; teniendo en cuenta el período y el sexo (Crawley, 2007). Para conocer el efecto del período, sexo y LHC sobre T_{sel} , se utilizó un GLM con distribución gamma y función de enlace *inverse*. Para evaluar la significancia del período y sexo, que fueron tomadas para ambos GLM como variables categóricas, se utilizó la prueba de Wald (Sokal & Rohlf, 1995). No obstante, la masa corporal se correlacionó con LHC ($r > 0.7$, $P < 0.001$) y por lo tanto se eliminó a MC de los modelos (Neter, Wasserman, & Kutner, 1990). Esta selección de modelos se realizó por reducción de la devianza, como una medida del ajuste del modelo a los *datos* (Cayuela, 2011).

Para evaluar la variación de la T_c entre período y sexo, se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) bifactorial con interacción. Se utilizó como test *a posteriori* la prueba de Tukey HSD. Se probó la normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilks y la homogeneidad

de varianza se analizó a través de la prueba de Bartlett. Para realizar la comparación entre las variables T_s y T_a , se utilizó la prueba de Mann-Whitney, debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Para observar el efecto del período y sexo sobre T_s y T_a , se utilizó ANOVA bifactorial con interacción y como test *a posteriori* la prueba de Tukey HSD. Este último procedimiento también se realizó para analizar el efecto de los factores período y sexo sobre T_a . Finalmente, para comparar la T_o entre las diferentes variables categóricas (período y micrositio) y a su vez la comparación de los índices d_b y d_e según el período y sexo, se utilizaron las pruebas de Mann-Whitney y Kruskal Wallis. Todas las pruebas se trabajaron con un nivel de confianza del 95 %. Las pruebas estadísticas se realizaron con el software R, versión 3.2.2 (R Core Team, 2015) y SigmaPlot 11.0.

RESULTADOS

Los resultados de T_c , T_{sel} , así como las T_a , T_s , d_b , d_e y E se muestran en la Tabla 1. El modelo obtenido con respecto a la relación de la T_c de los lagartos y las variables T_a , T_s , LHC, período y sexo; incluyó a la T_a como la única variable significativa ($P < 0.001$). Este modelo muestra que la T_a explicó un 62 % de la variación de T_c de los lagartos. La ecuación de regresión logística en el modelo seleccionado muestra que la T_c aumenta 1 °C cada 0.4 °C de la T_a (Fig. 1).

La temperatura corporal de campo para el período pos-reproductivo fue 3.86 °C menor con respecto a la T_c del período reproductivo y 2.84 °C inferior a la T_c del período de reclutamiento (ANOVA, $F_{2,42} = 17.05$, $P < 0.001$, Tabla 1, Fig. 2A). El sexo no tuvo un efecto significativo sobre T_c (ANOVA, $F_{1,43} = 1.0$,

TABLA 1

Temperatura corporal de campo, temperaturas microambientales, temperatura seleccionada en laboratorio, rango intercuartil de T_{sel} y los índices de termorregulación para la muestra total, período y sexo

TABLE 1

Field body temperature, microenvironmental temperatures, temperature selected in the laboratory, interquartile range of T_{sel} and the thermoregulation indices for the total sample, period and sex

Clase	N	$T_{corporal}$	T_{aire}	$T_{sustrato}$	$T_{seleccionada}$	Rango intercuartil de T_{sel} ($T_{sel-inferior}$ y $T_{sel-superior}$)	d_b	d_e	E
Total	44	33.4 ± 2.6	28.6 ± 4.7	34.6 ± 6.1	32.8 ± 3.5	30.9 ± 4.7 - 34.9 ± 2.8	2.6 ± 3.8	3.9 ± 4.4	0.3
Reproductivo	17	35.2 ± 1.4	32.0 ± 2.6	38.0 ± 6.1	35.3 ± 3.3	33.7 ± 4.4 - 37.1 ± 2.8	1.5 ± 1.2	7.2 ± 2.8	0.7
Machos	8	34.3 ± 1.5	31.0 ± 3.3	36.6 ± 6.5	33.8 ± 3.5	31.5 ± 4.3 - 36.1 ± 3.2	1.5 ± 1.5	8.1 ± 3.04	0.8
Hembras	9	35.9 ± 0.9	33.0 ± 1.5	39.2 ± 5.9	37.8 ± 0.4	37.3 ± 0.5 - 38.5 ± 0.6	1.6 ± 0.6	5.7 ± 0.3	0.7
Reclutamiento	10	34.1 ± 2.2	30.5 ± 3.2	38.3 ± 6.9	35.5 ± 4.1	34.1 ± 4.5 - 37.2 ± 4.1	0.9 ± 1.4	0.6 ± 1.1	-0.5
Machos	5	33.5 ± 1.7	30.8 ± 3.0	37.9 ± 9.1	34.4 ± 5.3	32.6 ± 5.8 - 36.5 ± 5.4	0.7 ± 0.9	1.2 ± 1.0	0.4
Hembras	5	34.6 ± 2.7	30.2 ± 3.7	38.7 ± 9.7	36.6 ± 1.4	35.6 ± 1.4 - 38.0 ± 1.2	1.2 ± 1.8	0.06 ± 0.1	-19
Pos-reproductivo	17	31.3 ± 2.3	24.0 ± 3.0	29.1 ± 6.7	29.8 ± 3.1	26.9 ± 4.9 - 31.8 ± 1.6	4.3 ± 5.2	4.3 ± 6.9	0
Machos	10	31.6 ± 1.6	24.7 ± 2.8	30.3 ± 5.0	32.7 ± 3.3	30.0 ± 4.9 - 35.8 ± 1.7	1.9 ± 2.4	1.1 ± 3.6	-0.7
Hembras	7	30.6 ± 3.0	22.9 ± 3.1	27.5 ± 6.7	24.5 ± 3.0	22.3 ± 5.1 - 26.0 ± 1.6	7.7 ± 6.4	9.0 ± 7.8	0.1
Machos	23	33.0 ± 2.0	28.2 ± 4.3	34.1 ± 7.1	33.5 ± 3.7	31.1 ± 4.7 - 36.0 ± 3.3	1.5 ± 1.9	3.5 ± 4.6	0.5
Hembras	21	34.0 ± 3.1	29.0 ± 5.2	35.2 ± 9.3	31.8 ± 2.7	30.6 ± 4.1 - 33.2 ± 1.9	4.0 ± 5.1	5.4 ± 6.2	0.2

