



**Universidad Nacional de San Juan
Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales
Departamento de Biología
Licenciatura en Biología**

**Trabajo Final de Licenciatura en Biología
Orientación Ecología**

**Ecología térmica y eficiencia termorregulatoria en
dos lagartos sintópicos de la Puna, *Phymaturus extrilidus*
y *Liolaemus parvus*, en la Reserva de Usos Múltiples
“Don Carmelo”, Ullum, San Juan, Argentina.**

Gómez Alés, Carlos Rodrigo

Asesor: Lic. Laspiur, Julio Alejandro

Co-asesor: Dr. Acosta, Juan Carlos

San Juan

2015

Nuestra recompensa se encuentra en el esfuerzo y no en el resultado.

Un esfuerzo total es una victoria completa.

Mahatma Gandhi

**Nadie se hace grande demostrando lo pequeño que otros pueden ser.
Grande es aquel que puede engrandecer a la gente que tiene alrededor.**

Anonimo

ÍNDICE

1- RESUMEN.....	4
2- INTRODUCCIÓN.....	7
3- OBJETIVOS.....	13
3.1. Objetivo general.....	13
3.2. Objetivos específicos.....	13
4- MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
4.1. Área de estudio.....	15
4.2. Descripción de las especies.....	17
4.3. Metodología.....	19
4.3.1. Temperatura corporal de campo (T_b) y relaciones térmicas.....	19
4.3.2. Registro de temperatura operativa (T_e).....	20
4.3.3. Experimento de laboratorio para determinar las temperaturas Preferidas (T_{pref}).....	21
4.3.4. Análisis de los datos.....	23
5- RESULTADOS.....	25
5.1. Temperaturas corporales de campo (T_b) y relaciones térmicas.....	26
5.2. Temperaturas operativas (T_e).....	42
5.3. Temperaturas preferidas de laboratorio (T_{pref}).....	45
5.4. Comparación interespecífica de T_b y T_{pref}	49
5.5. Exactitud y efectividad en la termorregulación (E).....	51
6- DISCUSIÓN.....	54
7- CONCLUSIÓN.....	69
8- AGRADECIMIENTOS.....	72
9- BIBLIOGRAFÍA.....	76



RESUMEN



1- RESUMEN

El modo por el cual los reptiles logran alcanzar y mantener la temperatura corporal relativamente constante, muchas veces con un alto grado de precisión, a pesar de las fluctuaciones medio ambientales, es uno de los aspectos clave en la biología de este grupo de ectotermos. *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* son dos lagartos cuyas relaciones térmicas han sido escasamente estudiadas. Estas especies se encuentran en sintopía bajo la rigurosidad climática de la Puna, resultando de interés conocer las estrategias termorregulatorias que emplean estos organismos en un ambiente tan hostil. Por ello, el objetivo de este trabajo es describir las relaciones térmicas y estrategias termorregulatorias de *P. extrilidus* y *L. parvus*; estudiando la variación de estos parámetros en términos interespecíficos, intrapoblacionales y temporales.

El estudio se llevo a cabo en la Reserva de Usos Múltiples “Don Carmelo”, ubicada en la Precordillera, Valle de La Invernada, en el centro-oeste del Departamento Ullum; Provincia de San Juan. En el campo se registraron las temperaturas corporales de los lagartos al momento de captura, como así también la temperatura del aire, sustrato, hora de captura y microhábitat utilizado, con el objetivo de relacionar estas variables con las temperaturas corporales. Al mismo tiempo se registraron las temperaturas operativas a fin de simular biofísicamente la temperatura que experimentaría una especie en ausencia de estrategias termorregulatorias y para poder describir los ambientes. En laboratorio se generó un gradiente lineal de temperatura con el fin de evaluar las temperaturas seleccionadas por los lagartos en ausencia de factores bióticos y abióticos. Finalmente y mediante el empleo de las temperaturas corporales de campo, operativas y seleccionadas, se calculo el índice de efectividad térmica según Hertz.

Phymaturus extrilidus presenta estrategias termorregulatorias heliotérmicas y tigmotérmicas, mientras que *Liolaemus parvus* evidencia un comportamiento termoactivo. Ambas especies no presentan variación en las temperaturas corporales y preferidas dentro de la población ni estacionalmente. Interespecíficamente, *Liolaemus parvus* experimenta temperaturas corporales de campo y preferidas superiores a las que experimenta *Phymaturus extrilidus*. De acuerdo a los valores obtenidos con el índice de Hertz, *P. extrilidus* se comporta como un termorregulador moderado y *L. parvus* como un buen termorregulador, ya que si bien ambas especies difícilmente logran alcanzar temperaturas

dentro de las seleccionadas, logran mantenerse cerca de estas y muy por arriba de la disponibilidad térmica del ambiente. Estos resultados nos permiten llevar adelante una discusión en torno a las características térmicas entre especies estrechamente relacionadas y distribuidas en rangos altitudinales y latitudinales semejantes y contrastantes; como así también nos permite inferir sobre relaciones de parentesco a nivel del nicho térmico de especies sintópicas con requerimientos térmicos diferentes.

Palabras clave: Termorregulación, *Phymaturus extrilidus*, *Liolaemus parvus*, sintopía, Puna, San Juan.

INTRODUCCIÓN

2- INTRODUCCIÓN

Los reptiles son animales ectotérmicos capaces de obtener calor de una fuente externa o ambiental y a pesar de las fluctuaciones del medio logran mantener sus temperaturas corporales (Cowles y Bogert 1944; Avery, 1979; Labra y Vidal, 2003). La regulación de la temperatura en ectotermos es un paradigma central en la biofísica y en la ecofisiología (Bartholomew, 1964; Gates, 1980); por lo tanto, la temperatura corporal es quizás la variable ecofisiológica más importante que afecta el funcionamiento de reptiles por influir directamente en la locomoción, capacidad de caza, tasas de forrajeo, patrones de actividad, selección de microhábitats, evasión de predadores, reproducción, funciones inmunológicas, crecimiento y metabolismo (Huey, 1982; Espinoza y Tracy, 2000; Angilletta *et al.*, 2002, Labra y Vidal 2003; Sears, 2005; Willms *et al.*, 2011). Asimismo los patrones de historias de vida en lagartos son a menudo fenotípicamente plásticos, variando en respuesta a la temperatura, disponibilidad de alimento y otros factores ambientales (Adolph y Porter, 1993).

La termorregulación implica un proceso que depende de ajustes morfo-fisiológicos, comportamentales y de características térmicas ambientales para mantener la temperatura del cuerpo (T_b) relativamente constante y cercana a la temperatura óptima donde la eficacia es máxima (Cowles y Bogert 1944; Avery, 1979; Bartholomew, 1982; Vitt y Caldwell, 2009; Tejedo *et al.*, 2012).

Inferencias sobre las restricciones impuestas por el ambiente para la termorregulación, pueden realizarse por medio de comparaciones de las temperaturas corporales experimentadas en campo, con el rango de temperaturas que los reptiles seleccionan de forma voluntaria en ausencia de factores bióticos y abióticos que la restrinjan; el promedio de este rango de temperaturas es definido como temperaturas corporales seleccionadas (T_{set} ; Pough y Gans, 1982). La T_{pref} ha sido considerada como un indicador de la temperatura óptima (Huey, 1982) puesto que muchos de los procesos fisiológicos y conductuales que realizan los organismos son optimizados con temperaturas próximas a T_{pref} (Angilletta *et al.*, 2002). Por lo tanto, es esperable que los reptiles tengan un valor de temperatura óptima para su rendimiento (e.g. locomoción, digestión, captura de presas), coincidente con la temperatura promedio que es mantenida por el organismo en la naturaleza o laboratorio (Adolph y Porter, 1993). Sin embargo, lo cierto es que los reptiles

no regulan su temperatura en un único valor, sino más bien termorregulan dentro de los límites de un rango de temperaturas (Brattstrom, 1965). Según Espinoza y Tracy (2000), este rango puede presentar variaciones entre las especies e inclusive, puede ser substancialmente variable en una misma especie bajo diferentes condiciones. Estos autores definen a las temperaturas voluntarias mínimas y máximas como los límites de actividad normal. Así, cuando la temperatura del individuo alcanza esos límites, se retiran en busca de refugio térmico, alternando entre el sol o la sombra, recurriendo a comportamientos de ajuste que alteran la tasa de calentamiento o de enfriamiento.

Por otro lado, el balance entre los costos y beneficios de la termorregulación determinará cuándo, cómo y con qué precisión los ectotermos controlan la temperatura corporal y en qué medida se diferencia la T_b de las temperaturas ambientales (Huey y Slatkin, 1976). Así, las T_b de los lagartos varían conforme varían las temperaturas del ambiente, debido a que es la fuente primaria de obtención de energía térmica a partir de las temperaturas de aire (T_a) y sustrato (T_s). Sumado a esto, el grado de dependencia respecto a estas dos variables, determinará si las especies son termoconformes o termorreguladoras activas (Huey y Slatkin, 1976; Labra *et al.*, 2008; Angilletta, 2009). Asimismo, se ha postulado una clara distinción de acuerdo a si las especies ganan energía en amplios rangos de temperatura y por lo tanto, exhiben grandes variaciones de T_b (termogeneralistas) y por otro lado, si esta ganancia térmica se mantiene alrededor de un valor determinado (termoespecialistas) (Huey y Slatkin, 1976).

Por otra parte, se ha propuesto que en la termorregulación de los ectotermos podría estar implicada una selección de temperaturas corporales preferidas (T_{pref}) (Adolph y Porter, 1993; Bauwens, 1999; Vitt y Caldwell, 2009). Sin embargo, se conoce que en condiciones naturales, estos niveles de selección rara vez pueden ser obtenidos debido a la influencia de factores bióticos y abióticos (Heatwole, 1976). Por lo que la T_{pref} es determinada en un gradiente térmico en laboratorio, y podría ser un buen estimador de la termorregulación de lagartos en ausencia de factores condicionantes de ese proceso (Hertz *et al.*, 1993).

Por lo antes mencionado, la precisión con la cual los reptiles logran termorregular resulta de las relaciones entre T_b , T_a , T_s y T_{pref} ; sin embargo, el modelo de termorregulación requiere una medida integrada (espacial y temporal) de ambientes complejos (Bakken *et al.*,

1985). De este modo, la temperatura operativa (T_e), permite obtener una medida de las condiciones actuales de un ambiente complejo sometido a procesos que permiten la transferencia de energía (convección, radiación, viento, orientación al sol) y representan la distribución nula de las temperaturas corporales potenciales que un animal no termorregulador podría experimentar en el ambiente de estudio (oferta térmica) (Hertz *et al.*, 1993). De esta manera, el modelo de estudio de la T_b en campo, junto con la T_{pref} de laboratorio y oferta térmica (T_e), permite calcular el índice de eficiencia termorregulatoria (E) que permite distinguir entre especies con diferente grado de termorregulación determinando dos estrategias extremas; termoconformes (especies que no logran regular la temperatura, variando conjuntamente con la temperatura ambiental) y los termorreguladores (especies que logran termorregular cuidadosamente y con éxito cercano a las temperaturas seleccionadas) (Hertz *et al.*, 1993).

Las características térmicas en lagartos de ambientes montañosos de gran elevación presentan ciertas particularidades y desafíos para mantener temperaturas corporales altas durante el periodo de actividad (Carothers, 1998; Veblen *et al.*, 2007). Los ectotermos que viven a altas latitudes y altitudes enfrentan problemas para mantener sus temperaturas en un rango óptimo, debido a que el clima presenta extremos de temporada, mayor radiación solar directa, disminución de la temperatura del aire, radiación difusa y elevada amplitud térmica diaria (Spellerberg, 1972a, 1972b, 1972c; Huey y Webster, 1976; Hertz, 1977, 1980; Hertz y Huey 1981). Las especies de altura exhiben adaptaciones para poder soportar condiciones prolongadas de baja temperatura y estaciones favorables más cortas (Spellerberg, 1976). En este sentido, especies que habitan en grandes elevaciones, emplean estrategias conductuales para hacer frente al frío extremo y lograr mantener una temperatura corporal cercanas a un óptimo, algunos organismos alargan los ciclos reproductivos, disminuyen la tasa de crecimiento y la fecundidad (Pearson y Bradford, 1976; Piantoni *et al.*, 2006; Ibarzüengoytía y Casalins, 2007).

Asimismo, el viviparismo ha sido reportado como beneficioso en climas fríos, para mantener estable la temperatura durante el desarrollo embrionario (Andrews *et al.*, 1999 Ibarzüengoytía y Cussac, 2002; Shine, 2004).

Es probable que estas adaptaciones sean reflejo de las condiciones climáticas adversas en ambientes determinados (Vitt y Caldwell, 2009), por lo tanto es esperable que

especies que coexisten en el mismo ambiente, presenten características similares en sus adaptaciones.

Especies estrechamente relacionadas pueden coexistir sólo si se especializan en diferentes fracciones de la disposición de recursos (MacArthur, 1968; Verwajen y Herrel, 2002). El nicho ecológico desde la perspectiva de las comunidades de lagartos ha sido habitualmente estudiado abordando tres aspectos principales, los tiempos de actividad, uso de microhábitats y amplitud de nicho trófico (Pianka, 1973, 1986) y, por lo general, las especies que coexisten en un determinado ambiente, pueden segregarse en uno o más de los ejes mencionados (Pianka, 1973, 1986). Por lo tanto, las especies sintópicas a menudo pueden o no segregarse espacial o temporalmente, y este fenómeno está integrado en el modelo de recursos que determina la regulación de la temperatura. Así, la segregación de uno o ambos aspectos conlleva a diferencias en sus características termorregulatorias (Zug *et al.*, 2001; Vitt y Caldwell, 2009).

Gran parte de los estudios ecológicos en especies sintópicas, han sido enfocados en la segregación del hábitat o diferencias en los horarios de actividad (Pianka, 1973, 1986; Vitt y Zani, 1996; Pianka y Vitt, 2003; García De la Peña *et al.*, 2007). Sin embargo, estudios descriptivos y comparativos sobre las características termorregulatorias son escasos en ambientes de clima riguroso (Ibargüengoytía, 2005; Valdecantos *et al.*, 2013; Corbalán *et al.*, 2013; Laspiur *et al.*, en revisión).

La familia Liolaemidae está integrada por los géneros *Ctenoblepharis*, *Liolaemus* y *Phymaturus* (Etheridge, 1995); de éstos, los géneros *Phymaturus* y *Liolaemus*, a menudo coexisten en gradientes latitudinales a lo largo de la cordillera de los Andes en Argentina y Chile (Díaz Gómez, 2009). En la provincia de San Juan, en el extremo sur de la Puna central, *Phymaturus extrilidus*, *Liolaemus ruibali* y *Liolaemus parvus*, a menudo son observadas en sintopía (Lobo *et al.*, 2012; Abdala, 2007).

De estas tres especies, *P. extrilidus* es conocida solo en su localidad tipo y muchos de los aspectos biológicos resultan escasos o aún no han sido estudiados. Lobo *et al.* (2012) postulan que es un lagarto heliotermo, sin embargo, esta afirmación resulta anecdótica, debido a que los únicos ejemplares considerados para conocer las relaciones térmicas fueron escasos. Además, estos autores limitan sus observaciones a las relaciones entre T_b con T_s y T_a , sin considerar otras variables aceptadas en el paradigma actual de la

termorregulación (oferta térmica y selección de temperaturas en ausencia de factores ambientales) y sus observaciones estuvieron limitadas a una sola estación. Por otro lado, los estudios térmicos en *Liolaemus parvus* sólo son conocidos en poblaciones de los Altos Andes (Calingasta) (Acosta *et al.*, 2006; Laspiur *et al.*, en revisión). De esta manera, los aspectos térmicos en *L. parvus* en ambientes de Puna, resultan desconocidos y cobran importancia por tratarse de poblaciones que ocurren bajo rigurosidad ambiental en áreas geográficas poco estudiadas.

Se cree que los patrones de termorregulación son diferentes en respuesta a las capacidades térmicas diferenciales de las especies para interactuar con el medio ambiente (Avery, 1982). Sin embargo, autores como Hertz *et al.* (1993) y Angilletta *et al.* (2002) señalan que la fisiología térmica en grupos muy relacionados, puede ser relativamente invariantes como resultado de un proceso co-evolutivo a pesar de la divergencia ecológica; es decir que las relaciones filogenéticas ejercerían un fuerte efecto sobre las relaciones térmicas (Bogert, 1949; Brattstrom, 1965; Licht *et al.*, 1966).

Por estas razones, en este trabajo se estudian la termorregulación y las relaciones térmicas de dos especies de lagartos sintópicos, con el fin de obtener información biológica que permita ampliar el conocimiento sobre los patrones de historias de vida de este grupo de lagartos de clima riguroso de la Puna sanjuanina.

3- OBJETIVOS

3.1- Objetivo General

Describir las relaciones térmicas y estrategias termorregulatorias en dos especies de lagartos, *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*; estudiando su variación en términos interespecíficos, intrapoblacionales (sexo), y temporales (estaciones).

3.2- Objetivos Específicos

- ✓ Describir las características térmicas a partir de la temperatura corporal de campo (T_b) y la asociación de esta variable con las temperaturas microambientales de aire (T_a) y sustrato (T_s).
- ✓ Describir las relaciones de la temperatura corporal de campo (T_b) con longitud hocico- cloaca, peso corporal y condición reproductiva.
- ✓ Determinar las estrategias termorregulatorias de ambas especies en función de:
 - Temperatura de actividad en el campo (T_b)
 - Oferta térmica según las características térmicas de los microambientes que utilizan los lagartos (T_e).
 - Temperatura preferida (T_{pref}) y rango de temperaturas seleccionadas (T_{set}) en un gradiente térmico en laboratorio.
 - Índice de Eficiencia Termorregulatoria (E) (*sensu* Hertz *et al.*, 1993).
- ✓ Describir la variación de estos parámetros en términos interespecíficos, intraespecíficos (sexos) y temporales (estaciones).

MATERIALES Y MÉTODOS

4- MATERIALES Y MÉTODOS

4.1- Área de Estudio

Los muestreos se realizaron en la Reserva de Usos Múltiples “Don Carmelo”, situada en el Valle de La Invernada en el centro-oeste del Departamento Ullum (30° 56.99´ S, 69° 04.83´O; 3.166 m snm), en la Precordillera de la Provincia de San Juan, Argentina (Fig. 1). Con una extensión de 40.000 Ha, los límites de la Reserva son: al sur el Río San Juan, al oeste la Sierra del Tigre y al este las Sierras de la Invernada, cordón que le da el nombre al valle, mientras que el límite norte se halla a 40 Km a la altura del Cerro Morterito (Rodríguez Navas, 2002; Díaz Bisutti, 2005). En ella se encuentra representada una parte de la ecorregión puneña, la Puna desértica; enmarcada entre los 2700 y 3400 m (Roig Juñent *et al.*, 2003). El clima del área es frío y seco, caracterizado por presentar gran amplitud térmica diaria (con temperaturas nocturnas bajo cero la mayor parte del año) y estacional (por presentar precipitaciones níveas desde junio a octubre) produciendo efectos climáticos de crioturbación (Cabrera, 1994; Martínez Carretero, 1995; Roig y Martínez Carretero, 1998; Roig Juñent *et al.*, 2003).

La fisonomía dominante es la de un matorral abierto que decrece en altitud (de norte a sur) hasta aproximadamente los 3.400 m snm, por encima del cual se establece el pastizal de *Stipa sp.* (Márquez, 1999). La Puna posee como especies vegetales distintivas: *Artemisia mendozana* var. *paramilloensis*, *Fabiana denudata*, *Junelia seriphioides*, *Senecio sp.*, la cactácea *Maihueniopsis glomerata*; algunas gramíneas como *Munroa* aff. *mendocina* y herbáceas como *Chenopodium* aff. *frigidum*, *Euphorbia sp.*, *Hoffmannseggia erecta* y *Sphaeralcea philippiana* (Rodríguez Navas, 2002). Además, se encuentran representados elementos de Monte, como *Larrea divaricata*, *Monttea aphylla*, *Gochnatia glutinosa* y *Trycicla spinosa* (Márquez, 1999).



Figura 1: Área de Estudio: Sierras de la Invernada, Precordillera, Reserva de Usos Múltiples “Don Carmelo”, Departamento Ullum, San Juan, Argentina.

4.2- Descripción de las Especies

El género *Phymaturus*, junto a *Liolaemus* y *Ctenoblepharis* pertenecen a la familia Liolaemidae según la propuesta de Frost *et al.* (2001). Se distribuye desde la Provincia de Catamarca, noroeste de Argentina, a lo largo de las tierras altas de los Andes en Argentina y Chile, hasta Chubut, en la estepa patagónica (Díaz Gómez, 2009).

En cuanto a las relaciones filogenéticas, *Phymaturus extrilidus* pertenece al clado “*palluma*” por compartir apomorfías tales como escama subocular fragmentada, superciliares cuadrangulares no imbricadas, escamas caudales en verticilos, erizadas y mucronadas. A su vez, *P. extrilidus* pertenece al clado “*Puna*” por exhibir un patrón dorsal en “*spray*” con pequeñas y dispersas manchas marrones (Lobo *et al.*, 2012). Este lagarto es de aspecto robusto (\bar{x} = 98.5 mm), presenta un cuerpo aplanado dorso-ventralmente, pliegues del cuello expandidos y cola gruesa con verticilos de escamas erizadas terminadas en mucrones. El patrón de coloración por dorsal de la cabeza es marrón claro a oscuro y dorsalmente exhiben un color amarillo claro con patrones superpuestos; los sexos no presentan marcado dicromatismo (Lobo *et al.*, 2012; Fig. 2 A).

Por último, *P. extrilidus* es un lagarto típicamente saxícola, pudiendo utilizar rocas basálticas en “*basking*” y diaclasas como refugio en los afloramientos rocosos, exhibe una dieta herbívora y son vivíparos (Lobo *et al.*, 2012). Su distribución es acotada a la localidad tipo en las sierras de la Invernada, Ullum, San Juan, probablemente a lo largo de toda su longitud de norte a sur. Dadas estas particularidades, junto a las demás especies de *Phymaturus*, *P. extrilidus*, convencionalmente ha sido categorizada como vulnerable, según la última revisión del estado de conservación de las lagartijas de Argentina (Laspiur y Acosta, 2012).

Por otra parte, el género *Liolaemus* es uno de los linajes de vertebrados de mayor diversidad de especies en el mundo (Abdala, 2005; Scolaro y Cei, 2006; Ávila *et al.*, 2007; Uetz, 2014). Su distribución en el extremo sur de Sudamérica se extiende desde los Andes en Perú hasta el estrecho de Magallanes en Tierra del Fuego, Argentina.

Liolaemus parvus pertenece al grupo “*L. chiliensis*”, quienes presentan canal de Meckel fusionado y escasos o nulos poros precloacales (Quinteros *et al.*, 2008); dentro de este, pertenece al subclado “*petrophilus*” (Morando *et al.*, 2003 y Ávila *et al.*, 2004). Esta especie se diferencia del resto de las especies del grupo por exhibir la menor longitud hoci-



Figura 2: A- Ejemplares de *Phymaturus extrilidus*, B- Ejemplar de *Liolaemus parvus*. Sierras de la Invernada, Reserva de Usos Múltiples “Don Carmelo”, Ullum, San Juan.

-co-cloaca (\bar{x} = 65.1mm). Además, presenta un patrón de coloración castaño oscuro en la cabeza, con numerosos puntos negros a lo largo de todo el cuerpo y color de fondo marrón claro amarillento. En los flancos laterales del cuerpo se observan coloraciones ocre y amarillas. Ventralmente presenta un patrón gris uniforme, con la región de la garganta de color rojo pardusco. Zonas cercanas a la región cloacal de color amarillo (Quinteros *et al.*, 2008; Fig. 2 B). Es un lagarto saxícola, que puede encontrarse realizando “basking” sobre rocas y ocupando una variedad de micrositios; exhiben una dieta omnívora y son vivíparos (Acosta *et al.*, 2006). Se distribuye en los Andes Centrales de Argentina desde el centro oeste de La Rioja hasta el noreste de Mendoza entre los 2700 y 3500 m snm (Quinteros *et al.*, 2008). Según la última revisión del estado de conservación de lagartijas, *L. parvus* se encuentra no amenazada (Abdala *et al.*, 2012).

4.3- Metodología

4.3.1- Temperatura corporal de campo (T_b) y relaciones térmicas:

Se capturaron con devolución un total de 60 ejemplares de *Phymaturus extrilidus* (33 machos y 27 hembras) y 35 ejemplares de *Liolaemus parvus* (17 machos y 18 hembras) durante 2 campañas realizadas en otoño (Abril) y verano (Diciembre), previa solicitud de permisos de captura emitidos por la Secretaría de Medio Ambiente, Dirección de Conservación y Áreas Protegidas de la Provincia de San Juan. Las capturas se realizaron utilizando un lazo o a mano y, al momento de la captura se registraron: la temperatura corporal (T_b), la temperatura del sustrato (T_s) y la temperatura del aire (T_a) a 1 cm de altura, las dos últimas, en el mismo sitio de captura de cada individuo. Para ello, se utilizó un termómetro digital TES © 1303 con termocuplas tipo K (sonda: Cromo/Níquel), para aire y superficie. La T_b se registró introduciendo la sonda 0.5 cm dentro de la cloaca. Los individuos fueron manipulados por la cabeza y las mediciones se realizaron dentro de un lapso de 10 segundos luego de la captura, para evitar la transferencia de calor de la mano al ejemplar. Para cada ejemplar capturado se registró: el sexo, se midió la longitud hocico-cloaca (LHC), peso (P_e), hora de captura, tipo de microhábitat utilizado y condición reproductiva de hembras (preñadas o postparto), con el objeto de relacionar estas variables

con T_b . La cantidad de hembras preñadas capturadas no fue suficiente para analizar la relación de estas variables con T_b .

4.3.2- Registro de temperatura operativa (T_e):

Para el registro de las temperaturas operativas (T_e) se identificaron y definieron *a priori* los diferentes microhábitats que *P. extrilidus* y *L. parvus* comúnmente utilizan.

Los microhábitats seleccionados y categorizados fueron los siguientes (Fig. 3):

- Roca gris alta (Rg alta): roca basáltica \geq a 1 m de altura
- Roca gris baja (Rg baja): roca basáltica \leq a 1 m de altura
- Roca roja (Rr): roca feldespáticas
- Bajo roca (C)
- Grietas o diaclasas (D)
- Sobre arbusto denso (ArDen \uparrow)
- Bajo arbusto denso (ArDen \downarrow)
- Sobre arbusto laxo (ArLax \uparrow)
- Sobre vegetación (Sv)
- Suelo desnudo (Sd)

Se colocaron en total 20 modelos de policloruro de vinilo (PVC) (1 por cada microhábitat x 10 microhábitats x 2 especies). Los tamaños de los modelos de PVC se establecieron teniendo en cuenta las tallas medias corporales de los adultos de cada género: 95 mm largo x 20 mm diámetro para *Phymaturus* y 75 x 15 mm para *Liolaemus*. Los modelos biofísicos de T_e (*sensu* Bakken, 1992), fueron calibrados en laboratorio utilizando comparaciones simultáneas de la temperatura corporal (T_b) de *P. extrilidus* y *L. parvus* con modelos de PVC correspondientes a los tamaños aproximados de cada especie. Las pruebas de calentamiento (± 60 °C) y pruebas de enfriamiento (± 10 °C) se realizaron mediante una fuente de calor y frío artificiales. Los experimentos de calibración se realizaron durante 2 horas consecutivas (una hora de calentamiento y una hora de enfriamiento) y se utilizaron sondas catéter P-K01 para registrar las temperaturas de ambos modelos y de los lagartos. El modelo de mejor ajuste fue el modelo de PVC con dimensiones 95 x 20 mm (correlación T_b vs. Modelo, $r = 0.98$, $n = 65$, $p < 0.0001$) para *P. extrilidus* y de 75 x 15 mm (correlación T_b vs

Modelo, $r = 0.98$, $N = 65$, $p < 0.0001$) para *L. parvus*. Los modelos de PVC seleccionados fueron conectados a dataloggers (HOBO © ProV2) y distribuidos en la totalidad de los microhábitats utilizados por ambas especies para obtener registro de la oferta térmica, mediante las temperaturas operativas (T_e). El cálculo de las T_e tiene como objetivo simular biofísicamente la temperatura que experimentaría un ejemplar de cada especie en ausencia de estrategias termorregulatorias fisiológicas o comportamentales (pasivo) en cada uno de los micrositos seleccionados; de este modo se integran las ganancias y pérdidas de energía calórica por radiación, conducción y convección. La lectura de cada modelo se realizó de manera continua registrando inicio y finalización según los horarios de actividad de ambas especies.

4.3.3- Experimentos de laboratorio para determinar la temperatura preferida (T_{pref}):

Luego de las capturas, los lagartos fueron colocados en un terrario de 150 x 45 x 80 cm. En la parte superior del terrario, fue generado un gradiente de temperatura utilizando series de lámparas infrarrojas de diferente potencia y ubicadas a diferente altura, con el fin de crear un gradiente lineal de temperatura (17- 65°C) y reproducir los rangos de las temperaturas experimentadas naturalmente en campo. Cada terrario consta de 8 carriles opacos de 20 cm de ancho en los cuales los lagartos fueron ubicados en forma individual para evitar las posibles interferencias entre ellos y para asegurar la independencia de los registros (Fig. 4). Se registraron las temperaturas corporales en 180 oportunidades por cada individuo (cada 5 minutos, durante 3 horas). Para ello, los ejemplares fueron conectados a termocuplas ultrafinas (1 mm) insertas en la cloaca (sostenidas con cinta adhesiva especial) y conectados a un USB TC-08, módulo de adquisición de datos de 8 canales (OMEGA®). Esta metodología evita que se manipule el lagarto cada vez que se va a tomar la temperatura cloacal. Se registró la temperatura del sustrato en cada extremo del terrario, al inicio y al final del experimento. Antes de comenzar a registrar la T_{set} los ejemplares se colocaron en el gradiente térmico durante dos horas para su utilización eficiente (Lara Reséndiz *et al.*, 2013).

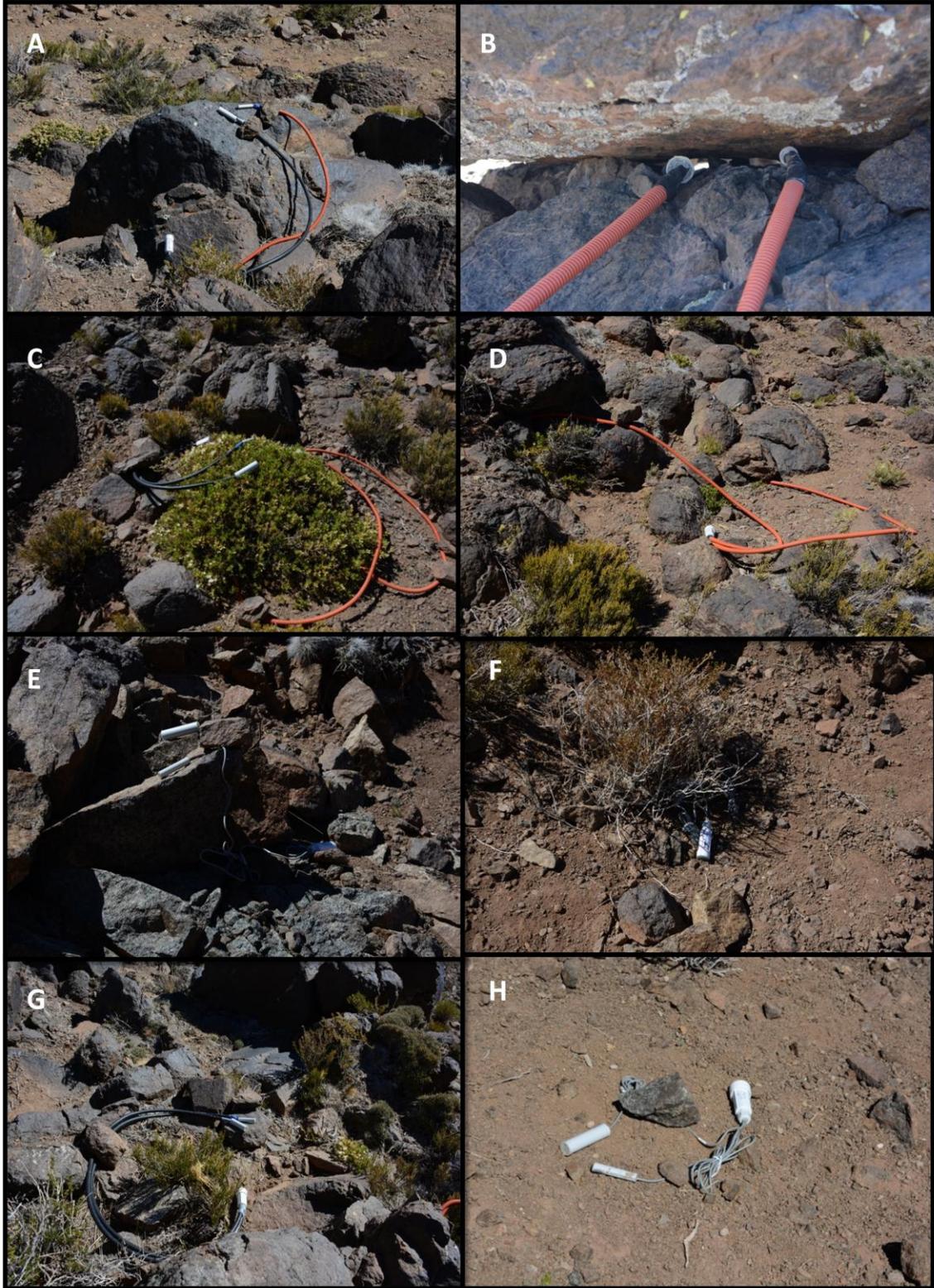


Figura 3: Modelos de PVC conectados a dataloggers distribuidos en los microhábitats establecidos: A- Roca gris alta, B- Grieta o diaclasa, C- Sobre arbusto denso y bajo arbusto denso, D- Bajo roca, E- Roca roja, F- Bajo arbusto laxo, G- Roca gris baja y H- Suelo desnudo.



Figura 4: Experimento de laboratorio para obtener las temperaturas preferidas. Laboratorio de Biología. Universidad Nacional de San Juan.

4.3.4- Análisis de los datos:

Para el análisis de los datos de las temperaturas preferidas, de captura (T_b) y operativas se utilizó la metodología de Hertz *et al.* (1993), donde se determina para cada ejemplar:

- ✓ La temperatura preferida (T_{pref}): valor medio de las temperaturas seleccionadas por los lagartos durante todo el experimento en el gradiente térmico.
- ✓ El intercuartil de las temperaturas seleccionadas (50% central de la distribución) y sus límites llamados *set-points* inferior (25% cuartil) y superior (75% cuartil) respectivamente. El índice de desviación individual ($db = \sum |T_{b-i} - T_{set-i}|$) que

indica cuánto se aleja la temperatura corporal de campo T_b , de la temperatura seleccionada (T_{set}) en el laboratorio.

- ✓ Se calculó la calidad térmica del ambiente desde la perspectiva del organismo ($de = \sum |T_e - T_{set-i}|$) como la sumatoria del valor absoluto de la diferencia entre la temperatura media obtenida a partir de los modelos de PVC en el día de muestreo (T_e) y la media de las temperaturas seleccionadas (T_{set}) para la especie. El valor de “ de ” es un estimador del ambiente térmico en el hábitat particular de la especie.
- ✓ A partir de estos índices calculados para cada ejemplar se obtuvo para el sitio de muestreo, los valores de la media de “ db ”, media de “ de ”, y con ellos se calculó la efectividad en la regulación de la temperatura: $E = 1 - (db / de)$. Un valor de E cercano a 1 se considera termorregulación activa y un valor de E igual o cercano a 0 indica termorregulación pasiva o termoconforme (Hertz *et al.*, 1993). Los valores negativos de E pueden significar individuos que evitan microhábitats térmicamente estables, por acción de otros factores como depredadores u oferta trófica (Huey y Slatkin, 1976; Crowder y Magnuson, 1983; Hertz *et al.*, 1993).

Los datos se trataron con estadística descriptiva: medias, medianas, varianzas y desvíos estándar. Para la comparación entre medias se utilizó ANOVA y para evaluar la dependencia entre las variables se realizaron análisis de regresión y correlación. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se analizaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro Wilk, respectivamente. En caso de que los datos no cumplieron algún requisito de normalidad, se empleó estadística no paramétrica (Sokal y Rohlf, 1997).

RESULTADOS

5- RESULTADOS

5.1. Temperatura corporal de campo (T_b) y relaciones térmicas

Phymaturus extrilidus presentó una temperatura corporal significativamente mayor a T_a y T_s (ANOVA, $F_{(2,58)} = 149.61$, $p < 0.001$, $n = 60$; Holm-Šidák test, $T_{(T_b - T_a)} = 16.01$; $T_{(T_a - T_s)} = 13.67$, $p < 0.001$; $T_{(T_b - T_s)} = 2.33$, $p < 0.02$; Fig. 5). Por otro lado, la T_b y T_s de *Liolaemus parvus* resultaron significativamente mayores a T_a , pero T_b no fue diferente de T_s (ANOVA, $F_{(2,34)} = 84.38$, $p < 0.001$, $n = 36$; Holm-Šidák test, $T_{(T_b - T_a)} = 10.84$; $T_{(T_a - T_s)} = 11.61$, $p < 0.001$; $T_{(T_b - T_s)} = 0.77$, $p > 0.4$; Fig. 6). Las medidas de tendencia central correspondientes a la temperatura corporal de campo (T_b), temperatura del aire (T_a) y temperatura del sustrato (T_s) se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS), mediana (Me), rango y tamaño muestral (n) de temperatura corporal (T_b), temperatura del aire (T_a) y temperatura del sustrato (T_s) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*.

Especie	Temperaturas (°C)	($\bar{x} \pm$ DS)	Me	Rango	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	T_b	32.32 ± 3.13	32.55	25.2 - 38.3	60
	T_a	19.5 ± 4.79	18.85	9.4 - 29	60
	T_s	30.4 ± 5.3	30.85	19.4 - 41.5	60
<i>Liolaemus parvus</i>	T_b	33.74 ± 2.46	33.95	25.5 - 38	36
	T_a	22.54 ± 4.61	22.65	9.1 - 34.4	36
	T_s	34.54 ± 5.5	34.15	22 - 51.1	36

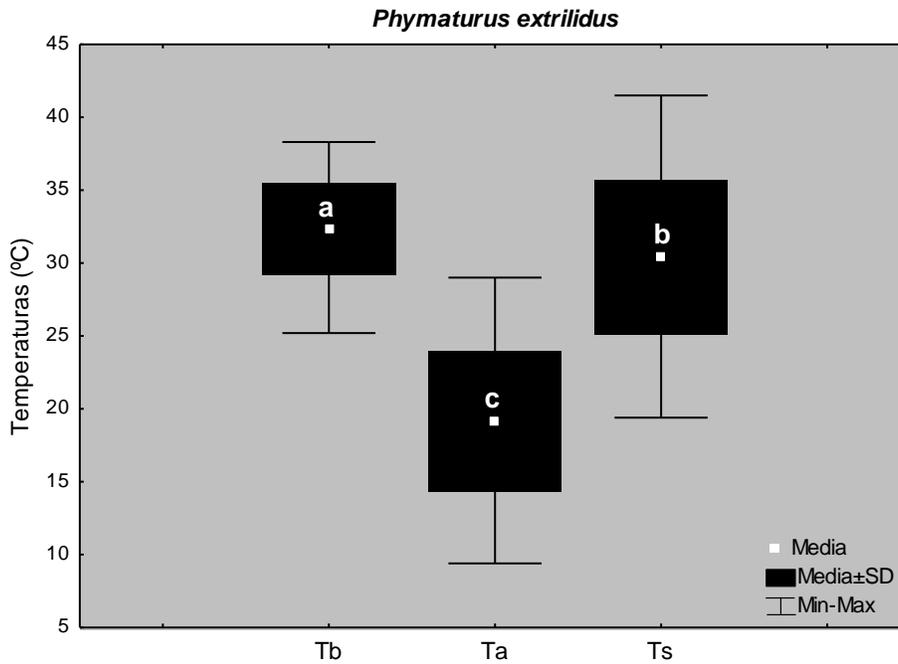


Figura 5: Diagrama de cajas de las medias de las temperaturas: corporal (T_b °C), aire (T_a °C) y sustrato (T_s °C) de *Phymaturus extrilidus*. Letras diferentes (a- b- c) indican diferencias estadísticas.

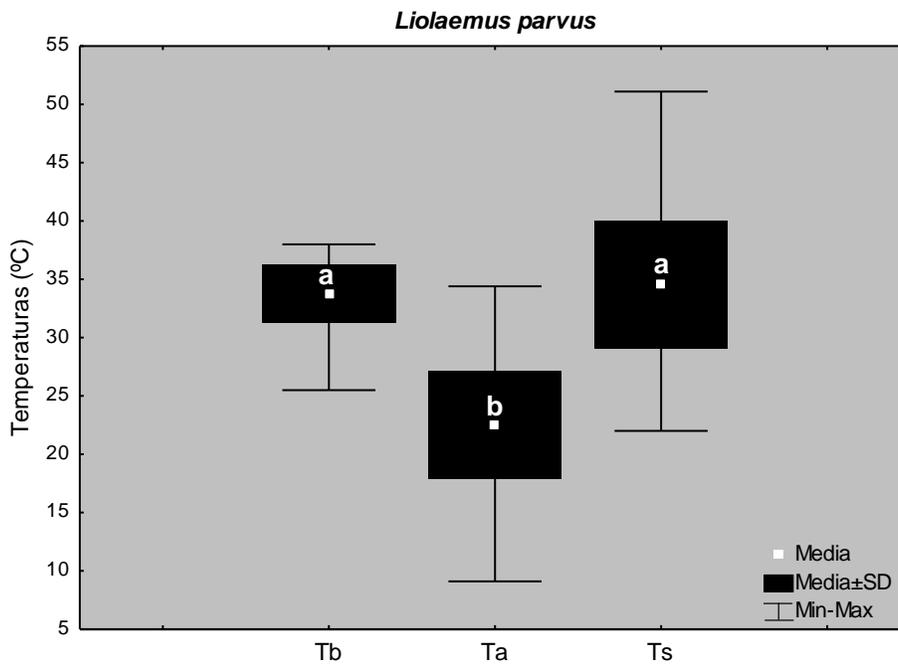


Figura 6: Diagrama de cajas de las medias de las temperaturas: corporal (T_b °C), aire (T_a °C) y sustrato (T_s °C) de *Liolaemus parvus*. Letras diferentes (a- b- c) indican diferencias estadísticas.