T = Temperatura, T_{sel} = Temperatura seleccionada, $T_{sel-inferior}$ = Cuartil inferior de la temperatura seleccionada, $T_{sel-superior}$ = Cuartil superior de la temperatura seleccionada, Media ± desviación estándar, d_b = Precisión en la termorregulación, d_e = calidad térmica del hábitat, E = Eficiencia en la termorregulación, N = Tamaño de la muestra.

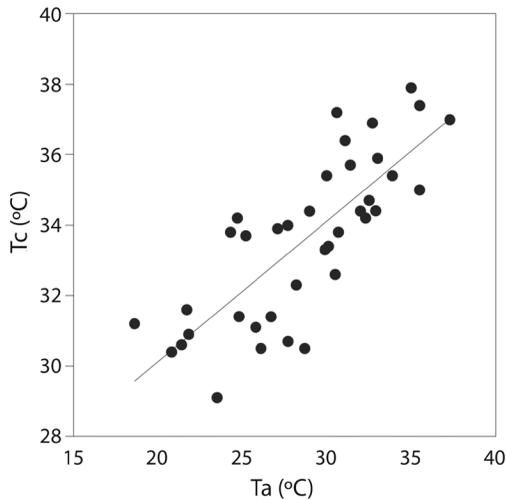
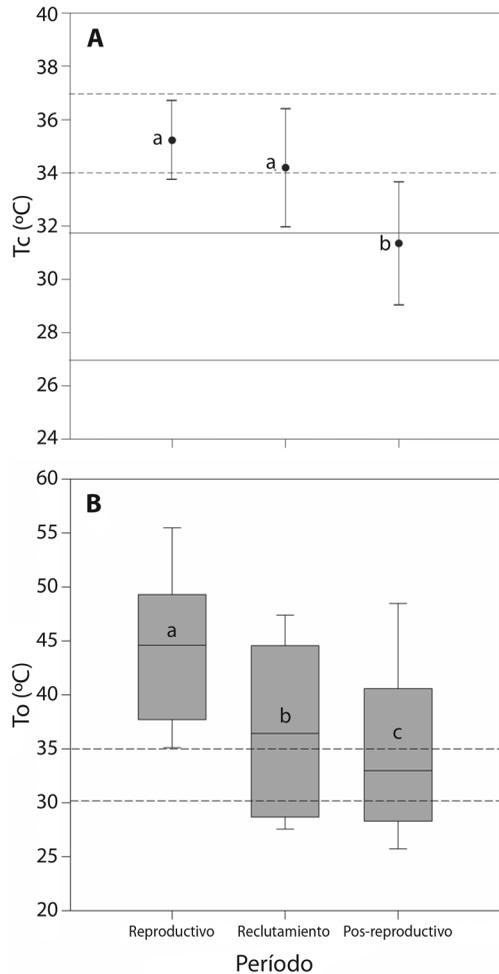


Fig. 1. Relación entre la temperatura corporal de campo (T_c) de *Liolaemus chacoensis* y la temperatura del aire (T_a), ($P < 0.001$, $N = 44$, $T_c = 22.16 + 0.39(T_a)$) en el extremo sur del Chaco occidental, San Juan, Argentina.

Fig. 1. Relation between field body temperature (T_b) of *Liolaemus chacoensis* and air temperature (T_a), ($P < 0.001$, $N = 44$, $T_b = 22.16 + 0.39(T_a)$) in the extreme south of the western Chaco, San Juan, Argentina.

$P = 0.3$). En los tres períodos el valor promedio de T_c se ubica dentro del rango intercuartil de T_{sel} (Fig. 2A). Al comparar las temperaturas microambientales T_a y T_s de la muestra total, se obtuvo que la T_s es mayor a T_a (Mann-Whitney, $U = 503$, Mediana $_{T_s} = 34.6$, Mediana $_{T_a} = 29.4$, $P < 0.001$, Tabla 1). Las temperaturas microambientales T_a y T_s , fueron menores en el período pos-reproductivo con respecto al período reproductivo y de reclutamiento (T_a , ANOVA, $F_{2,42} = 35.7$, $P < 0.001$, T_s , ANOVA, $F_{2,42} = 8.2$, $P = 0.001$, Tabla 1). La T_a y T_s donde se capturaron a las hembras en comparación con las temperaturas microambientales donde se capturaron a