Las T_b de *Phymaturus extrilidus* en el mes de Abril no mostraron una asociación significativa con las T_a y T_s (Regresión Stepwise, $R^2 = 0.05$, $F_{T_b-T_a (2,32)} = 3.09$, $p > 0.05$; $R^2 = 0.08$, $F_{T_b-T_s (2,32)} = 4.06$, $p > 0.05$; Fig. 7 A- B), mientras que en Diciembre la asociación de las T_b con las T_a y T_s fue significativa y positiva (Regresión Stepwise, $R^2 = 0.15$, $F_{T_b-T_a (2,24)} = 5.45$, $p < 0.02$; $R^2 = 0.22$, $F_{T_b-T_s (2,24)} = 8.35$, $p < 0.008$; Fig. 7 C- D). Las temperaturas microambientales, T_a y T_s , registradas durante Abril y Diciembre resultaron similares durante las horas del día (ANOVA, Abril: $F_{T_a (2,32)} = 0.56$; $F_{T_s (2,32)} = 0.63$, $p > 0.05$; Diciembre: $F_{T_a (2,24)} = 3.17$; $F_{T_s (2,24)} = 0.03$, $p > 0.05$; Fig. 8).

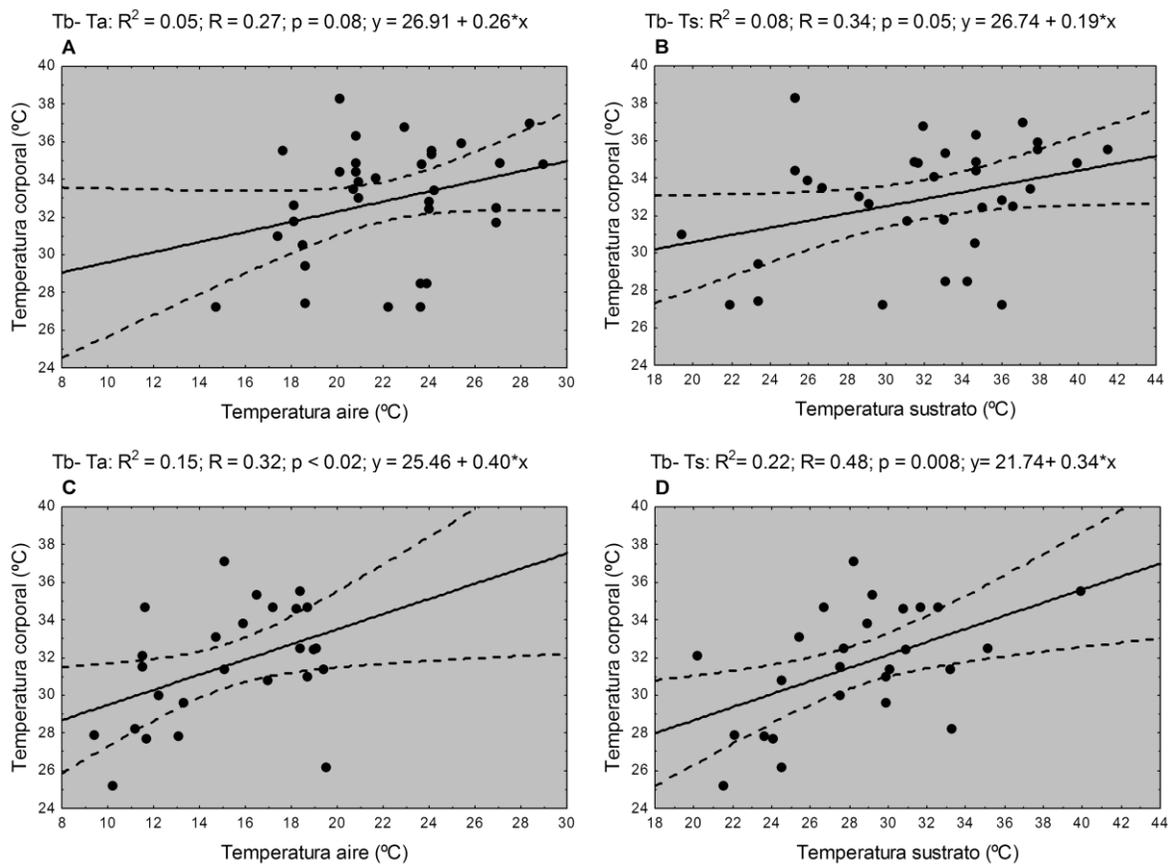


Figura 7: Diagramas de dispersión. Regresiones entre la temperatura corporal (T_b) y las temperaturas del aire (T_a ; A y C) y sustrato (T_s ; B y D) de *Phymaturus extrilidus*. Paneles superiores corresponden a Abril ($n = 34$) e inferiores a Diciembre ($n = 26$). Líneas discontinuas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

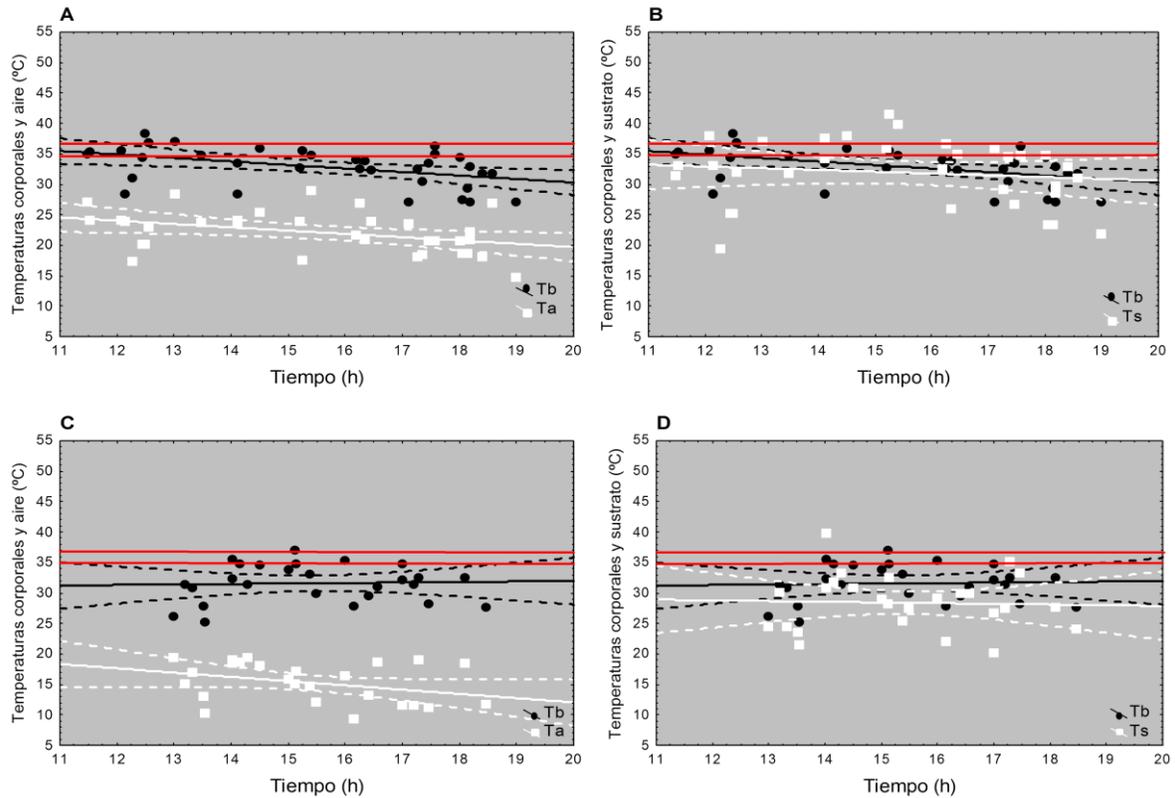


Figura 8: Diagramas de dispersión de las relaciones entre la temperatura corporal (T_b ; círculos negros) y las temperaturas microambientales (círculos blancos): aire (T_a ; A y C) y sustrato (T_s ; B y D) durante el tiempo de actividad (h) de *Phymaturus extrilidus*. Paneles superiores corresponden a Abril ($n=34$); paneles inferiores a Diciembre ($n=26$). Líneas continuas rojas indican la media inferior y superior de las temperaturas seleccionadas (T_{set}). Líneas discontinuas indican intervalo de confianza $\alpha=95\%$

Las T_b de *Liolaemus parvus* no se asociaron a T_a y T_s durante Abril y Diciembre (Regresión Stepwise, Abril: $R^2 = -0.05$, $F_{T_b-T_a(2,18)} = 0.07$, $p > 0.05$; $R^2 = -0.01$, $F_{T_b-T_s(2,18)} = 0.71$, $p > 0.05$; Diciembre: $R^2 = 0.002$, $F_{T_b-T_a(2,14)} = 0.03$, $p > 0.05$; $R^2 = -0.06$, $F_{T_b-T_s(2,14)} = 0.04$, $p > 0.05$; Fig. 9). Las temperaturas microambientales, T_a y T_s , en los sitios de captura en el mes de Abril y Diciembre no variaron significativamente durante las horas del día (ANOVA, Abril: $F_{T_a(2,18)} = 0.72$; $F_{T_s(2,18)} = 1.26$, $p > 0.05$; Diciembre: $F_{T_a(2,14)} = 0.73$; $F_{T_s(2,14)} = 0.61$, $p > 0.05$; Fig. 10).

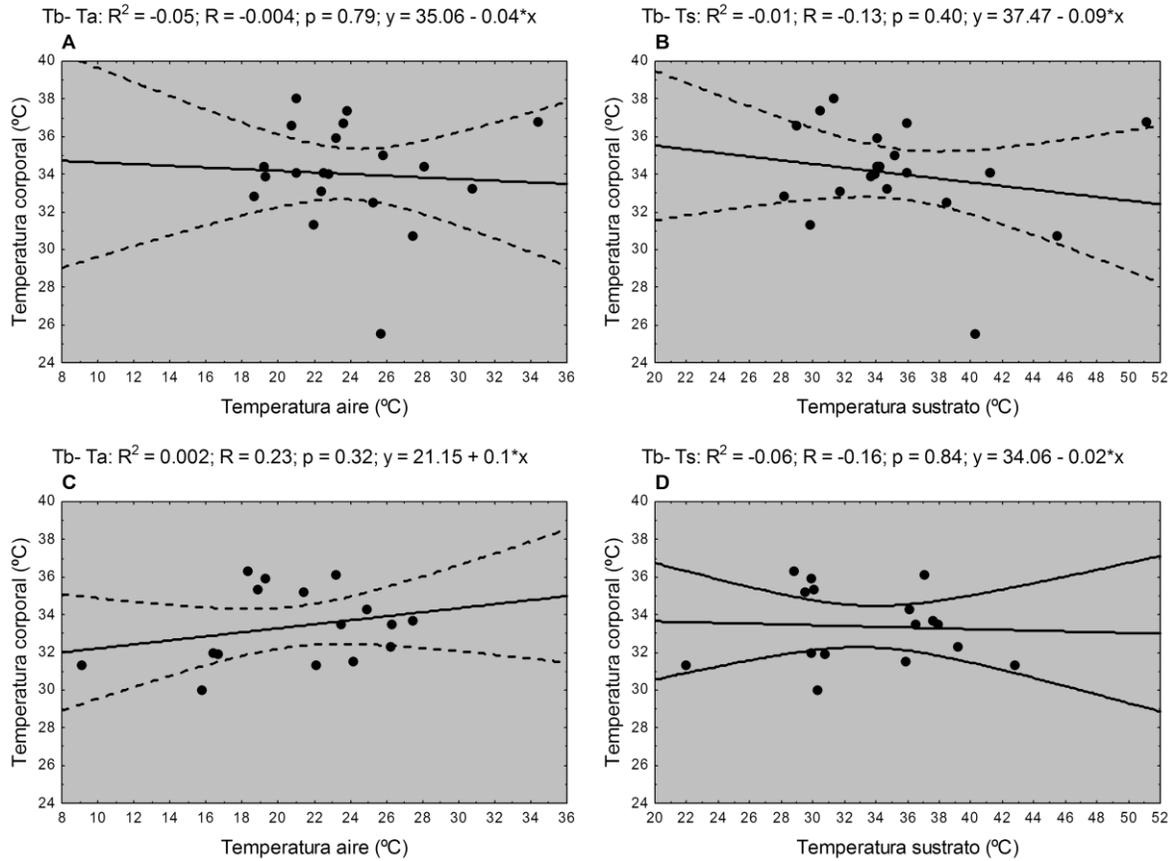


Figura 9: Diagramas de dispersión. Regresiones de la temperatura corporal (T_b) con la temperatura del aire (T_a ; A y C) y la temperatura del sustrato (T_s ; B y D) de *Liolaemus parvus*. Paneles superiores corresponden a Abril ($n= 19$) e inferiores a Diciembre ($n= 16$). Líneas discontinuas indican intervalo de confianza $\alpha= 95\%$

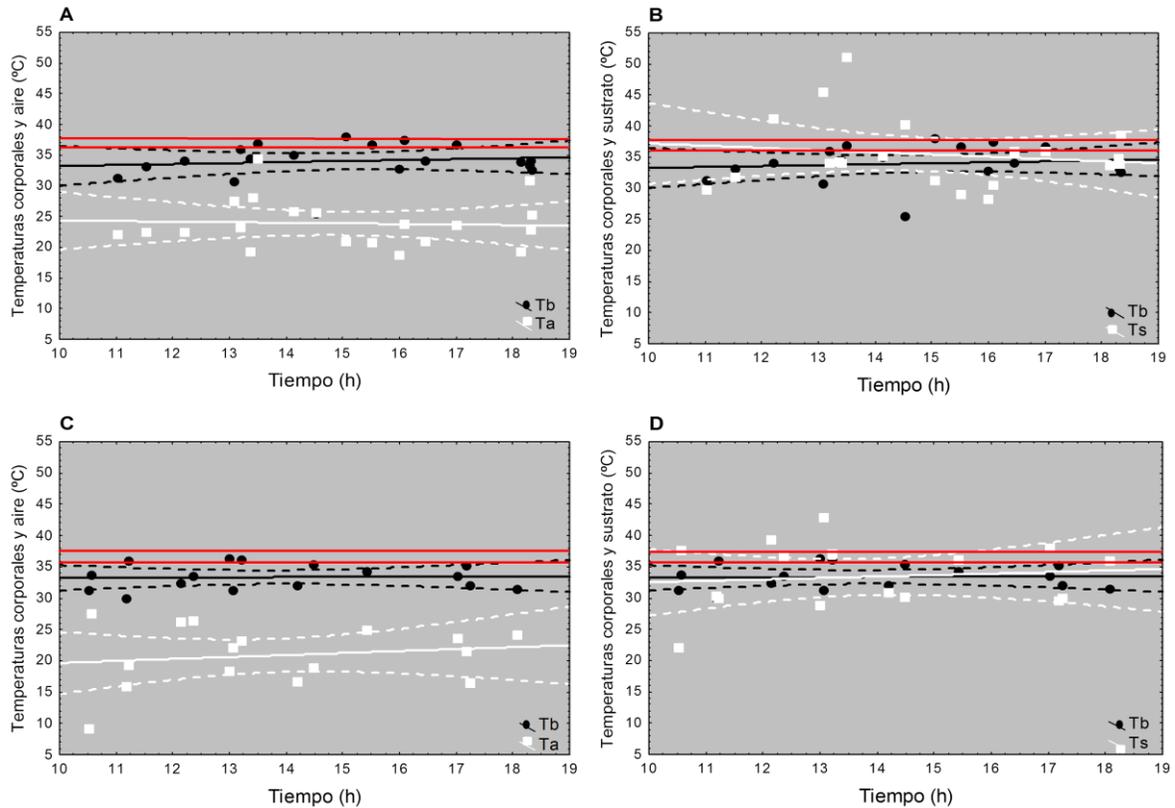


Figura 10: Diagramas de dispersión de las relaciones entre la temperatura corporal (T_b ; círculos negros) y las temperaturas microambientales (círculos blancos): aire (T_a ; A y C) y sustrato (T_s ; B y D) durante el tiempo de actividad (h) de *Liolaemus parvus*. Paneles superiores corresponden a Abril ($n=19$); paneles inferiores a Diciembre ($n=16$). Líneas continuas rojas indican la media inferior y superior de las temperaturas seleccionadas (T_{set}). Líneas discontinuas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

Las T_b de *P. extrilidus* y *L. parvus*, no mostraron asociación con LHC (Tabla 2; Regresión lineal, $R^2 = 0.036$, $F_{P. extrilidus (2,58)} = 3.22$, $p > 0.05$; Regresión múltiple, $R^2 = -0.02$; $F_{L. parvus (2,34)} = 0.104$, $p > 0.05$; Fig. 11 y 12); sin embargo, se asociaron de manera significativa y negativa al peso de captura en ambas especies (Tabla 2; Regresión lineal, $R^2 = 0.068$, $F_{P. extrilidus (2,58)} = 5.31$, $p < 0.02$; Regresión múltiple, $R^2 = 0.03$; $F_{L. parvus (2,34)} = 2.38$, $p < 0.03$; Fig. 13 y 14).

Tabla 2: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS) y tamaño muestral (n) de longitud hocico cloaca (LHC, milímetros) y peso corporal (gramos) de la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* en general y discriminando por sexos.

Especie	Clase	LHC (mm)	Peso (g)	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	General	94.06 \pm 5.4	29.71 \pm 6.03	60
	Machos	94.27 \pm 5.11	29.95 \pm 5.03	33
	Hembras	93.81 \pm 5.91	29.41 \pm 7.16	27
<i>Liolaemus parvus</i>	General	58.83 \pm 5.33	4.83 \pm 1.74	36
	Machos	59.83 \pm 5.24	4.93 \pm 1.32	18
	Hembras	56.83 \pm 5.13	4.73 \pm 2.11	18

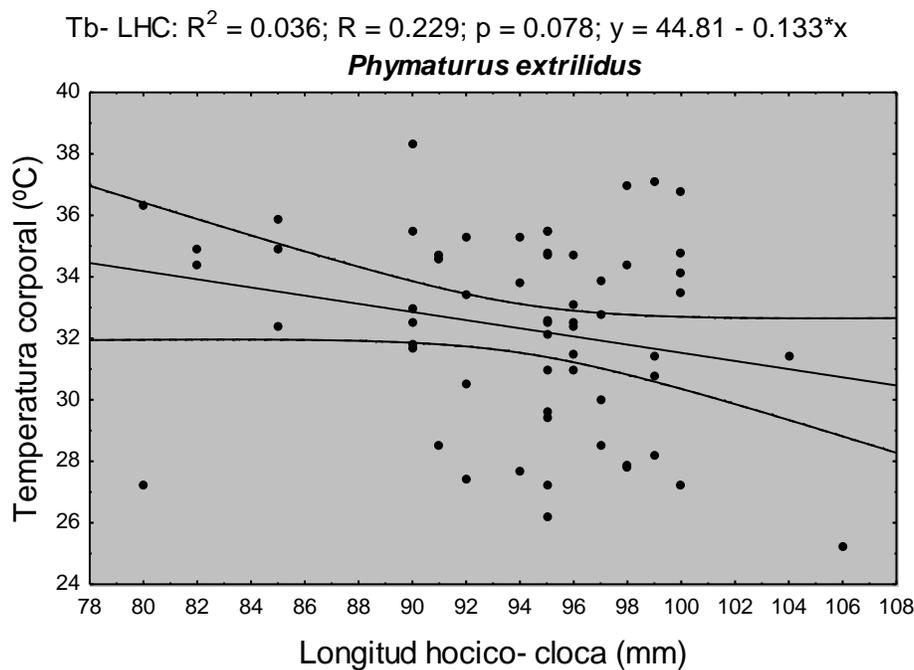


Figura 11: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura corporal (T_b , °C) y la longitud hocico cloaca (LHC, mm) de *Phymaturus extrilidus* (n= 60). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

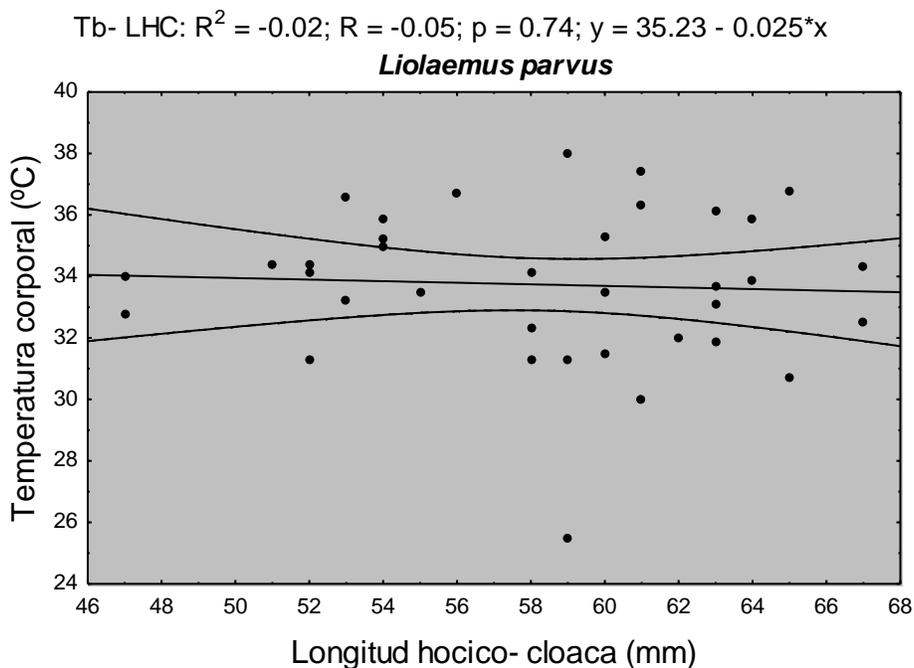


Figura 12: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura corporal (T_b , °C) y la longitud hocico cloaca (LHC, mm) de *Liolaemus parvus* ($n= 36$). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

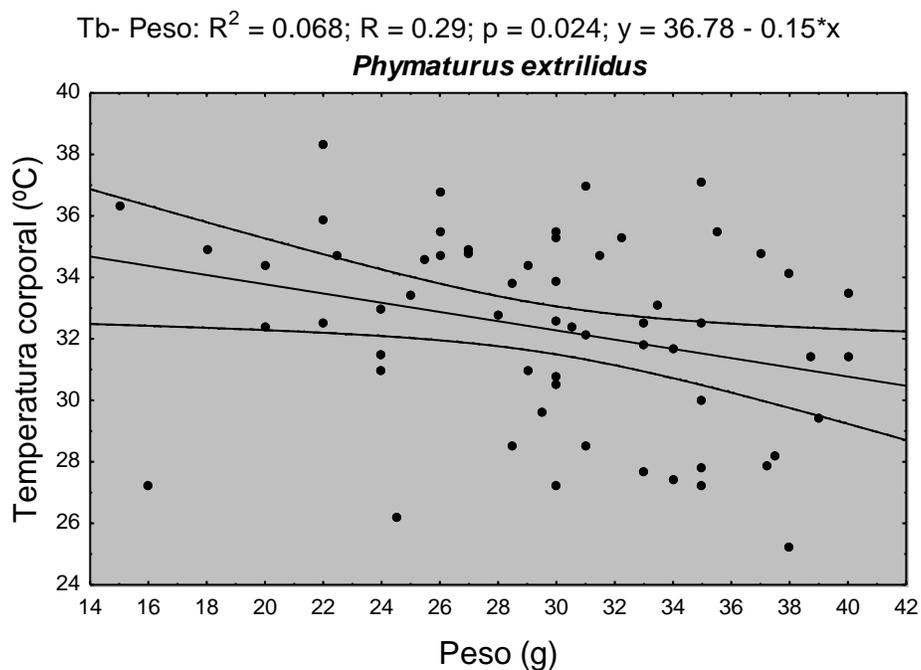


Figura 13: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura corporal (T_b) y el peso corporal (g) en *Phymaturus extrilidus* ($n= 60$). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

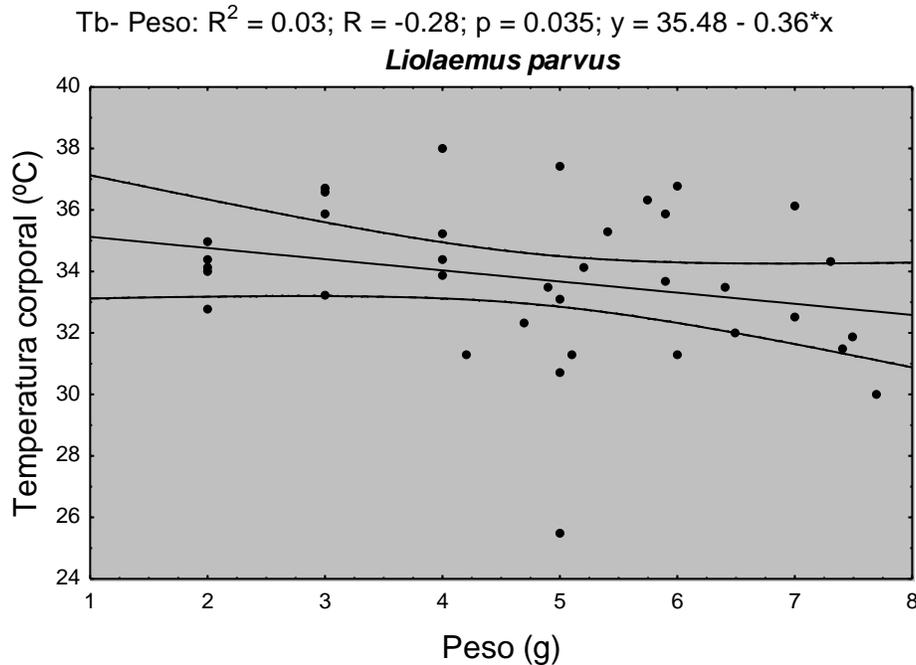


Figura 14: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura corporal (T_b) y el peso (g) de *Liolaemus parvus* (n= 36). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha= 95\%$

En general, la T_b de *Phymaturus extrilidus* no fue diferente entre machos y hembras (Mann-Whitney U-test, U= 383, $p > 0.05$, Mediana hembras= 32.5, Mediana machos= 33; Fig. 15) ni en *Liolaemus parvus* (Mann-Whitney U-test, U= 139, $p > 0.05$, Mediana hembras= 33.75, Mediana machos= 34.1; Fig. 16; Tabla 3). No hubo diferencias entre sexos en la T_b de *P. extrilidus* y *L. parvus* en Abril (Student test, $t_{P. extrilidus(32)} = -0.23$, $p > 0.05$, n= 34, Media machos= 33.71, Media hembras= 32.97; $t_{L. parvus(16)} = -0.71$, $p > 0.05$, n= 18, Media machos= 33.32, Media hembras= 34.32); ni en Diciembre (Student test, $t_{P. extrilidus(24)} = -0.72$, $p > 0.05$, n= 26, Media machos= 31.16, Media hembras= 32.04; $t_{L. parvus(14)} = 1.35$, $p > 0.05$, n= 16, Media machos= 34.04, Media hembras= 32.47).

Tabla 3: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS), mediana (M_e), rango y tamaño muestral (n) de temperatura corporal (T_b) de machos y hembras de la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*.

Especie	Sexo	T_b ($\bar{x} \pm DS$)	M_e	Rango	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	Machos	32.56 ± 3.36	33	25.2 - 38.3	33
	Hembras	32.01 ± 2.85	32.5	27.2 - 36.8	27
<i>Liolaemus parvus</i>	Machos	33.86 ± 2.85	34.1	25.5 - 37.4	18
	Hembras	33.61 ± 2.09	33.75	30 - 38	18

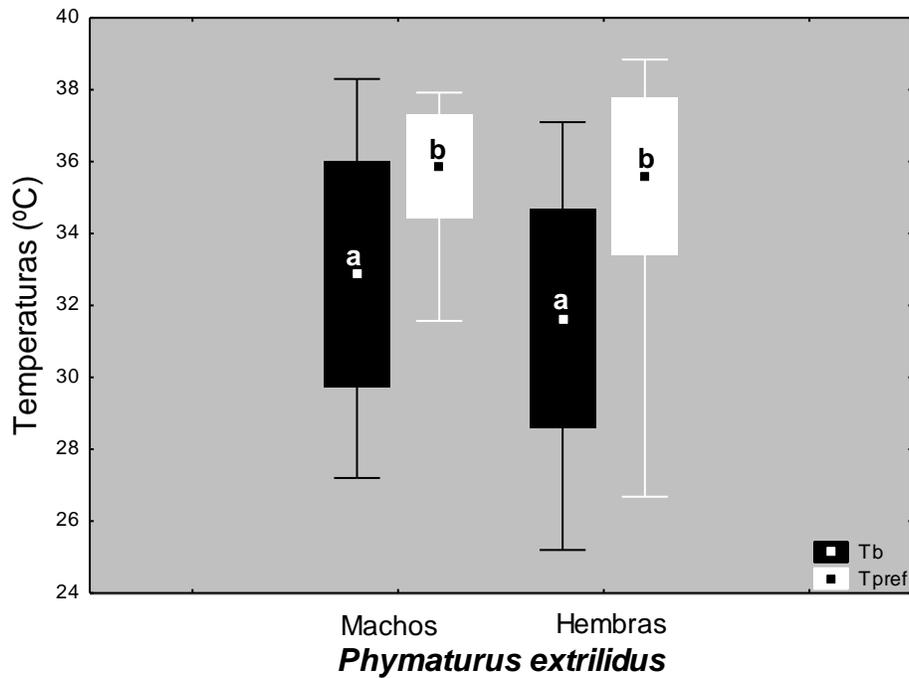


Figura 15: Diagrama de cajas de las medianas de las temperaturas corporales (T_b ; cajas negras) y medianas de las temperaturas preferidas (T_{pref} ; cajas blancas) entre machos y hembras de *Phymaturus extrilidus*. Letras diferentes (a-b) indican diferencias estadísticas.

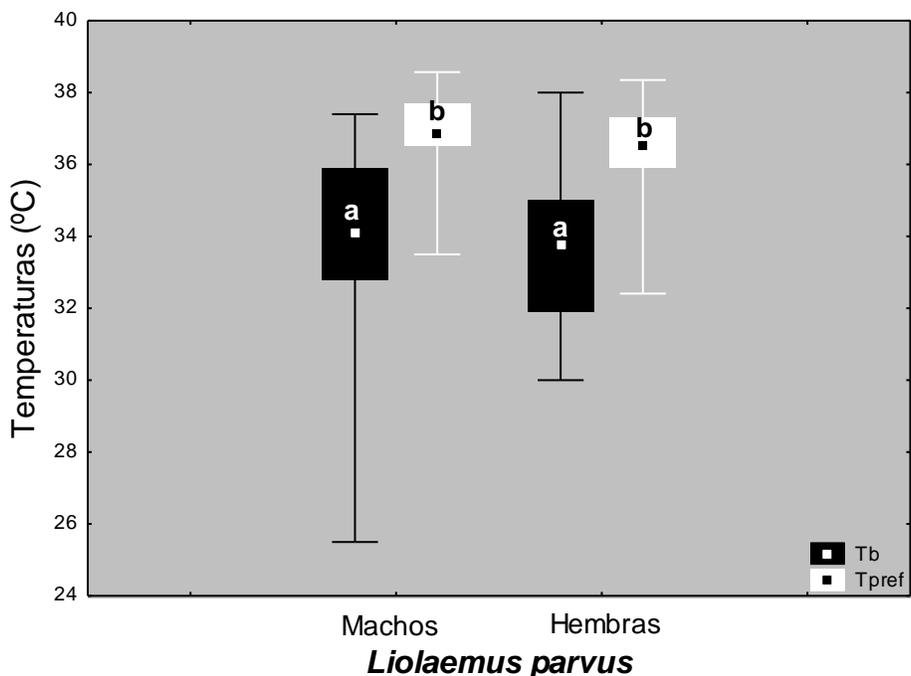


Figura 16: Diagrama de cajas de las medianas de las temperaturas corporales (T_b ; cajas negras) y medianas de las temperaturas preferidas (T_{pref} ; cajas blancas) entre machos y hembras de *Liolaemus parvus*. Letras diferentes (a-b) indican diferencias estadísticas.

Las T_b de *P. extrilidus* y *L. parvus* no exhibieron diferencias en las estaciones de Abril y Diciembre (Tabla 8; Mann-Whitney U-test, $U_{(P. extrilidus)} = 139$, $p > 0.05$; $n = 60$, Mediana _{Abril} = 33.45, Mediana _{Diciembre} = 31.8; $U_{(L. parvus)} = 122$, $p > 0.05$; $n = 36$, Mediana _{Abril} = 34.1, Mediana _{Diciembre} = 33.5; Fig. 17 y 18). Las T_a y T_s de *P. extrilidus* fueron diferentes entre Abril y Diciembre (Mann-Whitney U-test, $U_{(T_a)} = 69.50$, $p < 0.01$; $n = 60$, Mediana _{Abril} = 21.65, Mediana _{Diciembre} = 15.5; Mann-Whitney U-test, $U_{(T_s)} = 264.50$, $p > 0.01$; $n = 60$, Mediana _{Abril} = 33.05, Mediana _{Diciembre} = 28.55); siendo más elevadas las T_a y T_s en Abril (Tabla 4). En *L. parvus* T_a y T_s no fueron significativamente diferentes entre estaciones (Student test, $t_{T_a(32)} = 2.29$, $p > 0.05$, $n = 34$, Media _{Abril} = 24.39, Media _{Diciembre} = 20.86; $t_{T_s(32)} = 1.82$, $p > 0.05$, $n = 34$, Media _{Abril} = 35.71, Media _{Diciembre} = 33.40; Tabla 4).

Tabla 4: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS), mediana (Me) y tamaño muestral (n) de temperatura del aire (T_a) y del sustrato (T_s) de Abril y Diciembre de la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*.

Especie	Meses	T_a (°C)	Me	T_s (°C)	Me	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	Abril	22.13 \pm 3.41	21.65	31.91 \pm 5.41	33.05	34
	Diciembre	15.25 \pm 3.30	15.5	28.42 \pm 4.53	28.55	26
<i>Liolaemus parvus</i>	Abril	24.39 \pm 4.18	23.4	35.71 \pm 5.63	34.15	19
	Diciembre	20.86 \pm 4.88	21.75	33.44 \pm 5.25	33.35	16

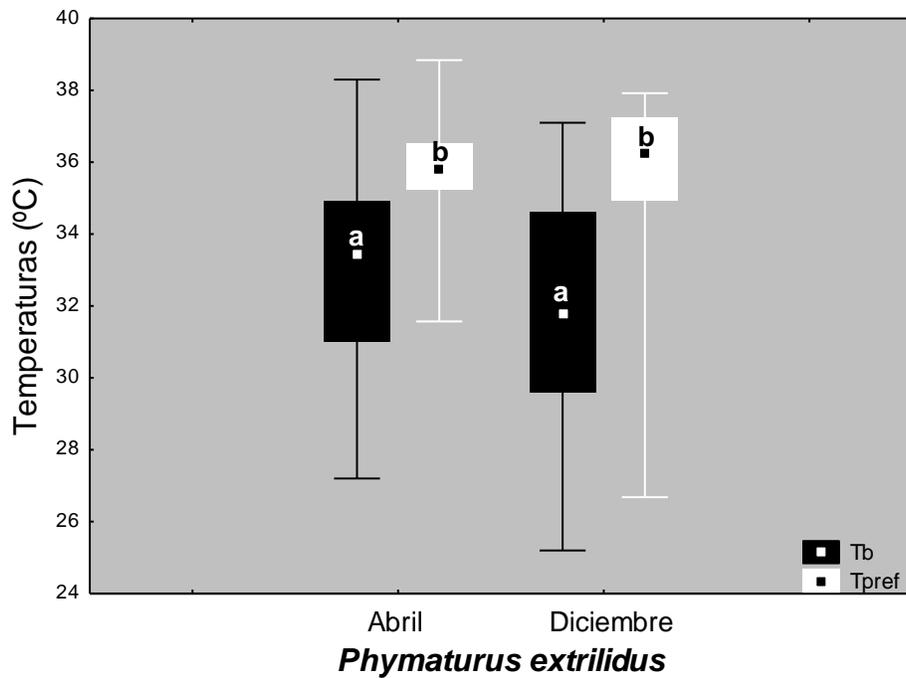


Figura 17: Diagrama de cajas de la media de las temperaturas corporales (T_b ; cajas negras) y media de las temperaturas preferidas (T_{pref} ; cajas blancas) entre los meses de muestreo, Abril y Diciembre, de *Phymaturus extrilidus*. Letras diferentes (a-b) indican diferencias estadísticas.

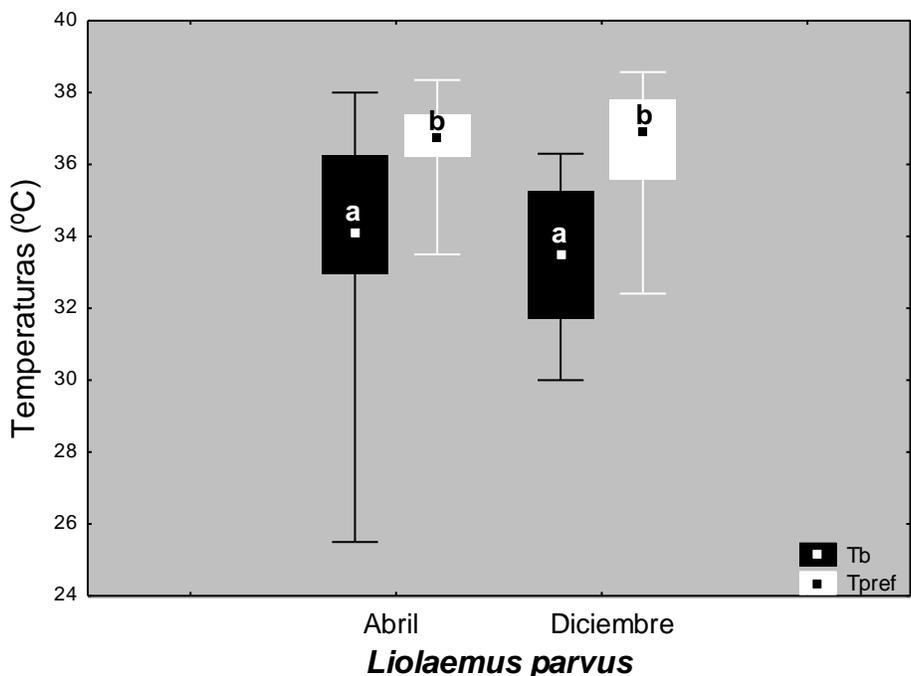


Figura 18: Diagrama de cajas de la media de las temperaturas corporales (T_b ; cajas negras) y media de las temperaturas preferidas (T_{pref} ; cajas blancas) entre los meses de muestreo, Abril y Diciembre, de *Liolaemus parvus*. Letras diferentes (a-b) indican diferencias estadísticas.

La T_b de *P. extrilidus* y *L. parvus* no fue diferente durante el periodo de actividad diario (Kruskal Wallis, $H_{P. extrilidus (8, 65)} = 12.12$, $p > 0.05$; $H_{L. parvus (8, 28)} = 9.39$, $p > 0.05$; Fig. 19 y 20).

Phymaturus extrilidus fue registrado utilizando 4 de 10 microhábitats, hallándose diferencias significativas en las T_b registradas en los individuos (Kruskal Wallis, $H_{(3,70)} = 9.62$, $p < 0.02$; Múltiples comparaciones, $R_{(Rg alta - D)} = 31.64$, $p < 0.03$; $R_{(D - sd)} = 36.78$, $p < 0.05$; Fig. 21). Los individuos capturados en roca gris alta y suelo desnudo presentaron valores más altos de T_b que los hallados en grietas (Tabla 5). De manera similar, *L. parvus* también utilizó principalmente 4 microhábitats, siendo la T_b de los individuos capturados en roca gris alta, más elevada que la T_b de los capturados en suelo desnudo (Tabla 5; Kruskal Wallis, $H_{(3, 33)} = 8.36$, $p < 0.03$; Múltiples comparaciones, $R_{(Rg alta - Sd)} = 20.32$, $p < 0.02$; Fig. 22).

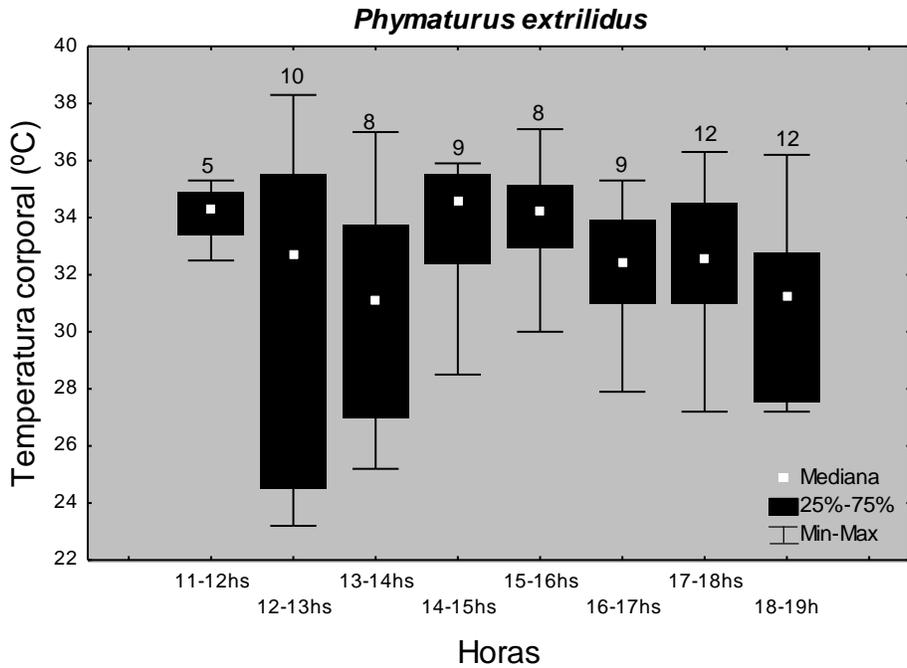


Figura 19: Diagrama de cajas que representa medianas de la temperatura corporal (T_b) entre los rangos horarios durante el periodo de actividad de *Phymaturus extrilidus*. Se indica el tamaño muestral de cada rango horario en la parte superior de los bigotes.