Fig. 2. A. Variación de la temperatura corporal de campo (T_c) de *Liolaemus chacoensis* en función del período (reproductivo, reclutamiento y pos-reproductivo). Las líneas continuas indican el rango intercuartil de T_{sel} para el período pos-reproductivo y las líneas discontinuas señalan el rango intercuartil de T_{sel} para el período reproductivo y reclutamiento. Se muestra el valor medio y la desviación estándar. **B.** Variación de la temperatura operativa (T_o)



de los modelos biofísicos de acuerdo al período. La línea horizontal indica la mediana, las barras de error superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10, respectivamente. Las líneas discontinuas indican el rango intercuartil de T_{sel} para la muestra total. Las letras indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Fig. 2. A. Variation of field body temperature (T_b) of *Liolaemus chacoensis* as a function of the period (reproductive, recruitment and post-reproductive). The solid lines indicate the interquartile range of T_{sel} for the post-reproductive period and the dashed lines indicate the interquartile range of T_{sel} for the reproductive and recruitment period. The mean value and the standard deviation are shown. **B.** Variation of the operative temperature (T_o) of the biophysical models according to the period. The horizontal line indicates the median, the upper and lower error bars of the box indicate the 90th and 10th percentiles, respectively. Dashed lines indicate the interquartile range of T_{sel} for the total sample. The letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

los machos fueron similares (T_a , ANOVA, $F_{1,43} = 0.02$, $P = 0.8$, T_s , ANOVA, $F_{1,43} = 0.007$, $P = 0.9$, Tabla 1).

La temperatura seleccionada no varió entre hembras grávidas y no grávidas (Mann-Whitney, $U = 33.0$; Mediana_{grávidas} = 36.5, Mediana_{no grávidas} = 31.5, $N_{grávidas} = 7$, $N_{no grávidas} = 10$, $P = 0.8$). Por lo tanto, en análisis posteriores se agruparon sólo como hembras. El modelo mínimo adecuado mostró que el sexo fue la única variable que influyó sobre la T_{sel} , con una devianza de un 11 % (Tabla 2). En hembras, la mínima temperatura seleccionada se registró a 19 °C, mientras que en machos fue de 23 °C. La máxima T_{sel} para hembras se observó a los 39 °C y para machos a 37 °C. Respecto a los límites del rango intercuartil de T_{sel} , se obtuvo que tanto el período, el sexo y la interacción de ambas variables tuvieron efecto sobre $T_{sel-inferior}$ y $T_{sel-superior}$ (Tabla 2). Para $T_{sel-inferior}$ el modelo mínimo obtenido explica un 64 % y para $T_{sel-superior}$ un 62 %. En el período reproductivo y reclutamiento, $T_{sel-inferior}$ y $T_{sel-superior}$ alcanzan temperaturas por encima de los 33 °C. A diferencia del pos-reproductivo, en donde $T_{sel-inferior}$ y $T_{sel-superior}$ se ubican por debajo de los 32 °C; particularmente, estas temperaturas

fueron inferiores a los 26 °C en hembras pos-reproductivas (Tabla 1).

La T_o promedio para la muestra total fue de 38.7 ± 9.1 °C (intervalo 22.0 a 57.9 °C). Para el período reproductivo se obtuvo un valor de 44.3 ± 7.2 °C (intervalo 31.7 a 57.9 °C), en el de reclutamiento 37.2 ± 7.6 °C (intervalo 26.1 a 52.2 °C) y en el período pos-reproductivo fue 35.0 ± 8.6 °C (intervalo 22.0 a 53.8 °C), existiendo diferencias significativas entre períodos (Kruskal-Wallis, $H = 937.7$, g. l. = 2, $P < 0.001$, Fig. 2B). La T_o entre micrositios fue diferente, siendo significativamente mayor para el suelo desnudo (Kruskal-Wallis, $H = 2255.8$, g. l. = 4, $P < 0.001$, Fig. 2B). El índice de precisión en la termorregulación (d_b) de *L. chacoensis* fue similar entre períodos (Kruskal-Wallis, $H = 2.9$, g. l. = 2, $P = 0.2$) y sexo (Mann-Whitney, $U = 144.5$, $P = 0.1$, Tabla 1). En cuanto al índice de calidad térmica del hábitat (d_e), fue significativamente diferente entre períodos (Kruskal-Wallis, $H = 12.3$, g. l. = 2, $P = 0.002$), observándose una mayor calidad térmica en el período de reclutamiento ($d_e = 0.6 \pm 1.1$) con respecto al reproductivo ($d_e = 7.2 \pm 2.8$) y el pos-reproductivo ($d_e = 4.3 \pm 6.9$). No obstante, no se encontraron diferencias sexuales en d_e .