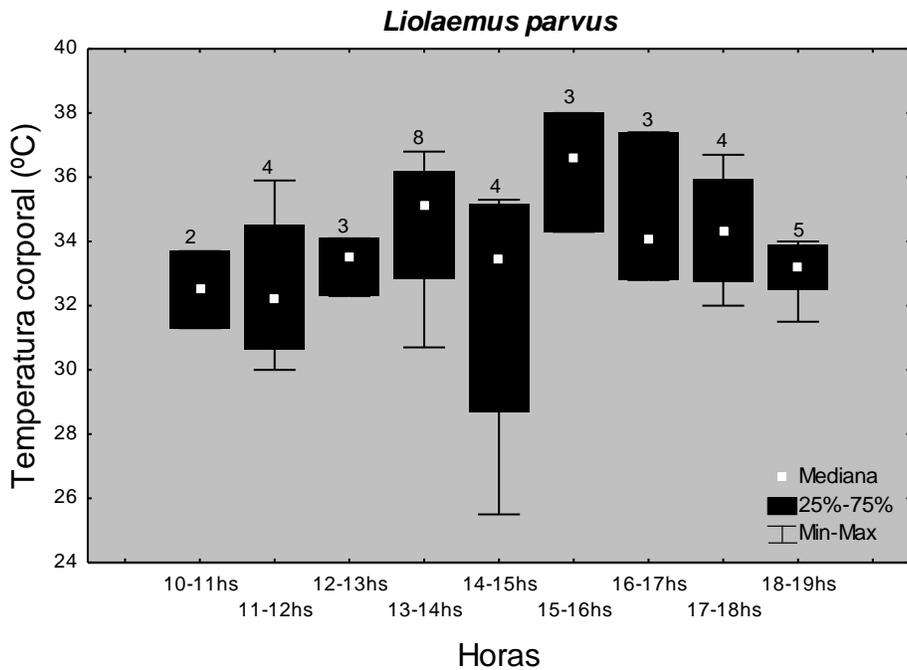


Figura 20: Diagrama de cajas que representa medianas de la temperatura corporal (T_b) entre los rangos horarios durante el periodo de actividad de *Liolaemus parvus*. Se indica el tamaño muestral de cada rango horario en la parte superior de los bigotes.

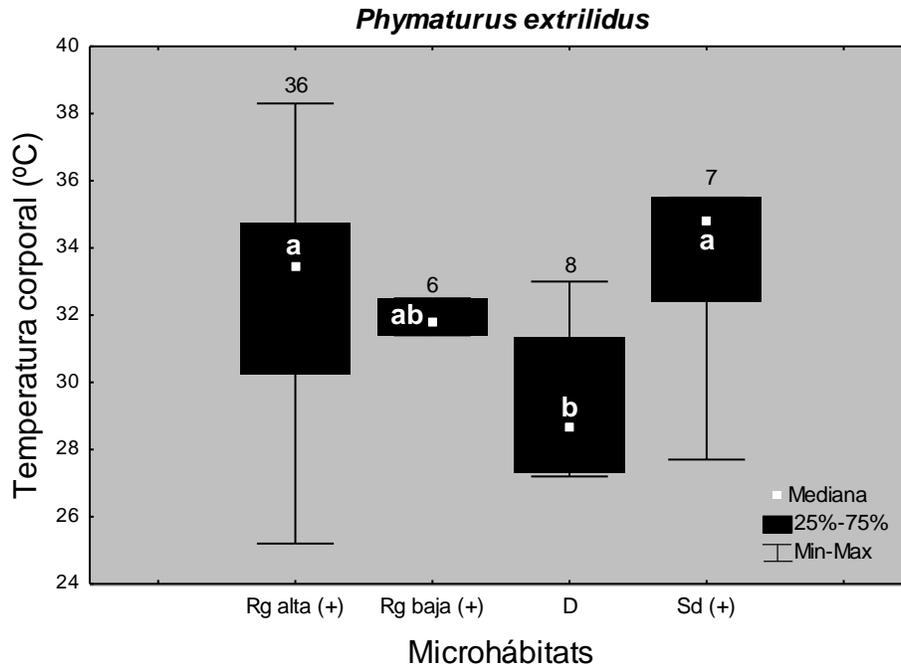


Figura 21: Diagrama de cajas que representa medianas de la temperatura corporal (T_b) de individuos capturados en diferentes microhábitats: roca gris alta (Rg alta), roca gris baja (Rg baja), grietas (D) y suelo desnudo (Sd). Se indica el tamaño muestral de cada microhábitats en la parte superior de los bigotes. Letras diferentes (a – b) indican diferencias estadísticas.

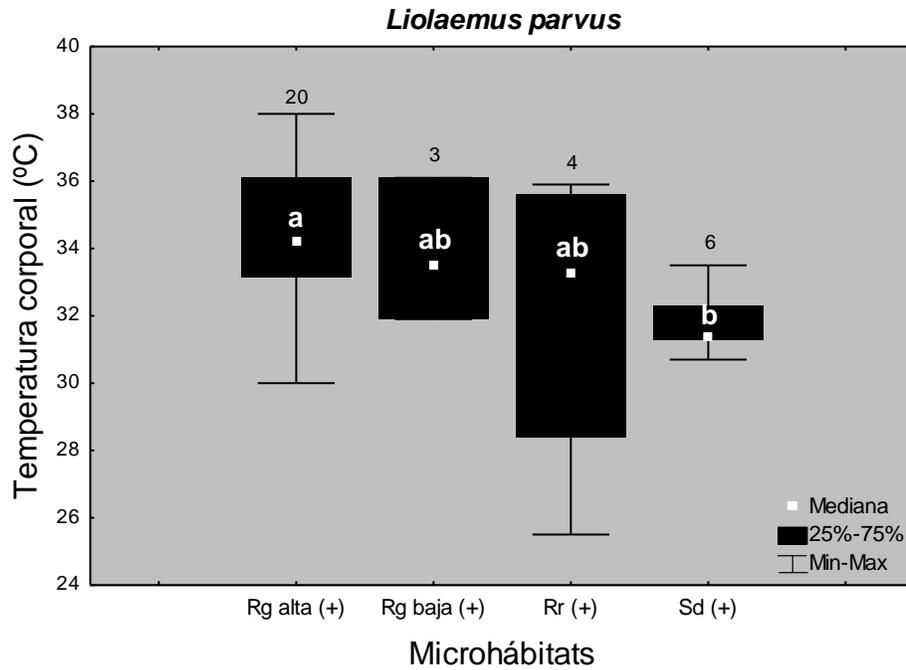


Figura 22: Diagrama de cajas que representa medianas de la temperatura corporal (T_b) de individuos capturados en diferentes microhábitats: roca gris alta (Rg alta), roca gris baja (Rg baja), roca roja (Rr) y suelo desnudo (Sd). Se indica el tamaño muestral de cada microhábitats en la parte superior de los bigotes. Letras diferentes (a – b) indican diferencias estadísticas.

Tabla 5: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS) y tamaño muestral (n) de las temperaturas corporales (T_b) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* de individuos colectados en diferentes microhábitats: roca gris alta (Rg alta), roca gris baja (Rg baja), grieta (D), roca roja (Rr) y suelo desnudo (Sd).

Especie	Microhábitats	$\bar{x} \pm DS$	Me	Rango	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	Rg alta	32.57 ± 3.27	33.45	25.2 - 38.3	36
	Rg baja	31.9 ± 0.53	31.8	31.4 - 32.5	6
	D	29.35 ± 2.29	28.65	27.2 - 33	8
	Sd	33.32 ± 2.81	34.8	27.7 - 35.5	7
<i>Liolaemus parvus</i>	Rg alta	34.43 ± 1.96	34.2	30 - 38	20
	Rg baja	33.83 ± 2.12	33.5	31.9 - 36.1	3
	Rr	32 ± 4.79	33.3	25.5 - 35.9	4
	Sd	31.76 ± 0.99	31.4	30.7 - 33.5	6

5.2. Temperatura operativa (T_e)

Las medidas de tendencia central correspondientes a las temperaturas operativas (T_e) se presentan en la Tabla 6.

Las T_e entre los modelos grandes (*Phymaturus*) y modelos chicos (*Liolaemus*) no mostraron diferencias significativas (Student test, $t_{(33)} = -0.379$, $p > 0.05$, $n = 35$, Media grande = 24.9, Media chico = 24.2; Fig. 23). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en las T_e entre estaciones (Mann-Whitney U-test, $U = 68$, $p < 0.005$, Mediana Abril = 27.01, Mediana Diciembre = 21.14; Tabla 5, Fig. 24). Además, las T_e fueron variables durante los horarios de actividad de las especies (Kruskal-Wallis, $H_{(8, 273)} = 84.07$, $p < 0.001$; Múltiples comparaciones, $R_{(11hs - 13hs), (11hs - 14hs), (11hs - 15hs), (11hs - 16hs)} = 96.85$, $p < 0.001$; $R_{(12hs - 18hs)} = 132.37$, $p < 0.006$; $R_{(17hs - 13hs), (17hs - 14hs), (17hs - 15hs)} = 111.91$, $p < 0.01$; $R_{(18hs - 13hs), (18hs - 14hs), (18hs - 15hs), (18hs - 16hs)} = 60.97$, $p < 0.006$; Fig. 25), registrándose las temperaturas más elevadas en el rango de 13hs a 17hs y las temperaturas más bajas, en el rango de las 11hs- 12hs y de 18hs- 19hs (Tabla 6).

Tabla 6: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS) y tamaño muestral (n) de temperatura operativa (T_e) de los modelos biofísicos en general, chicos y grandes. Se discrimina en estaciones, rango horario y por microhábitats: suelo desnudo (Sd), bajo roca (C) y grieta (D).

	Clases	$\bar{x} \pm DS$	Me	Rango	n
Modelos	General	24.55 \pm 5.41	25.48	9.53 – 41.34	33706
	Chico	24.2 \pm 5.73	24.65	9.53 – 34.98	16853
	Grande	24.9 \pm 5.23	25.55	11.45 – 41.34	16853
Estaciones	Abril	27.17 \pm 3.47	27.01	22.4 – 41.34	16853
	Diciembre	21.79 \pm 5.8	21.15	9.53 - 30.64	16853
Rango Horario	11hs – 12hs	20.86 \pm 6.27	20.59	9.53 – 32.94	4213
	12hs – 13hs	24.14 \pm 6.35	23.4	10.63 - 36.29	4815
	13hs – 14hs	28 \pm 6.98	28.15	11.56 – 41.34	4815
	14hs – 15hs	28.87 \pm 6.60	29.74	12.24 – 40.72	4815
	15hs – 16hs	28.55 \pm 6.42	29.83	12.82 – 38.69	4815
	16hs – 17hs	27.04 \pm 6.06	28.40	13.04 – 37.47	4815
	17hs – 18hs	22.28 \pm 5.58	22.43	11.05 - 31.8	4815

Microhábitats	18hs – 19hs	17.65 ± 4.71	17.23	9.64 – 25.55	4815
	Sd	31.93 ± 2.99	31.83	29.10 – 34.98	3745
	C	20.88 ± 5.3	21.99	14.07 – 25.48	3745
	D	19.28 ± 9.28	18.53	11.21 – 28.85	3745

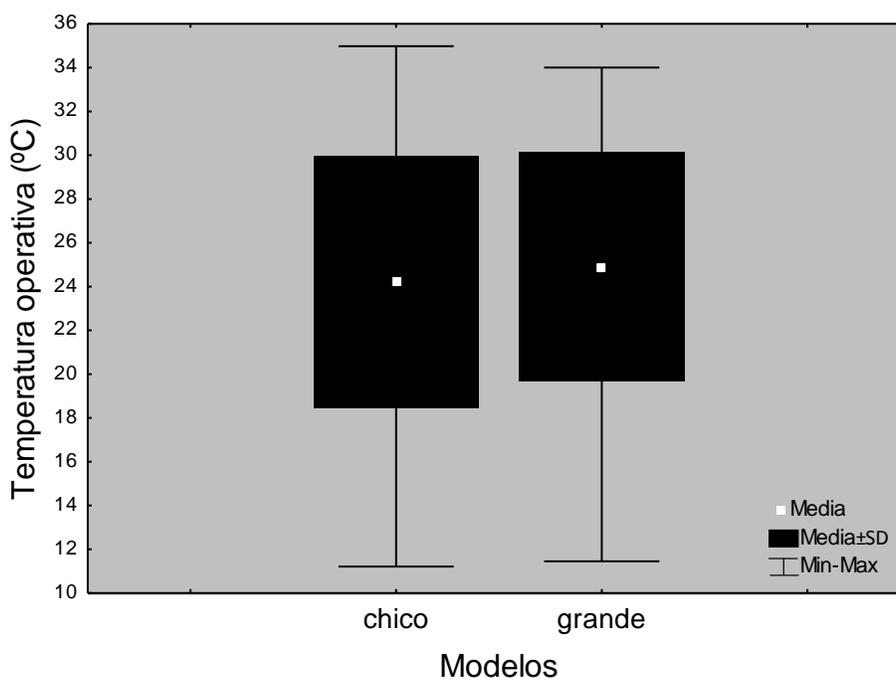


Figura 23: Diagrama de cajas de la Media (\bar{x}), de la temperatura operativa (T_e) de los modelos chicos (*Liolaemus*) y modelos grandes (*Phymaturus*).

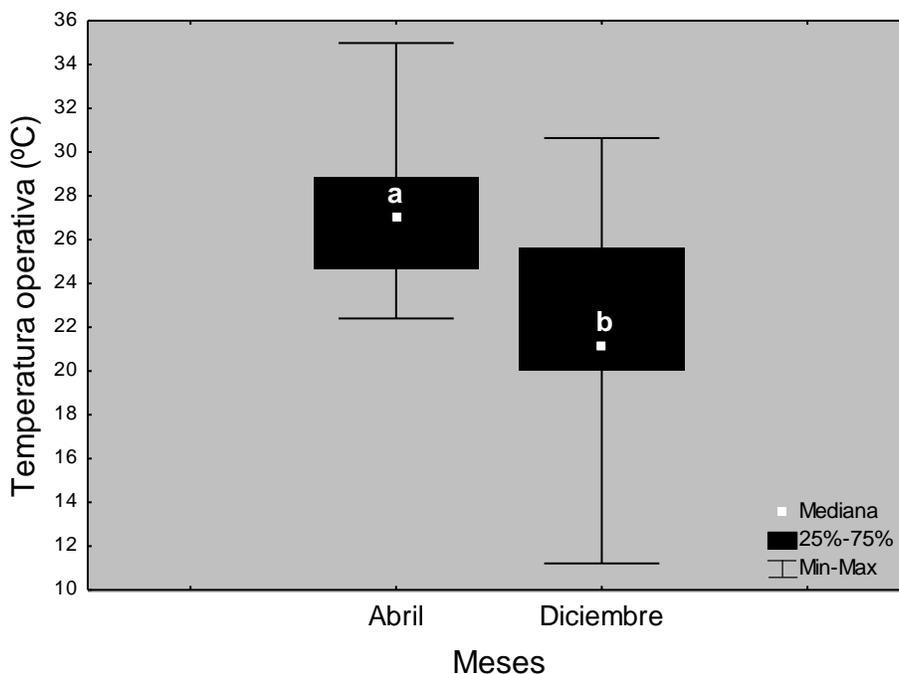


Figura 24: Diagrama de cajas de la Mediana (M_e) de las temperaturas operativas (T_e) entre estaciones (Abril y Diciembre). Letras diferentes (a- b) indican diferencias significativas.

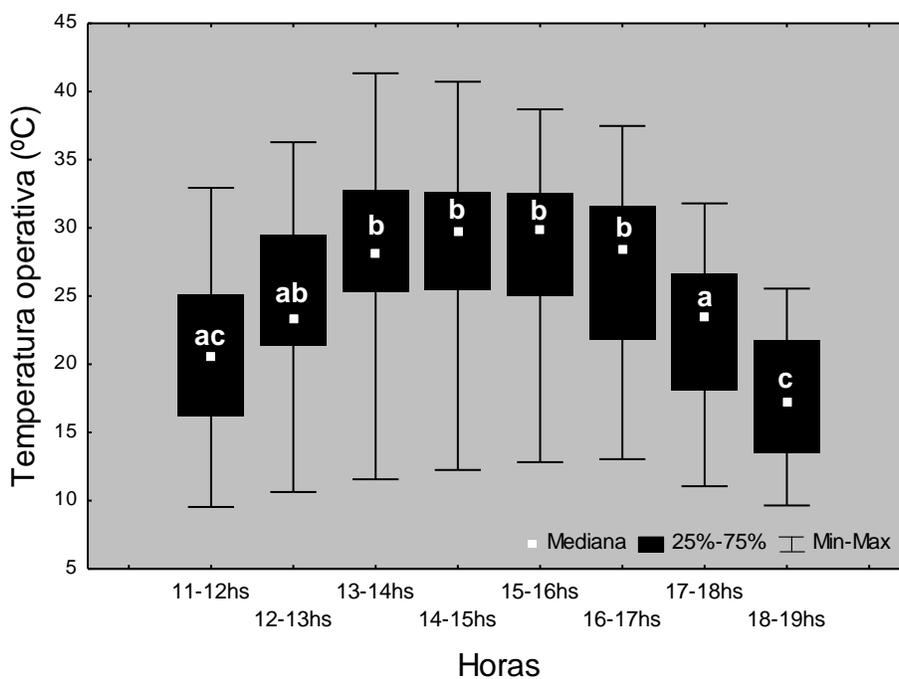


Figura 25: Diagrama de cajas de la Mediana (M_e) de la temperatura operativa (T_e) durante el horario de actividad (rangos). Letras diferentes (a- b- c) indican diferencias significativas.

Por último, hubo diferencias significativas en los registros de T_e entre microhábitats (Kruskal Wallis, $H_{(8,35)} = 18.49$, $p < 0.01$; Múltiples comparaciones, $R_{(Sd - C)} = 31.93$, $p < 0.03$; $R_{(Sd - D)} = 31.93$, $p < 0.01$; Fig. 26); siendo las temperaturas operativas más elevadas en suelo desnudo respecto a las categorías bajo roca y en grietas (Tabla 6).

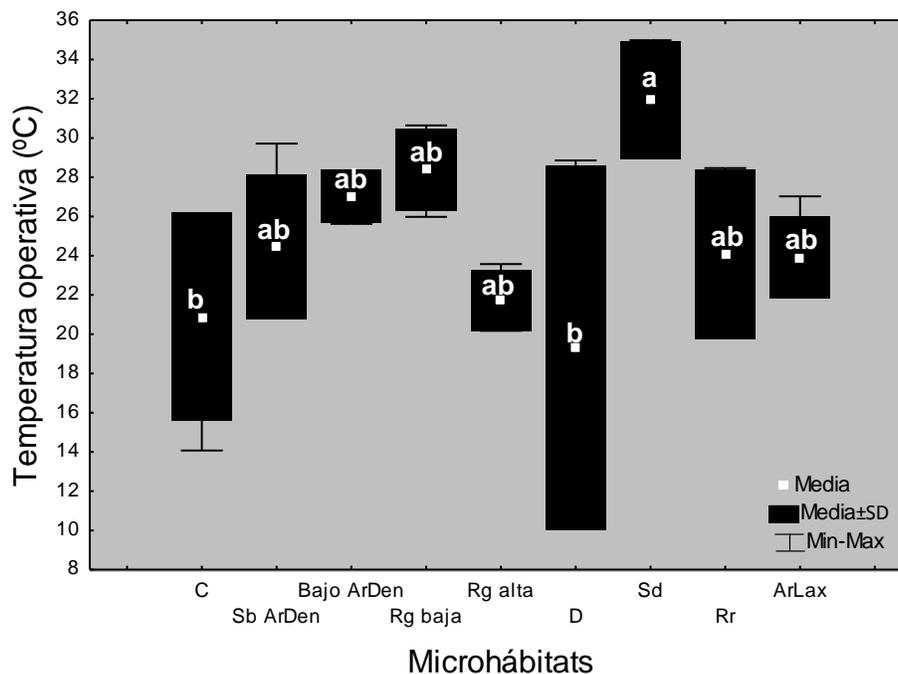


Figura 26: Gráfico de cajas que representa diferencias de medias de la temperatura operativa (T_e) por microhábitats: bajo roca (C), sobre arbusto denso (Sb ArDen), bajo arbusto denso (Bajo ArDen), roca gris baja (Rg baja), roca gris alta (Rg alta), grieta (D), suelo desnudo (Sd), roca roja (Rr) y arbusto laxo (ArLax). Letras diferentes (a- b) indican diferencias significativas.

5.3. Temperatura preferida de laboratorio (T_{pref})

Las medidas de tendencia central correspondientes a las temperaturas preferidas (T_{pref}), *set-point* inferior (Q_1) y *set-point* superior (Q_3) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* se presentan en la Tabla 7.

Tabla 7: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS) y tamaño muestral (n) de temperatura preferida (T_{pref} , °C), media del *set-point* inferior (Q_1 , °C) y *set-point* superior (Q_3 , °C) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* en la muestra completa (general) y por sexos (machos/hembras).

Especie	Clase	T_{pref} °(C)	Q_1	Q_3	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	General	35.74 ± 1.8	34.92	36.78	60
	Machos	35.86 ± 1.43	34.95	36.95	33
	Hembras	35.6 ± 2.18	34.88	36.59	27
<i>Liolaemus parvus</i>	General	36.66 ± 1.34	36.03	37.7	35
	Machos	36.98 ± 1.19	36.43	38.09	17
	Hembras	36.35 ± 1.42	35.64	37.33	18

La T_{pref} de *P. extrilidus* y *L. parvus* no mostró asociación significativa con LHC (Regresión lineal, $R^2 = -0.005$, $F_{P. \text{extrilidus}} (2,58) = 0.677$, $p > 0.05$; $R^2 = -0.026$; $F_{L. \text{parvus}} (2,33) = 0.129$, $p > 0.05$; Fig. 27 y 28), ni el peso corporal (Regresión lineal, $R^2 = -0.005$, $F_{P. \text{extrilidus}} (2,24) = 0.68$, $p > 0.05$; $R^2 = -0.001$; $F_{L. \text{parvus}} (2,15) = 1.06$, $p > 0.05$; Fig. 29 y 30).