TABLE 2

Modelo mínimo adecuado para la temperatura seleccionada de *Liolaemus chacoensis* y los cuartiles inferior y superior de la temperatura seleccionada. También se indican las variables explicativas del modelo obtenido para cada variable respuesta

TABLE 2

Minimum model suitable for the selected temperature of *Liolaemus chacoensis* and the lower and upper quartiles of the selected temperature. The explanatory variables of the model obtained for each response variable are also indicated

Variables	Modelo	Variables explicativas	χ^2	gl	P
T_{sel}	Sexo	-	4.7	1	0.02*
$T_{sel-inferior}$	Período + Sexo + Período*Sexo	Período	52.2	3	<0.001*
		Sexo	39.9	2	<0.001*
		Período*Sexo	24.2	1	<0.001*
$T_{sel-superior}$	Período + Sexo + Período*Sexo	Período	38.6	3	<0.001*
		Sexo	35.4	2	<0.001*
		Período*Sexo	30.9	1	<0.001*

T_{sel} = Temperatura seleccionada, $T_{sel-inferior}$ = Cuartil inferior de la temperatura seleccionada, $T_{sel-superior}$ = Cuartil superior de la temperatura seleccionada, χ^2 = Chi-Cuadrado, gl = grados de libertad, P = valor de probabilidad ($\alpha = 0.05$), asterisco (*) indica diferencias significativas.

(Mann-Whitney, $U = 167.0$, $P = 0.4$). Por otro lado, se observó que *L. chacoensis* se comporta como un termoconforme absoluto ($E = 0.3$). La tendencia a la termorregulación activa sólo se observó en el período reproductivo, particularmente cuando d_c fue mayor a cinco y d_b menor a dos (Tabla 1). La eficiencia mostró valores negativos cuando la calidad térmica del hábitat fue cercana a cero (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Los lagartos pertenecientes al género *Liolaemus* tienden a tener temperaturas corporales de campo similares, independientemente de las condiciones del lugar donde habitan (Fuentes & Jaksic, 1979; Valencia & 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 & Buckley, 2013; Clusella-Trullas & Chown, 2014). Sin embargo, existen estudios en el género como en *L. nitidus*, *L. lemniscatus* y *L. tenuis*, en donde la temperatura corporal de campo depende en gran medida de las temperaturas ambientales (Labra et al., 2008). A su vez, también se observa una fisiología térmica flexible como en *L. curis*, *L. leopardinus*, *L. monticola* y *L. nigroviridus* (Rodríguez-Serrano, Navas, & Bozinovic, 2009). En particular, la T_c de *L. chacoensis* se relacionó positivamente con la T_a , lo que indicaría que la temperatura del aire tiene un rol importante en la termorregulación de estos individuos. La importancia de la heliotermia en la termorregulación de lagartos ha sido reportada en otras especies del género, como *L. ornatus*, *L. islugensis* y *L. koslowskyi* (Marquet et al., 1989; Martori et al., 2002). Por el contrario, la temperatura del sustrato es elevada (6°C por encima de la T_a , Tabla 1) lo cual explicaría que la T_s y T_c no estén relacionadas. Asimismo, la relación T_c - T_a no se modificó entre períodos, lo que demuestra una selección activa de micrositios (Huey & Slatkin, 1976; Huey, 1982) durante toda la actividad reproductiva. El sexo tampoco influyó en el comportamiento heliotérmico, como lo observado en los lagartos

L. tandiliensis (Stellatelli et al., 2018). Por otro lado, la temperatura corporal en *L. chacoensis* no se relacionó con LHC; como lo mencionado en otras especies de *Liolaemus* (Carothers, Fox, Marquet, & Jaksic, 1997; Labra et al., 2008; Pincheira-Donoso, Hodgson, & Tregenza, 2008; Gómez Alés, Acosta, & Laspiur, 2017). Estas evidencias apoyan lo propuesto por Pincheira-Donoso et al. (2008), que establecen que el tamaño corporal en *Liolaemus* no está relacionado con la termorregulación.

La temperatura corporal de *L. chacoensis* registrada en campo fue de 33°C , en coincidencia con lo mencionado por Laspiur, Villavicencio y Acosta (2007), para una población de la especie en estudio (Tabla 3). El valor de T_c (33°C) se encuentra dentro del rango reportado para *Liolaemus*, es decir, entre los 23.5 y los 37.7°C mencionado por Medina et al. (2012). La T_c de *L. chacoensis* fue similar en la especie hermana *L. olongasta* (Cánovas, Villavicencio, Acosta, & Marinero, 2006; Córdoba, 2018) e inferior a la T_c de las restantes especies que conforman el clado *grosseorum* y que habitan en localidades del desierto de Argentina, como *L. grosseorum*, *L. darwini* (Espinoza, Wiens, & Tracy, 2004; Medina et al., 2012) y *L. laurenti* (Espinoza et al., 2004);

TABLA 3
Temperaturas corporales de campo (T_c en $^\circ\text{C}$) y temperaturas seleccionadas (T_{sel} en $^\circ\text{C}$) para las especies de *Liolaemus* del clado *grosseorum*

TABLE 3
Field body temperatures (T_b in $^\circ\text{C}$) and selected temperatures (T_{sel} in $^\circ\text{C}$) for the *Liolaemus* species of the clade *grosseorum*

Especie	T_c	T_{sel}	Referencia
<i>L. chacoensis</i>	33.3		Laspiur et al., 2007
<i>L. chacoensis</i>		32.7	Cruz et al., 2014
<i>L. chacoensis</i>	33.4	32.8	Este estudio
<i>L. darwini</i>	36.4		Espinoza et al., 2004
<i>L. darwini</i>	32.8	33.2	Villavicencio, 2010
<i>L. darwini</i>		34.8	Cruz et al., 2014
<i>L. grosseorum</i>	37.3		Espinoza et al., 2004
<i>L. laurenti</i>	36		Espinoza et al., 2004
<i>L. olongasta</i>	32.1		Cánovas et al., 2006
<i>L. olongasta</i>	34.1	33.8	Córdoba, 2018

estas temperaturas fueron iguales o superiores a los 36 °C (Tabla 3).