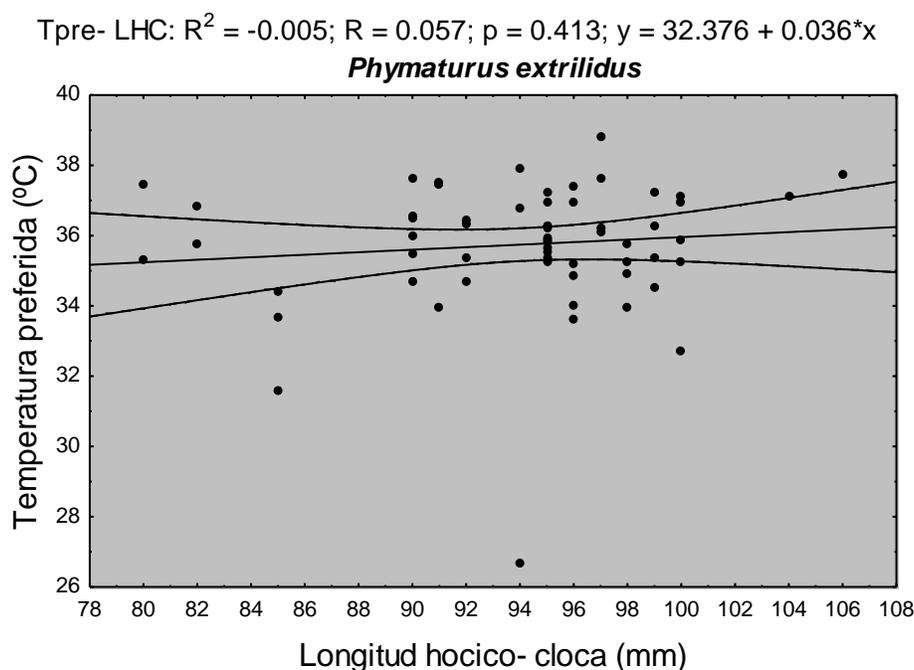


Figura 27: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura preferida (T_{pref} , °C) y la longitud hocico-cloaca (LHC, mm) en *Phymaturus extrilidus* (n= 60). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha = 95\%$

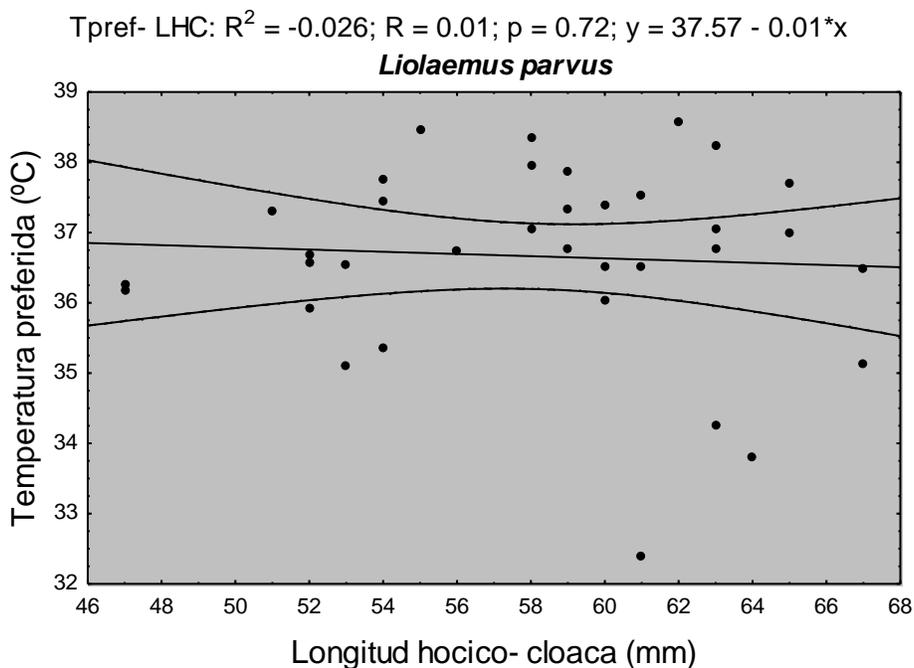


Figura 28: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura preferida (T_{pref} , °C) y la longitud hocico-cloaca (LHC, mm) en *Liolaemus parvus* (n= 36). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha= 95\%$

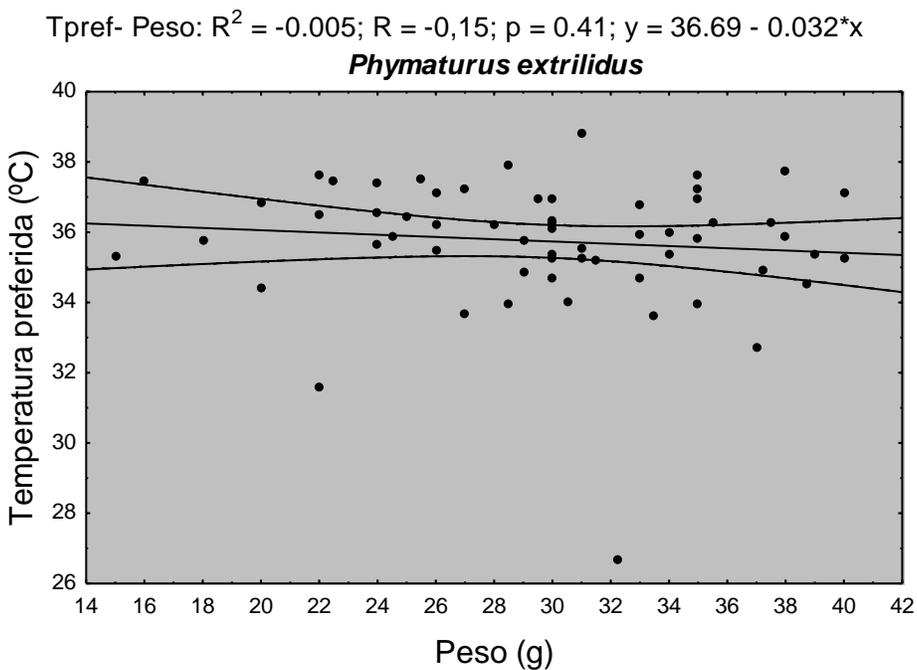


Figura 29: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura preferida (T_{pref} , °C) y peso (g) en *Phymaturus extrilidus* (n= 60). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha= 95\%$

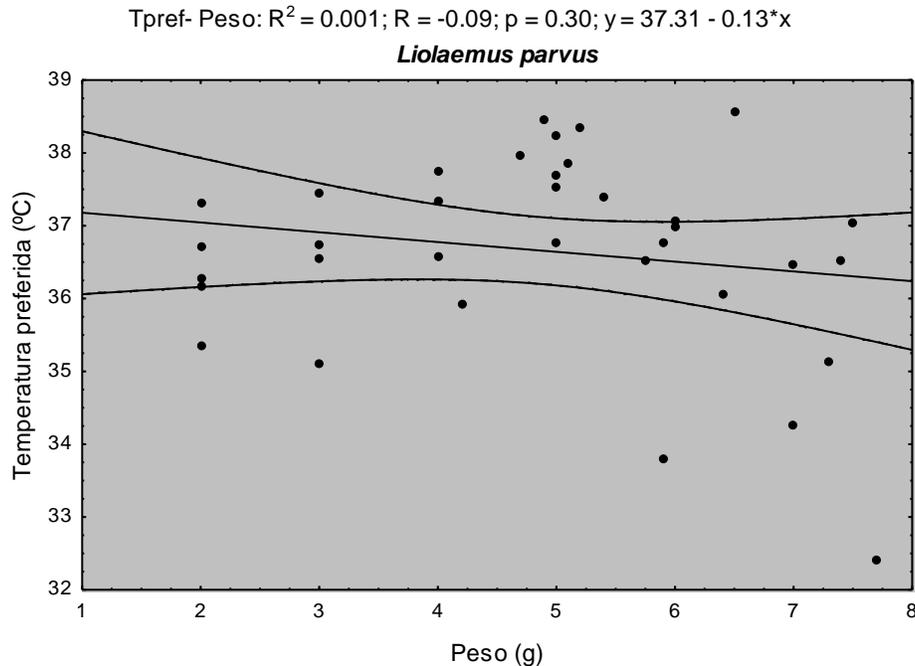


Figura 30: Diagrama de dispersión. Regresión entre la temperatura preferida (T_{pref} , °C) y peso (g) en *Liolaemus parvus* (n= 36). Líneas curvas indican intervalo de confianza $\alpha= 95\%$

Intrapoblacionalmente, las T_{pref} de *P. extrilidus* no difirieron entre machos y hembras (Tabla 7; Student test, $t_{(58)} = 0.56$, $p > 0.05$, $n = 60$, Media machos= 35.86, Media hembras= 35.59; Fig. 15), análogamente *L. parvus* no presentó diferencias entre sexos (Tabla 7; Student test, $t_{(33)} = 1.42$, $p > 0.05$, $n = 35$, Media machos= 36.98, Media hembras= 36.35; Fig. 16). No hubo diferencias entre sexos en la T_{pref} de *P. extrilidus* y *L. parvus* en Abril (Student test, $t_{P. \text{extrilidus}(32)} = 1.94$, $p > 0.05$, $n = 34$, Media machos= 35.18, Media hembras= 36.09; $t_{L. \text{parvus}(16)} = 1.64$, $p > 0.05$, $n = 18$, Media machos= 37.18, Media hembras= 36.52); ni en Diciembre (Student test, $t_{P. \text{extrilidus}(24)} = 1.72$, $p > 0.05$, $n = 26$, Media machos= 36.51, Media hembras= 35.04; $t_{L. \text{parvus}(14)} = 0.76$, $p > 0.05$, $n = 16$, Media machos= 36.81, Media hembras= 36.13).

La T_{pref} de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* no fue diferente durante las estaciones (Tabla 8; Student test, $t_{P. \text{extrilidus}(58)} = -0.11$, $p > 0.05$, $n = 60$, Media Abril= 35.72, Media Diciembre= 35.77; $t_{L. \text{parvus}(33)} = 0.74$, $p > 0.05$, $n = 35$, Media Abril= 36.81, Media Diciembre= 35.47; Fig. 17 y 18).

Tabla 8: Media (\bar{x}), desviación estándar (\pm DS) y tamaño muestral (n) de temperatura corporal (T_b), temperatura preferida (T_{pref}), media del *set-point* inferior (Q_1) y media *set-point* superior (Q_3) de la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* discriminando por meses de muestreo.

Especie	Meses	T_b (°C)	T_{pref} °(C)	Q_1	Q_3	n
<i>Phymaturus extrilidus</i>	Abril	32.86 \pm 3.09	35.72 \pm 1.4	34.91	36.76	34
	Diciembre	31.6 \pm 3.09	35.77 \pm 2.25	34.92	36.82	26
<i>Liolaemus parvus</i>	Abril	34.02 \pm 2.81	36.81 \pm 0.86	36.19	37.73	19
	Diciembre	33.38 \pm 1.98	36.48 \pm 1.75	35.83	37.65	16

La T_{pref} de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* fue significativamente mayor que las T_b (Wilcoxon test, $T_{P. extrilidus} (2, 58) = 160$, $p < 0.001$; $T_{L. parvus} (2, 33) = 31.5$, $p < 0.001$; Fig. 31).

5.4. Comparación interespecífica de T_b y T_{pref}

Se hallaron diferencias significativas en las temperaturas corporales (ANOVA, $F_{(2, 94)} = 5.38$, $p < 0.02$; Fig. 31), siendo mayor la T_b de *Liolaemus parvus* respecto a *Phymaturus extrilidus* (Tabla 1). Las temperaturas preferidas fueron significativamente diferentes (Mann-Whitney U-test, $U = 664$, $p < 0.03$, Mediana $P. extrilidus = 35.91$, Mediana $L. parvus = 36.76$; Fig. 31), siendo la T_{pref} de *Liolaemus parvus* mayor a la de *Phymaturus extrilidus* (Tabla 7). Las temperaturas microambientales T_a y T_s fueron significativamente diferentes (Mann-Whitney U-test, $U = 599$, $p < 0.01$, Mediana $T_a - P. extrilidus = 18.85$, Mediana $T_a - L. parvus = 23$; Mann-Whitney U-test, $U = 627$, $p < 0.01$, Mediana $T_s - P. extrilidus = 30.85$, Mediana $T_s - L. parvus = 34.15$), siendo la T_a y T_s de *L. parvus* mayor a las de *P. extrilidus* (Tabla 1; Fig. 32).

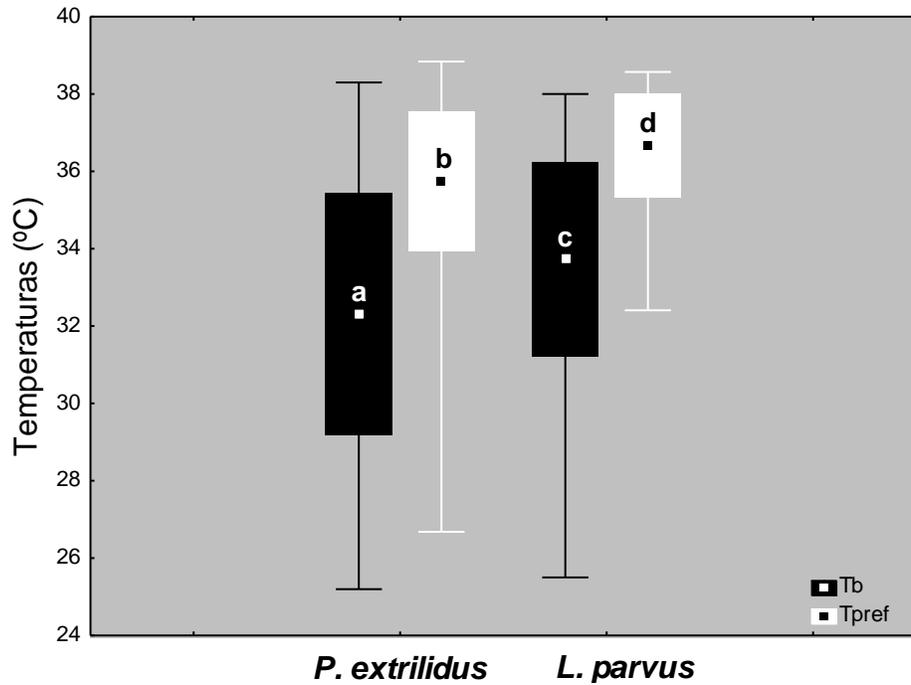


Figura 31: Diagrama de cajas de la media de la temperaturas corporales (T_b , °C; cajas negras) y las temperaturas preferidas (T_{pref} , °C; cajas blancas) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*. Letras diferentes (a- b- c- d) indican diferencias estadísticas.

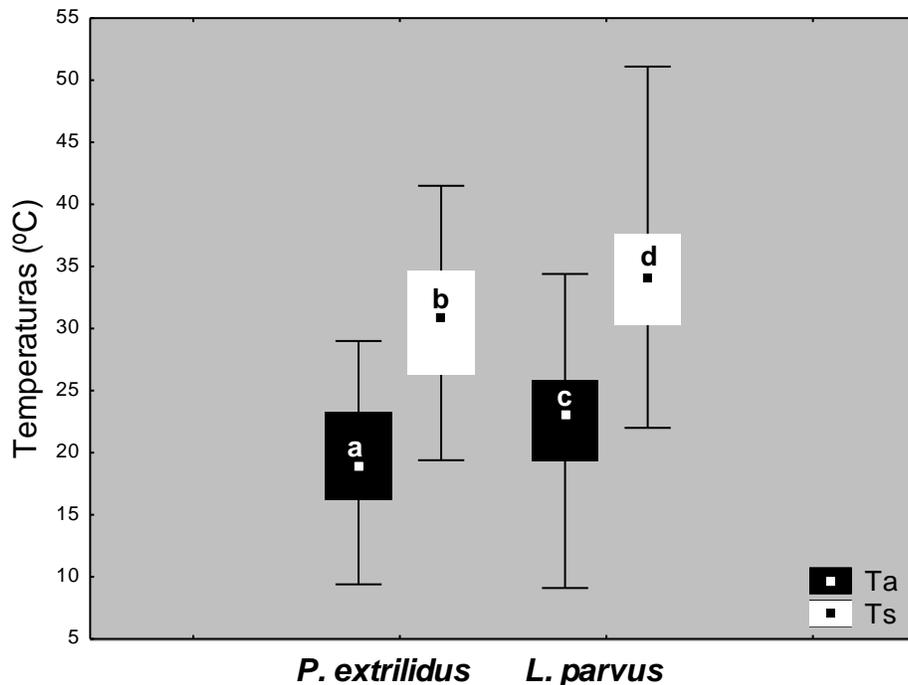


Figura 32: Diagrama de cajas de la mediana de la temperatura del aire (T_a , °C; cajas negras) y temperatura del sustrato (T_s , °C; cajas blancas) de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*. Letras diferentes (a- b- c- d) indican diferencias estadísticas.

5.5. Efectividad en la termorregulación (E)

El intercuartil de temperaturas preferidas para *Phymaturus extrilidus* quedó establecido entre los 34.92 - 36.78 °C; el 73.33% (n= 44) de las T_b se ubicaron por debajo del cuartil inferior de T_{set} ; el 6.67% (n= 4) de las T_b superaron el cuartil superior de T_{set} y el 20% (n= 12) de las T_b estuvieron integradas en el 50 % central del rango de los *set-points* (Fig. 33). En cuanto a la precisión de *Liolaemus parvus*, el intercuartil de temperaturas preferidas quedó establecido entre los 36.03 - 37.7 °C; el 74.28% (n= 26) de las T_b se ubicaron por debajo del cuartil inferior de T_{set} ; el 2.86% (n= 1) de las T_b superaron el cuartil superior de T_{set} y el 22.86% (n= 8) de las T_b estuvieron integradas en el 50 % central del rango de los *set-points* (Fig. 34).

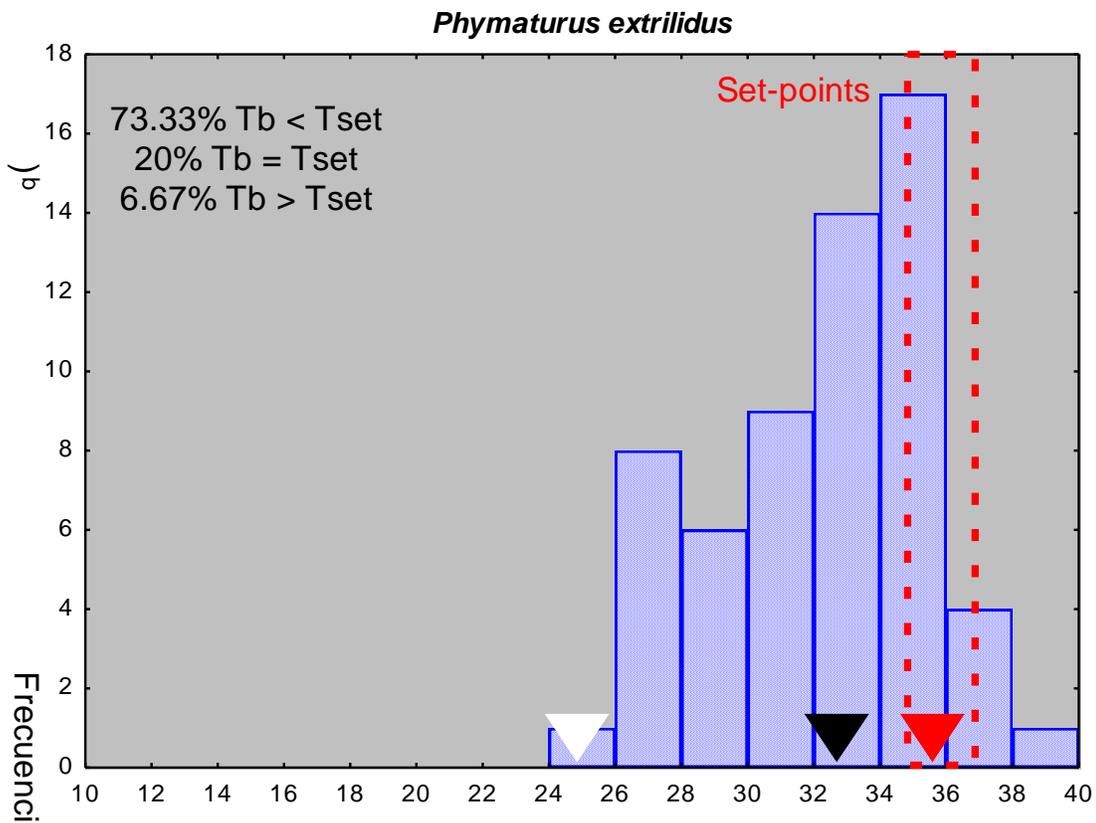


Figura 33: Distribución de las T_b de campo de *Phymaturus extrilidus* en las Sierras de la Invernada. El triángulo negro indica la temperatura corporal media (T_b), el triángulo blanco indica la media de la temperatura operativa (T_e) y el triángulo rojo indica la media de la temperatura preferida (T_{pref}). Las líneas discontinuas indican el rango de los *set-points* superior e inferior de las temperaturas selectas (T_{set}).

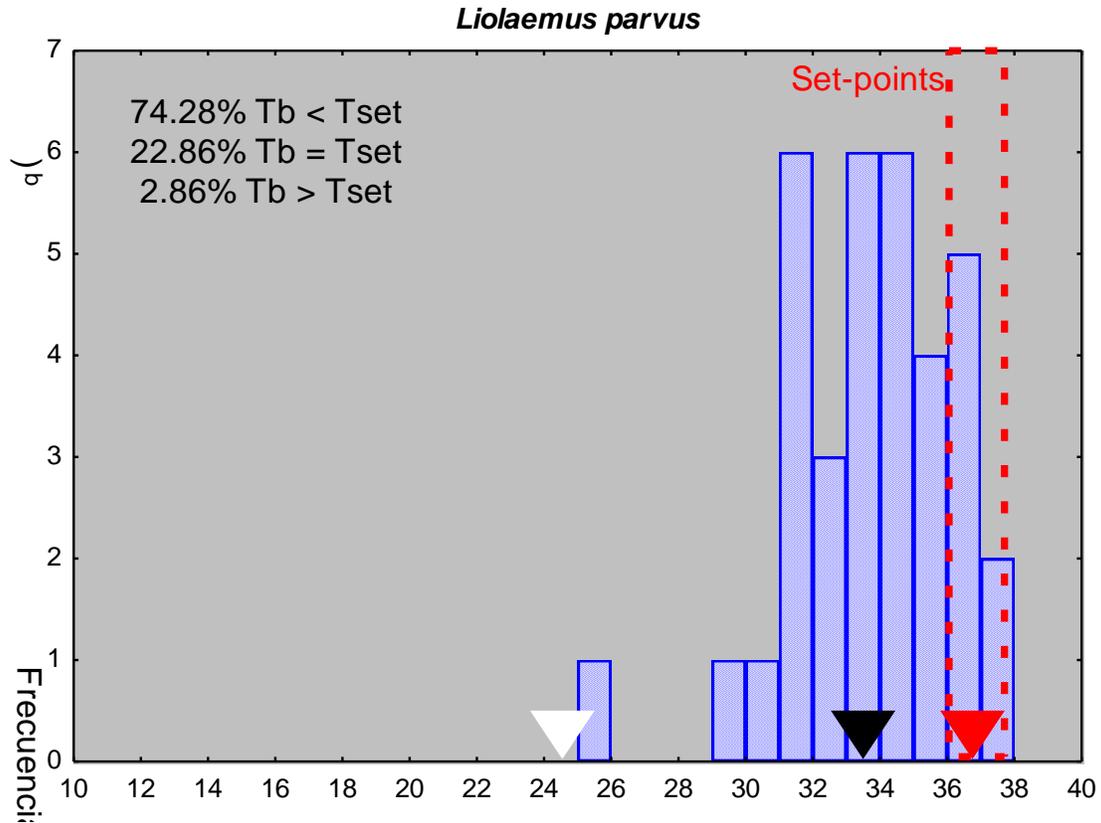


Figura 34: Distribución de las T_b de campo de *Liolaemus parvus* en las Sierras de la Invernada. El triángulo negro indica la temperatura corporal media (T_b), el triángulo blanco indica la media de la temperatura operativa (T_e) y el triángulo rojo indica la media de la temperatura preferida (T_{pref}). Las líneas discontinuas indican el rango de los *set-points* superior e inferior de las temperaturas selectas (T_{set}).

Las medidas descriptivas correspondientes al índice de desviación individual (db), calidad térmica (de) e índice de efectividad termorregulatoria (E), calculados para la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* se presentan en la Tabla 9.

En cuanto a la efectividad en la termorregulación, de acuerdo al valor del índice de efectividad (E), *P. extrilidus* se comporta como un termorregulador moderado; por otro lado, *L. parvus* se comporta como un termorregulador eficiente.

Tabla 9: Índice de desviación individual (*db*), de calidad térmica (*de*), índice de eficiencia termorregulatoria (*E*) y tamaño muestral (*n*) de la población de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus*, según sexo y época de muestreo.

Especie	Clase	<i>db</i>	<i>de</i>	<i>E</i>	<i>n</i>
<i>Phymaturus extrilidus</i>	General	3.33	9.64	0.65	60
	Machos	3.09	10.38	0.70	33
	Hembras	3.65	9.66	0.62	27
	Abril	2.80	7.19	0.61	34
	Machos	2.16	6.74	0.67	19
	Hembras	3.60	7.76	0.53	15
	Diciembre	4.02	12.84	0.68	26
	Machos	4.27	13.52	0.68	14
	Hembras	3.73	12.04	0.69	12
	<i>Liolaemus parvus</i>	General	2.53	11.76	0.78
Machos		2.82	12.79	0.78	17
Hembras		2.17	11.81	0.81	18
Abril		2.29	9.57	0.76	19
Machos		3.06	10.02	0.69	9
Hembras		1.59	9.16	0.82	10
Diciembre		2.81	14.36	0.80	16
Machos		3.07	13.86	0.77	8
Hembras		3.08	13.98	0.77	8

DISCUSIÓN

6- DISCUSION

Phymaturus extrilidus experimenta diferentes asociaciones entre la T_b y las temperaturas microambientales T_a y T_s , por lo tanto podemos aseverar que poseen una alternancia en las estrategias termorregulatorias heliotérmicas y tigmotérmicas (Fig. 7). Esto implica un uso oportunista de las fuentes de calor durante las horas de actividad haciendo uso de la radiación por convección para termorregular en las primeras horas del día pasando a obtener calor por conducción asoleándose sobre el sustrato que se mantiene con temperaturas más constantes en las horas de actividad (Fig. 8). Similares observaciones han sido reportadas en *P. vociferator* (Vidal *et al.*, 2010) y *P. williamsi* (Laspiur *et al.*, en revisión) quienes exhiben una combinación de estrategias. Por otra parte, esto difiere a los reportado por Lobo *et al.* (2012) para *P. extrilidus* que al igual que *P. punae* adopta una estrategia heliotérmica (Ibargüengoytía *et al.*, 2008); por último para *P. zapalensis*, *P. tenebrosus* (Ibargüengoytía, 2005; Ibargüengoytía *et al.*, 2008) y *P. aguanegra* (Laspiur *et al.*, en revisión) se estableció que son selectivamente tigmotérmicas.

Se ha postulado que el género *Liolaemus* es heliotérmico (Marquet *et al.*, 1989, Ibargüengoytía, 2005; Cánovas *et al.*, 2006; Labra *et al.*, 2008; Stellatelli *et al.*, 2013); sin embargo numerosos estudios han demostrado que especies de *Liolaemus* son selectivamente tigmotérmicas (*L. wiegmanni* Martori *et al.*, 1998; *L. lutzae* Rocha, 1995; *L. occipitalis* Bujes y Verrastro, 2006; *L. pseudoanomalus* Villavicencio *et al.*, 2007; *L. lineomaculatus* Medina *et al.*, 2011; *L. eleodori* Villavicencio *et al.*, 2012; *L. multimaculatus* Stellatelli *et al.*, 2013). Incluso se ha observado en algunas especies la ausencia de un comportamiento selectivo de heliotermia o tigmotermia, como en *L. multicolor*, *L. yanalcu* (Valdecantos *et al.*, 2013) y *L. pictus* (Ibargüengoytía y Cussac, 2002) quienes no encuentran asociación de las temperaturas corporales con las del aire y sustrato. Lo mismo se pudo observar en la población de *L. parvus*, donde la T_b no posee estrecha relación con las temperaturas microambientales (T_a y T_s) en Abril ni en Diciembre (Fig. 9); lo que indica que *L. parvus* comienza su actividad cuando los recursos térmicos (aire y sustrato) son altos y luego logra mantener su temperatura corporal constante en las horas de actividad, independientemente de la variación microambiental (Fig. 10), empleando una estrategia oportunista y generalista, alternando entre las diferentes fuentes de calor o microambientes.

Las temperaturas corporales de campo pueden variar durante los periodos de actividad en función de la masa corporal y tamaño del cuerpo (Christian, 1998). Asimismo, se ha postulado que en lagartos de gran tamaño las temperaturas seleccionadas pueden ser más altas que en los individuos más pequeños, incluso en equilibrio con las mismas condiciones térmicas (Du *et al.*, 2000). Tanto en *P. extrilidus* como en *L. parvus* la temperatura corporal de campo y la selecta de laboratorio no fueron influenciadas por el tamaño de los individuos. La T_b como variable independiente del tamaño corporal es común en otras especies de *Phymaturus* (Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Laspiur *et al.*, en revisión) y de *Liolaemus* (Carothers *et al.*, 1997; Ibargüengoytía *et al.*, 2002; Cánovas *et al.*, 2006; Villavicencio *et al.*, 2007). De hecho, al menos en *Liolaemus*, no es claro si el tamaño corporal afecta o no la termorregulación (Labra *et al.*, 2008), mientras que Pincheira Donoso *et al.* (2008) propone que definitivamente no existen evidencias que apoyen esta regla. Sin embargo, los requerimientos térmicos variaron en función del peso, siendo menor la temperatura en individuos con mayor peso. Por lo que es esperable que además de la termorregulación conductual y fisiológica, la tasa de enfriamiento y calentamiento se encuentre influenciada por la masa corporal. Stevenson (1985) demuestra que las características morfológicas juegan un rol importante en la termorregulación, y cuando la masa corporal de un individuo supera cierto umbral, el intervalo de temperaturas corporales disminuye.

La temperatura corporal puede ser afectada por la condición sexual (Shine, 1980; Sievert y Hutchinson, 1989, Daut y Andrews, 1993; Mathies y Andrews, 1997; Ibargüengoytía y Cussac, 2002). Varios autores han indicado que diferencias en la temperatura corporal entre sexos podría deberse a diferentes grados de territorialidad o a diferencias en el uso de microhábitat (Smith *et al.*, 1993; Días y Rocha, 2004), como así también que existen cambios conductuales en la termorregulación durante la preñez (Shine, 1980; Shine, 2004). Un comportamiento termorregulatorio pasivo, y por lo tanto temperaturas corporales más bajas en hembras preñadas que en machos y hembras no preñadas, puede significar un uso selectivo de microhábitats cercanos al refugio, que les proporcione calor para termorregular y poca exposición, ya que la condición de preñez torna a las hembras más vulnerables a la depredación debido al aumento de la masa corporal que impide escapes rápidos (Shine, 1980; Huey, 1982; Woolrich-Piña *et al.*,

2006). En ocasiones, cuando las hembras presentan temperaturas corporales más elevadas que los machos, puede deberse a requerimientos de temperaturas microambientales que brinden el calor necesario con fines reproductivos, reduciendo los ciclos de reproducción (Schwarzkopf y Shine, 1991). En este sentido y desde una perspectiva fisiológica, en lagartijas vivíparas como es el caso del género *Phymaturus* y en *L. parvus*, las hembras preñadas pueden regular el desarrollo embrionario a través de la termorregulación y compensar una temporada corta, como la que ofrece la Puna (Shine, 1985). En estos ambientes principalmente fríos es de esperar que hembras preñadas seleccionen temperaturas corporales bajas, lo que garantiza una incubación a temperatura constante, aunque signifique una preñez prolongada pero segura (Ibargüengoytía y Cussac, 2002). Por último, en el caso del género *Liolaemus*, en especies ovíparas se ha postulado que las temperaturas corporales y tolerancias térmicas no se ven modificadas cuando las hembras se encuentran grávidas (Labra y Bozinovic, 2002; Medina *et al.*, 2011).

En este contexto, las temperaturas corporales entre machos y hembras de *P. extrilidus* resultaron similares, los mismos resultados fueron reportados para otros *Phymaturus* (Ibargüengoytía, 2005; Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Vidal *et al.*, 2010). Por otro lado, al igual que en *P. payunia* y *P. roigorum* (Corbalán *et al.*, 2013), las temperaturas preferidas también fueron semejantes entre sexos. Este patrón se obtuvo también en *Liolaemus parvus*, donde T_b ni T_{pref} fue diferente entre machos y hembras; resultados semejantes evidenciaron otras especies como *L. chacoensis* (Laspiur *et al.*, 2007), *L. elongatus* (Ibargüengoytía y Cussac, 2002), *L. koslowskyi* (Martori *et al.*, 2002), *L. olongasta* (Cánovas *et al.*, 2006), *L. sarmientoi* y *L. magellanicus* (Ibargüengoytía *et al.*, 2010), aunque este último sí presentó diferencia de T_{pref} entre sexos siendo mayor en hembras. Particularmente en este estudio el número de hembras preñadas y post-parto en cada fecha no fue suficiente y por lo tanto no se pudo probar el efecto de este aspecto en la termorregulación; por otra parte no hubo diferencias en la masa y largo corporal (Tabla 2), ni en el uso de microhábitats entre machos y hembras de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* (Obs. pers.); factores que podrían estar explicando la similitud de T_b y T_{pref} hallada.

Estacionalmente, la temperatura corporal de campo no varió en *P. extrilidus* y *L. parvus*; lo cual resulta interesante dado que la oferta de temperaturas microambientales (T_e)

fue significativamente superior durante el mes de Abril, correspondiente a la estación de otoño, respecto a la transición estacional de primavera tardía y principio de verano del mes de Diciembre. Esto sugiere que las especies podrían estar realizando modificaciones en sus hábitos y/o comportamientos termorregulatorios para compensar las diferencias en la disponibilidad de microambientes térmicos (T_e), como por ejemplo más tiempo invertido en asolearse que en forrajeo o cambios en la orientación del cuerpo a lo largo del día (Corbalán y Debandi, 2013).

Estas modificaciones no comprenderían cambios en el rango de actividad o en el uso de microhábitats térmicamente diferentes, ya que se pudo observar en el campo que utilizan los mismos sitios en proporciones similares tanto en Abril como en Diciembre. En el caso de *P. extrilidus* el rango diario de actividad no se vio modificado, siendo de 11:00 a 19:00 horas en ambas estaciones, mientras que en *L. parvus* el rango horario fue de 11:00 a 19:00 horas en el mes de Abril y en Diciembre se registró un pequeño ajuste en el inicio de actividad, siendo el primer avistamiento a las 10:30 horas hasta las 19 horas que se observó el último individuo. Otro aspecto, a menor escala, que apoya la idea de ajustes comportamentales o fisiológicos que conduzcan a mantener una temperatura corporal constante, es la ausencia de variación de T_b durante el periodo de actividad diario, a diferencia de las temperaturas de oferta térmica (T_e) que presentaron una variación durante el rango de actividad que ajusta a una típica campana de Gauss, siendo las temperaturas más bajas al inicio (11:00hs) y al final de la actividad (19:00hs) encontrándose el pico máximo de temperaturas en el rango de 13:00 a 16:00 horas (Fig. 25). Martori *et al.* (2002) postula que la dependencia o independencia a las fuentes de calor (sustrato y aire) para mantener la temperatura corporal puede ser modulada estacionalmente, en el caso de *P. extrilidus* pudo observarse un cambio de estrategia estacional, pasando de la termorregulación activa en Abril a la termoconformidad en Diciembre, lo que podría ayudar a mantener temperaturas corporales constantes entre estaciones. Estudios que evalúen ajustes en el comportamiento termorregulatorio o ajustes fisiológicos que permitan mantener constante la temperatura corporal a nivel diario y estacional en estas especies, como así también la variación en el uso y selección de microhábitats y del tiempo, serían sumamente importantes para la puesta a prueba de estos supuestos.

Por otra parte, esta independencia de la temperatura corporal respecto a las temperaturas microambientales diarias y estacionales, son congruentes con los valores de eficiencia termorregulatoria hallados que discutiremos más adelante, pero que los sitúa como buenos termorreguladores por mantener temperaturas superiores a las T_e de ambientes de alta elevación como la Puna, donde la estacionalidad es muy marcada con inviernos prolongados y veranos cortos, y donde las temperaturas diarias fluctúan desde días muy calurosos con alta radiación y noches con temperatura bajo cero (Cabrera, 1994).

Bogert (1949) postuló que lagartos de un mismo género tienden a tener temperaturas corporales similares independientemente de donde habitan, sugiriendo que la biología térmica en lagartijas es filogenéticamente conservada. Sin embargo, gran parte de los estudios en termorregulación a nivel de género sugieren que las temperaturas corporales dependen fuertemente de las temperaturas ambientales (Labra *et al.*, 2008). En este sentido, el género *Phymaturus*; cuya distribución varía desde hábitats fríos y con elevada irradiación como en los altos Andes, hasta hábitats fríos de la estepa patagónica, pasando por diferentes altitudes y latitudes, presenta un rango relativamente amplio de temperaturas corporales (22.5- 32.32°C). *Phymaturus extrilidus* exhibió una temperatura corporal de campo (32.32 °C) similar a las reportadas en otros *Phymaturus* del grupo “*palluma*”: *P. antofagastensis*, *P. aguanegra*, *P. roigorum*, *P. punae* y *P. williamsi* (Cruz *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2010; Corbalán *et al.*, 2013; Laspiur *et al.*, en revisión; Tabla 10) y del grupo “*patagonicus*”: *P. indistinctus*, *P. payuniaie*, *P. patagonicus*, *P. somuncurensis* y *P. tenebrosus* (Ibargüengoytía *et al.*, 2008; Cruz *et al.*, 2009; Corbalán *et al.*, 2013; tabla 10); siendo destacadamente más elevada que en otros *Phymaturus* de altitud y latitud semejante pertenecientes al grupo “*palluma*” (*P. vociferator* Labra y Vidal, 2003; *P. dorsimaculatus* Cruz *et al.*, 2009; Tabla 10), y superior a *P. zapalensis* del grupo “*patagonicus*” de altitud y latitud contrastante (Cruz *et al.*, 2009; Tabla 10). Curiosamente, la T_b reportada para *P. extrilidus* es el valor más alto de T_b registrado para el género, lo que podría deberse a la elevada radiación solar que experimenta la especie en ambientes de vegetación escasa y suelo desnudo característico de la Puna. Este hecho da cuenta que en el género *Phymaturus*, a pesar de ser más conservador que *Liolaemus*, las temperaturas corporales de campo pueden ser moldeadas por las condiciones que el medio les impone (Cruz *et al.*, 2009).

En cuanto a la población de *Liolaemus parvus*, la media de temperatura corporal de campo obtenida (33.74 °C) se mantuvo dentro del rango de T_b para *Liolaemus* de distintas regiones geográficas que varía de 24.4 °C a 37.7 °C (Tabla 11; Tabla 1 en Medina *et al.*, 2012). Los registros de temperatura corporal de *L. parvus* son semejantes a los reportados para otras especies del grupo “*chiliensis*” (*L. chiliensis*; Carothers *et al.*, 1998; *L. austromendocinus*, *L. dicktracyi*, *L. petrophilus*, *L. umbrifer*; Espinoza *et al.*, 2004; Tabla 11) y más alta que *L. elongatus* (Ibargüengoytía y Cussac, 2002; Ibargüengoytía, 2005; Tabla 11). Por otro lado, estudios realizados en poblaciones andinas de *L. parvus* (Acosta *et al.*, 2006; Laspiur *et al.*, en revisión) muestran temperaturas corporales levemente inferiores a las que exhibe la población de ambientes puneños. Para *Liolaemus ruibali*, especie simpátrica con *L. parvus*, fue reportada una T_b de 24.4 °C (Villavicencio *et al.*, 2007) para el mismo sitio de estudio; esta temperatura es considerablemente inferior a la de *L. parvus*. A su vez, las T_b registradas son menores a las reportadas para tres especies de *Liolaemus* que también habitan en la Puna (Valdecantos *et al.*, 2013) y resultó variable respecto a las temperaturas reportadas para especies de altitudes y latitudes similares (Tabla 11). Por lo tanto estas diferencias de T_b observadas entre especies emparentadas, interpoblacionales, especies simpátricas y de rangos de distribución análogos, son consistentes con la explicación lúbil de la amplia variación en las temperaturas corporales de *Liolaemus*, que provee por medio de análisis tradicionales y aproximaciones filogenéticas, que las temperaturas corporales en el género varían en función a un gradiente ecológico de temperaturas ambientales (Labra *et al.*, 1998; Labra *et al.*, 2009, Rodríguez- Serrano *et al.*, 2009; Bonino *et al.*, 2011; Medina *et al.*, 2012).

Especies que viven en simpatría o sintopía suelen presentar factores ecológicos similares y pueden coexistir seleccionando diferentes hábitos en la dieta, empleando diferentes conductas de forrajeo y ocupando diferentes microhábitats, tiempo de actividad o estrategias para termorregular (Avery, 1979; Pianka y Vitt, 2003). Se han reconocido diferencias en las características térmicas entre *Liolaemus* y *Phymaturus* cuando se encuentran en simpatría (Cruz *et al.*, 2009) hecho consistente con nuestros resultados, ya que *Liolaemus parvus* exhibe temperaturas corporales de campo y temperaturas preferidas superiores a las halladas en *Phymaturus extrilidus*. Esto difiere con el trabajo de Ibargüengoytía (2005) quien no encuentra diferencias en las temperaturas de las especies

simpátricas *P. tenebrosus* y *L. elongatus* en la Patagonia; por otro lado en un estudio comparativo de las características termorregulatorias de *P. roigorum* y *P. payuniaie*, no hallan diferencias entre estas especies sintópicas (Corbalán *et al.*, 2013); similares resultados fueron reportados para cuatro especies de *Liolaemus* que habitan en simpatria en la región de la Puna, donde presentan temperaturas corporales de campo y preferidas semejantes (Valdecantos *et al.*, 2013).