En los períodos, se observó el mismo patrón de variación tanto para la T_c de *L. chacoensis* como para las temperaturas microambientales (T_a y T_s) siendo, mayores en el período reproductivo y de reclutamiento con respecto al pos-reproductivo (Tabla 1). Esto coincide con lo hallado por Cruz y Ramírez Pinilla (1996), donde ellos establecen que el ciclo reproductivo de *L. chacoensis* está modulado por la temperatura ambiental.

Por otra parte, al comparar la T_c con la temperatura que los lagartos seleccionan en un gradiente térmico, *L. chacoensis* se encuentra activo a temperaturas corporales cercanas a sus preferencias térmicas (Fig. 2A). Estos resultados indican que esta especie obtiene los requerimientos termofisiológicos necesarios en su ambiente natural. En congruencia con lo observado para cuatro especies de *Liolaemus* de la Puna Argentina, *L. irregularis*, *L. multicolor*, *L. albiceps* y *L. yanalco* (Valdecantos, Martínez, Lobo, & Cruz, 2013).

La temperatura seleccionada fue de 32.8 °C, la cual es similar a lo reportado por Cruz et al. (2014) para una población de *L. chacoensis* y para el resto de las especies que conforman el clado *grosseorum* (Tabla 3). En particular, el sexo fue el único factor que afectó al valor promedio de T_{sel} en *L. chacoensis*, no obstante en hembras se obtuvo que la condición reproductiva no afectó la T_{sel} . Un patrón similar se observó en *L. fuscus*, *L. tenuis*, *L. monticola* y *L. lemniscatus* (Labra & Bozinovic, 2002). Por el contrario, en hembras vivíparas la condición de preñez si modifica a T_{sel} (Labra & Bozinovic, 2002; Labra et al., 2008), como en *L. curis*, donde se observó que la T_{sel} de las hembras preñadas fue menor en comparación con las hembras no preñadas (Núñez, 1996). Con respecto al rango de temperaturas seleccionadas (inferior y superior), es importante destacar que se encontró afectado por el período y el sexo (Tabla 2). Asimismo, se observó que frente a una disminución de la actividad reproductiva y en coincidencia con una disminución de las T_a , en particular las hembras, alcanzaron un

rango intercuartil inferior a 30 °C (22-26 °C). En coincidencia con lo mencionado por Labra y Bozinovic, (2002), donde ellos establecen que un cambio en el ciclo reproductivo provoca modificaciones en los parámetros termofisiológicos. Esto demuestra que el intervalo de temperaturas seleccionadas, en ausencia de restricciones ecológicas, en hembras de *L. chacoensis* es un parámetro flexible. Por otro lado, la T_{sel} no estuvo asociada al tamaño (LHC), si bien las hembras son de mayor tamaño que los machos, los cambios observados en las preferencias térmicas en *L. chacoensis* podrían estar relacionados a los cambios en cada evento del ciclo reproductivo y no en el tamaño.

En el período pos-reproductivo, la oferta térmica fue favorable, ya que T_o cayó dentro del rango de temperaturas que *L. chacoensis* selecciona en laboratorio (Fig. 2B). No obstante, para el período reproductivo y de reclutamiento, la T_o se ubicó fuera del rango intercuartil de T_{sel} . Como consecuencia, *L. chacoensis* podría seleccionar micrositos con alta calidad térmica como bajo árbol, aproximándose a los valores de T_{sel} , para poder llevar a cabo sus procesos fisiológicos. Esta selección coincide con lo observado en *L. koslowskyi* (Martori et al., 2002), *L. wiegmanni* (Stellatelli, Vega, Block, & Cruz, 2013), *L. parvus* (Gómez Alés et al., 2017) y en cinco especies de lagartos del sudeste de Asia (Scheffers, Edwards, Diesmos, Williams, & Evans, 2014).

El índice de eficiencia termorregulatoria mostró que *L. chacoensis* se comporta como un termoconforme absoluto ($E = 0.3$), como lo observado en los lagartos de la Patagonia Argentina *L. bibronii* ($E = 0.4$) (Medina, Gutiérrez, Scolaro, & Iburgüengoytía, 2009) y *L. boulengeri* ($E = 0.5$) (Medina, Scolaro, Méndez-De La Cruz, Sinervo, & Iburgüengoytía, 2011). Por otro lado, difiere con lo reportado en el grupo *goetschi* estudiado por Moreno Azócar et al. (2013), donde ellos mencionan que a excepción de *L. cuyanensis*, las especies de este grupo son termorreguladoras activas. No obstante, la estrategia termorregulatoria observada en *L. chacoensis* coincide con lo expresado por Huey y Slatkin (1976) y Huey

(1982), que establecen que los animales para alcanzar las temperaturas óptimas seleccionan activamente los micrositios en su ambiente natural. Sin embargo, en el período reproductivo tanto machos y hembras cambian hacia la termorregulación activa. Este cambio podría estar influenciado por las altas T_o registradas en este período (Fig. 3). Las hembras durante el período de reclutamiento evitaron micrositios térmicamente estables, alcanzando valores negativos de E , según Hertz et al. (1993) esto puede estar explicado por una mayor presencia de depredadores.

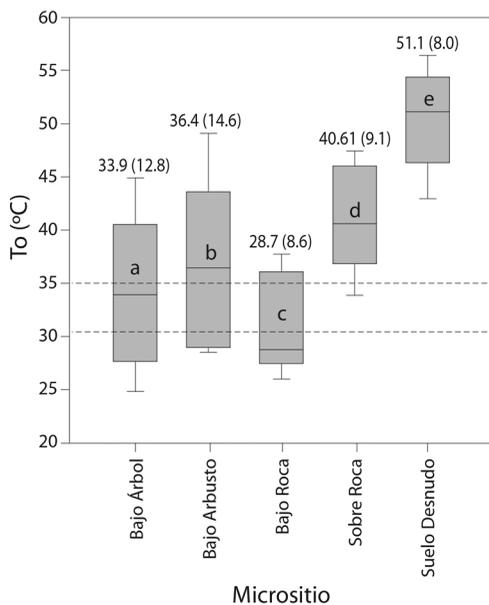


Fig. 3. Variación de la temperatura operativa (T_o) de los modelos en los diferentes micrositios (bajo árbol, bajo arbusto, bajo roca, sobre roca y suelo desnudo), también se indican los valores de la mediana de T_o y entre paréntesis el rango intercuartilico. La línea horizontal indica la mediana, las barras de error superior e inferior de la caja indican los percentiles 90 y 10, respectivamente. Las líneas discontinuas indican el rango intercuartil de T_{sel} para la muestra total. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$).

Fig. 3. Variation of the operative temperature (T_o) of the biophysical in the different microsites (under tree, under bush, under rock, on rock and bare ground), also the values of the median T_o and in parentheses the interquartile range are indicated. Horizontal line indicates the median, the upper and lower error bars of the box indicate the 90th and 10th percentiles, respectively. Dashed lines indicate the interquartile range of T_{sel} for the total sample. Different letters indicate significant differences ($P < 0.05$).

Finalmente, es importante destacar que los parámetros termofisiológicos de *L. chacoensis* mostraron variación en los distintos períodos del ciclo reproductivo, cuando la temperatura ambiental comienza a elevarse. Además, mostró un comportamiento termoconforme, debido a la disponibilidad de micrositios térmicos que existen en su hábitat natural. No obstante, durante el período reproductivo se comportó como un termorregulador activo, ya que los micrositios térmicos presentaron una mayor T_o , quedando expuesto a parches más calientes; claramente la finalidad durante este período se focaliza en la búsqueda de pareja y copula.

Por consiguiente, este trabajo proporciona un marco de referencia a futuras investigaciones sobre posibles ajustes termofisiológicos a las condiciones térmicas en ambientales variables.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo financiero de una beca doctoral otorgada a Graciela Astudillo, Mariela Córdoba y Rodrigo Gómez Alés. A la Secretaría de Ambiente y Dirección de Conservación y Áreas Protegidas, Provincia de San Juan por los permisos otorgados para las capturas. A Jesús Pizarro y Ana Galdeano por su apoyo en campo. También a los proyectos CICITCA-UNSJ (RES. 077-2015/CS; JCA), CICITCA-UNSJ (RES. 077-2015/CS; GB) y proyecto Jóvenes Investigadores (RES. 3635-15/R; HJV).

RESUMEN

La regulación de la temperatura corporal en las lagartijas 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. Asimismo, los cambios en el ciclo reproductivo provocan modificaciones en los parámetros termofisiológicos. Este estudio es el primero en abordar la relación de la termorregulación con la actividad reproductiva y el sexo, para una especie de *Liolaemus* de la ecorregión del Chaco. El objetivo de este trabajo fue determinar cómo influye el período reproductivo, de reclutamiento y el pos-reproductivo, así como también el efecto del sexo y la longitud-hocico-cloaca sobre la termorregulación de *Liolaemus chacoensis*. Los individuos fueron capturados a mano en el sector Sur de Valle Fértil, provincia de San Juan, Argentina. Se capturaron un total de 44 individuos durante noviembre 2014, febrero 2015 y marzo 2015. Se registró la temperatura corporal (T_c), la temperatura del sustrato (T_s) y del aire (T_a). También, se utilizaron modelos biofísicos para registrar la temperatura operativa. Posteriormente, en el laboratorio se evaluó la temperatura seleccionada (T_{sel}). Luego se calculó el índice de eficiencia termorregulatoria. Los resultados indicaron que la T_c de *L. chacoensis* se relacionó positivamente con la T_a , presentando un comportamiento heliotérmico que se mantuvo durante los períodos y el sexo. Asimismo, la T_c fue mayor para el período reproductivo y de reclutamiento con respecto al pos-reproductivo. En particular, solo el sexo tuvo efecto sobre la T_{sel} , sin embargo para el rango intercuartil de T_{sel} tuvo efecto tanto el período del ciclo reproductivo como el sexo. El índice de eficiencia termorregulatoria indicó que *L. chacoensis* es un termoconforme absoluto. Sin embargo, en el período reproductivo tanto machos como hembras cambian hacia la termorregulación activa. Estos resultados muestran que los parámetros termofisiológicos, varían en los diferentes períodos del ciclo reproductivo y la selección activa de micrositios sería un mecanismo para el mantenimiento de la temperatura corporal de la especie.

Palabras clave: temperatura, eficiencia en la termorregulación, calidad térmica, ectotermos, ciclo reproductivo.

REFERENCIAS

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.

Aguilar-Kirigin, A. J., & Ocampo, M. (2011). Ampliación de la distribución de *Liolaemus chacoensis* (Shreve, 1948) (Iguania: Liolaemidae) en el Chaco Boliviano. *Kempfiana*, 7(2), 38-40.

Astudillo, G. V. (2018). *Evaluación de la flexibilidad en la fisiología térmica y desempeño locomotor en Liolaemus chacoensis (Squamata: Liolaemidae) en el Chaco de San Juan* (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

Bauwens, D., Hertz, P. E., & Castilla, A. M. (1996). Thermoregulation in a lacertid lizard: The relative contributions of distinct behavioral mechanisms. *Ecology*, 77(6), 1818-1830.

Bogert, M. (1949). Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, 3, 195-211.

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(3), 299-306.

Cánovas, M. G., Villavicencio, H. J., Acosta, J. C., & Mariñero, J. A. (2006). Dimorfismo sexual y morfometría de una población de *Liolaemus longasta* (Iguania: Liolaeminae) en la Laja, Albardón, San Juan, República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 19(2), 57-61.

Carothers, J. H., Fox, S. F., Marquet, P. A., & Jaksic, 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., & Jaksic, 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.

Cayuela, L. (2011). *Una introducción a R*. Madrid: Universidad Rey Juan Carlos.

Cei, J. M. (1993). Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. *Museo Regionale di Scienze Naturali*, 14, 1-949.

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., & Weavers, B. W. (1996). Thermoregulation of monitor lizards in Australia: an evaluation of methods in thermal biology. *Ecological Monographs*, 66(2), 139-157.

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.

Córdoba, M. (2018). *Performance, aclimatación y flexibilidad térmica en Liolaemus longasta (Liolaemidae), en el Monte de San Juan* (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. New York: John Wiley and Sons Inc.
- Cruz-Elizalde, R., & Ramírez-Bautista, A. (2016). Reproductive cycles and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied Lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from central Mexico. *Ecology and Evolution*, 6(6), 1753-1768.
- Cruz, F. B., Moreno Azócar, D. L., Bonino, M., Schulte II, J., Abdala, C. S., & Perotti, M. G. (2014). Clima, distribución geográfica y viviparismo en especies de *Liolaemus* (Reptilia; Squamata): cuando las hipótesis se ponen a prueba. *Ecosistemas*, 23(1), 37-45.
- Cruz, F. B., & Ramírez Pinilla, M. (1996). Actividad reproductiva en el lagarto *Liolaemus chacoensis* (Sauria: Tropiduridae) del Chaco occidental Salta Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 10, 33-39.
- Díaz, R. O. (2007). *Utilización de pastizales naturales*. Córdoba: Brujas.
- Díaz, J. A., & Cabezas-Díaz, S. (2004). Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Functional Ecology*, 18(6), 867-875.
- 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.
- 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(48), 16819-16824.
- Fitch, H. S. (1970). Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museo of Natural History Miscellaneous Publication*, 52, 1-247.
- Fuentes, E. R., & Jaksic, F. M. (1979). Activity Temperatures of Eight *Liolaemus* (Iguanidae) Species in Central Chile. *Copeia*, 3, 546-548.
- Gómez Alés, R., Acosta, J. C., & Laspiur, A. (2017). Thermal biology in two syntopic lizards, *Phymaturus extrilidus* and *Liolaemus parvus*, in the Puna region of Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 68, 73-82.
- 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.
- Grbac, I., & Bauwens, D. (2001). Constraints on temperature regulation in two sympatric *Podarcis* lizards during autumn. *Copeia*, 2001(1), 178-186.
- Grigg, J. W., & Buckley, L. B. (2013). Conservatism of lizard thermal tolerances and body temperatures across evolutionary history and geography. *Biology Letters*, 9(2), 20121056.
- Hertz, P. E. (1992). Evaluating thermal resource partitioning. By sympatric lizards *Anolis cooki* and *A. cristatellus*: a field test using null hypotheses. *Oecologia*, 90(1), 127-136.
- 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(5), 796-818.
- Huey, R. B. (1982). Temperature, Physiology and the Ecology of Reptiles. En F. H. Gans, & C. Pough (Ed.), *Biology of the Reptilia* (pp. 25-91). London: Academic Press.
- Huey, R. B., & Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizards thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3), 363-384.
- Ibargüengoytia, N. R., Renner, M. L., Boretto, J. M., Pian-toni, C., & Cussac, V. E. (2007). Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia Reptilia*, 28(2), 235-246.
- Jaksic, F. M., & Schwenk, K. (1983). Natural History Observations on *Liolaemus magellanicus*, the Southernmost Lizard in the World. *Herpetologica*, 39(4), 457-461.
- Karlin, M. S. (2012). Cambios temporales del clima en la subregión del Chaco Árido. *Multequina*, 21, 3-16.
- Kubisch, E. L., Fernández, J. B., & Ibargüengoytia, 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(6), 328-333.
- Kubisch, E. L., Fernández, J. B., & Ibargüengoytia, 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: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 186(2), 243-253.
- Labra, A. (1998). Selected body temperatures of seven species of Chilena *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., Solis, R., & Penna, M. (2008). Ecofisiología de reptiles. En A. Labra & M. Vidal (Eds.), *Herpetología de Chile* (pp. 484-516). Santiago de Chile: Science Verlag.
- Lara-Reséndiz, 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.
- Marquet, P. A., Ortíz, J. C., Bozinovic, F., & Jaksic, F. M. (1989). Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia*, 81(1), 16-20.
- Márquez, J., Ripoll, Y., Dalmaso, A., Ariza, M., & Jordan, M. (2014). *Árboles Nativos de la Provincia de San Juan*. San Juan, Argentina: Universidad Nacional de San Juan.
- Martori, R., Aun, L., & Orlandini, S. (2002). Relaciones térmicas temporales en una población de *Liolaemus koslowskyi*. *Cuadernos de Herpetología*, 16(1), 33-45.
- Medina, M., Gutiérrez, J., Scolaro, A., & Ibagüengoytia, N. (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., Méndez-De La Cruz, F., Sinervo, B., & Ibagüengoytia, N. (2011). Thermal relationships between body temperature and environment conditions set upper distributional limits on oviparous species. *Journal of Thermal Biology*, 36, 527-534.
- Medina, M., Scolaro, A., Méndez-De la Cruz, F., Sinervo, B., Miles, D. B., & Ibagüengoytia, 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.
- Morello, J. H., Sancholuz, L. A., Blanco, C. A., & Protomastro, J. (1985). Estudio macroecológico de los Llanos de la Rioja. *Serie del Cincuentenario de la Administración de Parques Nacionales*, 34, 242-248.
- Moreno Azócar, D. L., Vanhooydonck, B., Bonino, M. F., Perotti, M. G., Abdala, C. S., Schulte, J. A., & Cruz, F. B. (2013). Chasing the Patagonian sun: Comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia*, 171(4), 773-788.
- Moyes, C. D., & Schulte, P. M. (2007). *Principios de fisiología animal*. Madrid: Pearson Educación.
- Neter, J., Wasserman, W., & Kutner, M. H. (1990). *Applied Linear Statistical Models*. Chicago: Irwin.
- Núñez, H. (1996). Autecología comparada de dos lagartijas de Chile Central. *Publicación Ocasional Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 50, 5-60.
- Olivares, P., Tapia, M., Estica, V., Henríquez, Z., & Bustos Obregon, E. (1987). Reproductive cycle of two coastal *Tropidurus* lizards. *Microscopia Electrónica y Biología Celular*, 11(2), 107-117.
- Ortiz, J. C. (1981). *Revision taxonomique et biologique des Liolaemus du groupe nigromaculatus (Squamata, Iguanidae)* (Tesis doctoral). Universidad de Paris VII, Francia.
- Pelegri, N., & Bucher, E. H. (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*. California: University of California Press.
- Pincheira-Donoso, D., Hodgson, D. J., & Tregenza, T. (2008). The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: Why should Bergmann's rule apply to lizards? *BMC Evolutionary Biology*, 8, 68.
- Pough, F. H., Andrews, R., Cadle, J., Crump, M., Savitzky, A., & Wells, K. (1998). *Herpetology*. Upper Saddle River, N.J.: Prentice Hall.
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Austria. Retrieved from <https://www.r-project.org>
- Rocha, C. F. D. (1995). Ecología termal de *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) em uma área de Restinga do Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 55(3), 481-489.
- 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(6), 306-309.
- Sarmiento, G. (1972). Ecological and Floristic Convergences between Seasonal Plant Formations of Tropical and Subtropical South America. *The Journal of Ecology*, 60(2), 367-410.
- Sartorius, S. S., do Amaral, J. P., Durtsche, R. D., Deen, C. M., & Lutterschmidt, W. I. (2002). Thermoregulatory accuracy, precision, and effectiveness in two sand-dwelling lizards under mild environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 80(11), 1966-1976.

- Scheffers, B. R., Edwards, D. P., Diesmos, A., Williams, S. E., & Evans, T. A. (2014). Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 20(2), 495-503.
- Sokal, R., & Rohlf, F. (1995). *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. San Francisco: WH Freeman and Company.
- Stellatelli, O. A., Vega, L. E., Block, C., & Cruz, F. B. (2013). Effects on the thermoregulatory efficiency of two native lizards as a consequence of the habitat modification by the introduction of the exotic tree *Acacia longifolia*. *Journal of Thermal Biology*, 38, 135-142.
- Stellatelli, O. A., Villalba, A., Block, C., Vega, L., Dajil, J. E., & Cruz, F. B. (2018). Seasonal shifts in the thermal biology of the lizard *Liolaemus tandiliensis* (Squamata, Liolaemidae). *Journal of Thermal Biology*, 73, 61-70.
- Stevenson, R. D. (1985). The Relative Importance of Behavioral and Physiological Adjustments Controlling Body Temperature in Terrestrial Ectotherms. *The American Naturalist*, 126(3), 362-386.
- Uetz, P. (2006). *The EMBL Reptile Database*. Retrieved from <http://www.reptile-database.org>
- 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, 126-134.
- Valencia, J., & Jaksic, F. M. (1981). Relations between activity temperature and preferred temperature of *Liolaemus nitidus* in central Chile (Lacertilia: Iguaniidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 16(3), 165-167.
- Villavicencio, H. J. (2010). *Ecofisiología térmica de Liolaemus darwini (Iguania: Liolaemidae) en el centro oeste del Monte Argentino* (Tesis doctoral). Universidad Nacional de Río Cuarto, Córdoba, Argentina.
- Zug, G., Vitt, L., & Caldwell, J. (2001). *Herpetology*. San Diego: Academic Press.