La existencia de un bajo solapamiento en el periodo de actividad y de microhábitats genera la posibilidad de que las especies que se encuentran en simpatria puedan coexistir y exhiban requerimiento térmicos distintos (Lara-Reséndiz *et al.*, 2014). Esta aseveración no podría ser utilizada como explicación a las diferencias de requerimiento térmicos (T_b) entre *P. extrilidus* y *L. parvus*, ya que estuvieron activas prácticamente en el mismo rango horario y utilizaron microhábitats equivalentes, siendo estos principalmente roca gris al sol y suelo desnudo. Por otro lado, una variable que puede explicar estas diferencias experimentadas en campo, es el empleo de estrategias termorregulatorias distintas, como señalamos anteriormente, *P. extrilidus* emplea una estrategia de dependencia directa a las condiciones microambientales, alternando entre la heliotermia y la tigmotermia, mientras que *L. parvus* evidenció una total independencia del aire y del sustrato; logrando una mayor explotación de la oferta de sitios disponibles para termorregular alternando de un lugar a otro en comparación a *P. extrilidus*, lo que es congruente con lo observado en los muestreos. Corbalán y Debandi (2013), encontraron varias diferencias en el comportamiento de *basking* entre especies simpátricas de *Phymaturus* y hallaron diferencias en las temperaturas de sustrato (T_s) correspondiente a la captura de cada especie. El primer aspecto no fue evaluado en este estudio, por lo que no podemos realizar conjeturas sobre su efecto en las diferencias de T_b de las especies involucradas; mientras que el segundo aspecto podría tener alguna influencia en las T_b , ya que se probó que las T_a y T_s correspondientes a las capturas de *P. extrilidus* fueron significativamente menores a las de *L. parvus* (Tabla 1; Fig. 32), lo que indica que a pesar de explotar similares microhábitats, *P. extrilidus* y *L. parvus* exhiben requerimientos térmicos diferentes y por lo tanto deben explotar la oferta térmica de manera diferencial.

Algunos estudios postulan que la competencia interespecífica es un factor que influye en la media y rangos de temperaturas corporales, tendiendo a temperaturas más

elevadas y a la euritermia cuando la especie es alopátrica, mientras que la misma especie en simpatría tiende a ser estenotérmica (Lister, 1976). Sin embargo, estudios donde comparan la biología térmica entre poblaciones alopátricas y simpátricas de *Phymaturus roigorum* y *Liolaemus irregularis*, no encuentran diferencias en las temperaturas corporales (Corbalán *et al.*, 2013; Valdecantos *et al.*; 2013). Por lo tanto, evaluar posibles efectos en las características térmicas por competencia interespecífica requeriría de comparaciones entre poblaciones de una especie en presencia y ausencia de otras especies, siendo difícil de contrastar en *P. extrilidus* ya que es endémica como la mayoría de las especies de su género y en el caso de *L. parvus* siempre se encuentra coexistiendo con otras especies de *Liolaemus* y *Phymaturus* en su rango de distribución.

Es posible que las relaciones de competencia interespecífica tengan influencia en los aspectos térmicos de especies sintópicas (Huey y Slatkin 1976; Smith y Ballinger 1994). Sin embargo, Barbault (1991) postula que las diferencias en la ecología térmica entre especies de lagartos sintópicos pueden, en casos excepcionales, contribuir a la coexistencia en lugar de ser un resultado de ella. Por lo tanto, no descartamos esta última sentencia y apoyamos la hipótesis de segregación de nicho térmico sustentada por las diferencias en los requerimientos térmicos; que junto a la segregación del nicho trófico, *P. extrilidus* herbívoro (Blanco *et al.*, 2012) y *L. parvus* omnívoro (Pérez *et al.*, 2014), podrían favorecer la coexistencia en sintopía por parte de las especies. Resulta importante complementar este trabajo con estudios rigurosos que evalúen el uso y selección del tiempo y microhábitats, para corroborar o rechazar el solapamiento de nicho en estos niveles observado en el presente estudio.

Las temperaturas seleccionadas de laboratorio obtenidas para *Phymaturus extrilidus* se encontraron dentro del rango de temperaturas (31- 36°C; Tabla 10) reportado para las especies del género (Ibargüengoytía, 2005; Cruz *et al.*, 2009; Corbalán *et al.*, 2013; Laspiur *et al.*, en revisión). Esta similitud es esperada debido a la naturaleza conservativa del género (Debandi *et al.*, 2012) en distintos aspectos ecológicos como el modo reproductivo, la dieta y características térmicas como en este caso T_{pref} , lo que refuerza la idea de que en *Phymaturus* los atributos ecológicos están sujetos a limitaciones evolutivas (Cruz *et al.*, 2009). En el caso del género *Liolaemus* se ha encontrado que las temperaturas selectas, aun cuando el rango no es muy amplio, pueden hallarse relacionadas con las condiciones

ambientales, tales como la temperatura local y el clima (Labra, 1998, Rodríguez- Serrano *et al.*, 2009; Stellatelli *et al.*, 2013). Por otro lado, muchos autores sostienen que existe un fuerte efecto filogenético en las temperaturas seleccionadas de las especies (Labra *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2012; Moreno- Azócar *et al.*, 2013). En este contexto, la temperatura preferida hallada en esta población de *Liolaemus parvus* se encuentran dentro del rango reportado para otras especies del género (30- 37°C; Marquet *et al.*, 1989; Carothers *et al.*, 1997, 1998; Labra, 1998; Medina *et al.*, 2009, 2011, 2012; Moreno- Azócar *et al.*, 2013; Tabla 11).

Asimismo, la temperatura preferida y los rangos *set-points* de la población de *L. parvus* estudiada, son semejantes a los hallados en poblaciones andinas de la misma especie, en otros *Liolaemus* que habitan en la Puna y en especies estrechamente emparentadas (Espinoza *et al.*, 2004; Valdecantos *et al.*, 2013; Laspiur *et al.*, en revisión) lo que refuerza la hipótesis estática, al menos en T_{pref} para el género; aunque se trata de un tema aun en discusión (Labra *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2012; Moreno- Azócar *et al.*; 2013).

La T_{pref} hallada en *P. extrilidus* y *L. parvus* se encuentran en torno a los 34° y 35°C establecido para la familia Liolaemidae (Labra y Vidal, 2003), sin embargo fue significativamente diferente entre ellas (Fig. 31). *P. extrilidus* y *L. parvus* explotan los mismos microhabitats y horarios de actividad, por lo tanto es esperable que las características térmicas diferenciales entre especies en cuanto T_{pref} , precisión y eficiencia termorregulatoria (Tabla 7 y 9), sean consecuencia de limitaciones diferenciales impuestas por el ambiente para cada especie como así también producto de las fuerzas impuestas por la filogenia o historia de vida (Cruz *et al.*, 2009; Rodríguez- Serrano *et al.*, 2009; Labra *et al.*, 2009; Medina *et al.*, 2012).

Entre los meses de muestreo de Abril y Diciembre, las temperaturas selectas estuvieron estrechamente emparentadas en *P. extrilidus* y en *L. parvus*, inclusive cuando las condiciones térmicas (T_e) fueron significativamente diferentes. Esto habla de una posible ausencia de mecanismos de aclimatación de las temperaturas preferidas bajo condiciones ambientales cambiantes (Wilson y Franklin, 2002; Angilletta, 2009), pudiendo tratarse de un parámetro fijado filogenéticamente.

La temperatura corporal de campo fue significativamente inferior a las temperaturas preferidas en *Phymaturus extrilidus*, los mismos resultados fueron encontrados en *P. tenebrosus*, *P. roigorum* y *P. payunia* (Ibargüengoytía, 2005; Corbalán *et al.*, 2013). Del mismo modo, las temperaturas de actividad en el campo de *Liolaemus parvus* se ubicaron por debajo de las seleccionadas por la especie, esto difiere con lo reportado en otro estudio para *Liolaemus* de la región puneña (*L. albiceps*, *L. irregularis*, *L. multicolor* Valdecantos *et al.*, 2013) en donde las T_b de estas especies se encontraban dentro del rango de T_{set} , con la excepción de *L. yanalcu* que, al igual que *L. parvus* presentó valores inferiores. Por lo tanto, estos resultados indican que *P. extrilidus* y *L. parvus* no obtienen los requerimientos térmicos necesarios bajo la influencia de factores bióticos y abióticos; sin embargo, a pesar del ambiente pobre en oferta térmica (indicado por los altos valores de d_e para ambas especies) son capaces de lograr temperaturas corporales por encima de las T_e durante la actividad (Fig. 33 y 34). En cuanto a la precisión en la termorregulación, tanto en *P. extrilidus* como en *L. parvus* el mayor porcentaje de los registros de temperaturas corporales (T_b) de los individuos se ubicaron por debajo del *set-point* inferior, sin embargo *L. parvus* mostró levemente mayor exactitud que *P. extrilidus* (*db*; Tabla 9).

De acuerdo al índice de efectividad térmica (Hertz *et al.*, 1993) calculado por medio de comparaciones entre T_b , T_e y T_{pref} , *Phymaturus extrilidus* ($E = 0.65$) se comporta como un termorregulador moderado a termorregulador activo; semejante a lo reportado para *P. payunia* ($E = 0.64$; Corbalán *et al.*, 2013) y siendo marcadamente más eficiente que las especies andinas *P. aguanegra* ($E = 0.5$), *P. williamsi* ($E = 0.56$; Laspiur *et al.*, en revisión) y que *P. roigorum* en la Payunia que posee el valor más bajo reportado en el género hasta el momento ($E = 0.39$; Corbalán *et al.*, 2013). Mientras que *Liolaemus parvus* se comporta como un excelente termorregulador ($E = 0.78$); asimismo en una población altoandina de *L. parvus* fue reportado un valor similar ($E = 0.74$; Laspiur *et al.*, en revisión), a su vez es menos eficiente que *L. irregularis*, *L. yanalcu*, *L. albiceps* y *L. multicolor* de la Puna ($E \sim 0.90$; Valdecantos *et al.*, 2013) y marcadamente más eficiente que lo reportado para especies de la Patagonia (Ibargüengoytía *et al.*, 2010; Medina *et al.*, 2011).

De esta manera *P. extrilidus* y *L. parvus* logran mantener temperaturas corporales cercanas a las preferidas, aún en condiciones naturales bajo la rigurosidad climática de la Puna; lo que refuerza la idea sugerida por Willms *et al.* (2011) sobre que lagartos que se

encuentran en hábitats de baja calidad térmica termorregulan de manera activa y eficaz, y lo propuesto por Carothers *et al.* (1998) quienes sugieren que las especies del género *Liolaemus* son excelentes termorreguladores incluso en extremas elevaciones.

Trabajos donde hayan abordado un análisis discriminativo de la eficiencia en la termorregulación (E) contemplando diferencias entre estaciones y entre sexos de la misma población son nulos; sin embargo, resulta de interés considerar estas diferencias estacionales e intrapoblacionales, ya que provee una explicación más acabada sobre el funcionamiento de estas especies en un ambiente particular como el que ofrece la Puna. En este sentido, encontramos que *P. extrilidus* y *L. parvus* son menos eficientes en la termorregulación en el mes de Abril, quizás producto de los elevados regímenes de vientos cuantitativamente superiores a los del mes de Diciembre (Obs. pers.); asimismo en Abril las hembras de *P. extrilidus* son sustancialmente menos eficientes que los machos y de manera opuesta los machos de *L. parvus* son menos eficientes que las hembras (Tabla 9).

Tabla 10: Datos de temperatura corporal (T_b , °C), temperatura preferida (T_{pref} , °C), latitud (°S) y altitud (m snm) de especies de *Phymaturus*.

Especies	T_b (°C)	Latitud	Altitud	T_{pref} (°C)	Referencia
<i>P. antofagastensis</i>	31.6	26° 16'	3800	33.2	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. aguanegra</i>	28.98	30° 23'	3000	36.48	Laspiur <i>et al.</i> en revisión
<i>P. cf. palluma</i>	32.3	30.18	3400	35.3	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. dorsimaculatus</i>	22.5	37° 48'	2000	36.3	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. extrilidus</i>	32.32	30° 56'	3116	35.72	Este estudio
<i>P. palluma</i>	29	37° 20'	1700	-	Vidal <i>et al.</i> 2010
<i>P. punae</i>	29.45	28° 59'	3100-4200	-	Ibargüengoytía <i>et al.</i> 2008
<i>P. roigorum</i>	28.17	36° 30'	2111-2372	34.66	Corbalán <i>et al.</i> 2013
<i>P. vociferator</i>	22.5	37° 20'	1700	35.8	Labra y Vidal, 2003
<i>P. williamsi</i>	30.84	31° 11'	3000	34.6	Laspiur <i>et al.</i> en revisión
<i>P. indistinctus</i>	31.7	45° 26'	535	34.1	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. tenebrosus</i>	29.35	41° 05'	915	31.13	Ibargüengoytía, 2005
<i>P. zapalensis</i>	26.40	39° 40'	994	33.1	Ibargüengoytía <i>et al.</i> 2008; Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. payuniaie</i>	30.75	36° 30'	2111-2372	34.96	Corbalán <i>et al.</i> 2013
<i>P. patagonicus</i>	32.3	44° 07'	510	34.9	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>P. somuncurensis</i>	-	41° 35'	850	32.8	Cruz <i>et al.</i> 2009

Tabla 11: Datos de temperatura corporal (T_b , °C), temperatura preferida (T_{pref} , °C), latitud (°S) y altitud (m snm) de especies de *Liolaemus*.

Especies	T_b (°C)	Latitud	Altitud	T_{pref} (°C)	Referencia
<i>L. austromendocinus</i>	35	38° 77'	723	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. chiliensis</i>	34.1	33° 49'	1800	36.48	Carothers <i>et al.</i> 1998
<i>L. chiliensis</i>	36.55	33° 55'	890	35.16	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. dicktracy</i>	35.9	28° 91'	2800	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. elongatus</i>	33.2	41° 10'	700	-	Ibargüengoytía y Cussac, 2002
<i>L. elongatus</i>	29.8	41° 60'	800	-	Ibargüengoytía y Cussac, 2002
<i>L. elongatus</i>	30.27	41° 50'	970	29.9	Ibargüengoytía, 2005
<i>L. parvus</i> (San Guillermo)	32	33° 22'	3700	-	Acosta <i>et al.</i> 2006
<i>L. parvus</i> (Agua Negra)	32.2	31° 11'	3000	35.7	Laspiur <i>et al.</i> en revisión
<i>L. parvus</i> (Quebrada Vallecito)	32.74	30° 23'	3000	34.28	Laspiur <i>et al.</i> en revisión
<i>L. parvus</i> (Sierra de la Invernada)	33.74	30° 56'	3116	35.74	Este estudio
<i>L. petrophilus</i>	34.4	41° 46'	1188	35.2	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. umbrifer</i>	33.1	26° 86'	3381	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. irregularis</i>	36.1	24° 15'	3824	36.41	Valdecantos <i>et al.</i> 2013
<i>L. ruibali</i>	24.4	31° 10'	3000	-	Villavicencio <i>et al.</i> 2007
<i>L. multicolor</i>	36.52	24° 00'	3478	35.19	Valdecantos <i>et al.</i> 2013
<i>L. albiceps</i>	36.17	24° 16'	3816	36.19	Valdecantos <i>et al.</i> 2013
<i>L. yanalco</i>	34.16	24° 13'	3886	35.81	Valdecantos <i>et al.</i> 2013
<i>L. vallecurensis</i>	31.5	29° 51'	3206	35.91	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. eleodori</i>	30.2	29° 20'	3500	-	Villavicencio <i>et al.</i> 2012
<i>L. eleodori</i>	32.34	27° 04'	3670	35.87	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. sanjuanensis</i>	30.1	31° 20'	2994	-	Acosta <i>et al.</i> 2006
<i>L. nigroviridis</i>	34.96	33° 40'	2675	-	Carothers <i>et al.</i> 1998
<i>L. fitzgeraldi</i>	33.05	32° 50'	2901	35.68	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. belli</i>	32.7	33° 06'	3200	-	Labra, 1998
<i>L. lorenzmuelleri</i>	34.65	29° 51'	3206	36.13	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. cuyanus</i>	37.7	32° 11'	1530	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. cuyanus</i>	37.5	32° 23'	595	34.1	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. tenuis</i>	36.9	33° 35'	890	37.2	Labra y Bozinovic, 2002
<i>L. dorbignyi</i>	29.4	22° 36'	4250	31.01	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. magellanicus</i>	23.5	50° 28'	980	31.79	Ibargüengoytía <i>et al.</i> 2010
<i>L. alticolor</i>	29.1	18° 25'	4500	34.5	Marquet <i>et al.</i> 1989
<i>L. alticolor</i>	32.9	18° 10'	4350	32.92	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. araucaniensis</i>	33.3	33° 40'	2850	-	Carothers <i>et al.</i> 1998
<i>L. belli</i>	32.7	33° 06'	3200	36	Labra, 1998
<i>L. bibronii</i>	28.3	43° 01'	622	34.08	Medina <i>et al.</i> 2009
<i>L. bibronii</i>	31.22	43° 32'	168	35.14	Labra <i>et al.</i> 2009

<i>L. bisignatus</i>	32.77	26° 09´	710	34.75	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. bitaeniatus</i>	32.1	26° 83´	1860	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. buergeri</i>	34.7	35° 16´	1968	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. constanzae</i>	30.8	26° 46´	2400	34.31	Labra <i>et al.</i> 2001
<i>L. curis</i>	32.9	34° 57´	1768	35.9	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. cyanogaster</i>	32.9	40° 57´	700	33.79	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. fuscus</i>	36	33° 35´	890	35.3	Labra y Bozinovic, 2002
<i>L. fuscus</i>	35.6	33° 58´	1000	-	Fuentes y Jaksic, 1979
<i>L. gracilis</i>	-	35° 04´	1380	40.8	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. helmichi</i>	29.06	23° 32´	100	33.69	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. hermani</i>	34.97	34° 57´	1768	35.25	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. lemniscatus</i>	35.1	33° 35´	890	35.2	Labra y Bozinovic, 2002
<i>L. lemniscatus</i>	33.9	33° 04´	50	-	Fuentes y Jaksic, 1979
<i>L. lemniscatus</i>	-	33° 23´	950	34.3	Labra, 1998
<i>L. leopardinus</i>	34.1	33° 22´	2850	34.24	Carothers <i>et al.</i> 1998; Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. monticola</i>	36.7	33° 35´	890	36.8	Labra y Bozinovic, 2002
<i>L. mapuche</i>	33.9	38° 55´	771	36.6	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. martorii</i>	36.1	40° 49´	8	35.6	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. melanops</i>	33.8	42° 10´	558	36	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. morenoi</i>	34.7	40° 14´	592	35.6	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. nigromaculatus</i>	34.08	29° 34´	336	35.12	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. nigroroseus</i>	33.9	26° 46´	2400	34.74	Labra <i>et al.</i> 2001
<i>L. nigroviridis</i>	35.3	33° 22´	2353	36.31	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. nitidus</i>	34.9	33° 21´	1985	36.2	Labra, 1998
<i>L. nitidus</i>	35.4	33° 58´	100	-	Fuentes y Jaksic, 1979
<i>L. pictus argentinus</i>	28.8	41° 15´	1700	36.71	Gutiérrez <i>et al.</i> 2010
<i>L. pictus argentinus</i>	32.6	41° 07´	700	36.6	Gutiérrez <i>et al.</i> 2010
<i>L. pictus pictus</i>	31.8	35° 36´	1150	33.8	Labra, 1998
<i>L. platei</i>	37.5	33° 04´	1000	-	Fuentes y Jaksic, 1979
<i>L. platei</i>	33.82	27° 03´	200	34.5	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. pseudoanomalous</i>	32	31° 19´	700	-	Villavicencio <i>et al.</i> 2007
<i>L. quilmes</i>	34.3	22° 43´	4311	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. ramirezae</i>	32.2	26° 67´	1770	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. robertmertensi</i>	36.6	27° 83´	690	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. rothi</i>	36.6	41° 67´	1000	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. schroederi</i>	31.6	35° 36´	1150	34.6	Labra, 1998
<i>L. salinicola</i>	36.7	32° 12´	1530	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. scapularis</i>	36.2	26° 07´	1650	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. signifer</i>	33	15° 85´	4300	-	Pearson y Bradford, 1976
<i>L. tenuis</i>	36.9	33° 35´	890	37.2	Labra y Bozinovic, 2002
<i>L. kriegii</i>	-	38°	1420	35.6	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>L. poecilochromus</i>	-	25° 30´	3820	34.2	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>L. walkeri</i>	24.5	22° 36´	4250	33.76	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. wiegmanni</i>	36.46	36° 55´	-	38.12	Stellatelli <i>et al.</i> 2013
<i>L. multimaculatus</i>	36.28	36° 55´	-	35.37	Stellatelli <i>et al.</i> 2013
<i>L. canqueli</i>	33.3	43° 50´	498	35.2	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013

<i>L. casamiquelai</i>	36	40° 26′	668	35.3	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. darwinii</i>	36.4	30° 20′	928	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. duellmani</i>	36.4	36° 35′	2084	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. donosobarrosi</i>	35	36° 46′	1105	37.4	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. fabiani</i>	31.8	26° 46′	2300	33.03	Labra <i>et al.</i> 2001
<i>L. fützingeri</i>	34.7	48° 56′	389	35.9	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. grosseorum</i>	37.3	35° 04′	1380	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. goetschi</i>	34	38° 45′	997	35.1	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. huacahuasicus</i>	31.5	26° 96′	399	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. jamesi</i>	30.36	18° 10′	4350	32.94	Labra <i>et al.</i> 2009
<i>L. josei</i>	35	35° 45′	1841	36.5	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013
<i>L. kingii</i>	-	34° 20′	500	34.8	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>L. koslowskyi</i>	34.8	28° 49′	1200	-	Martori <i>et al.</i> 2002
<i>L. laurenti</i>	35.9	28° 27′	1197	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. lutzae</i>	33.9	22° 92′	119	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. sarmientoi</i>	26.18	51° 56′	133	34.43	Ibargüengoytía <i>et al.</i> 2010
<i>L. occipitalis</i>	30.9	30° 24′	0	-	Bujes y Verrastro, 2006
<i>L. olongasta</i>	32.1	31° 19′	700	-	Cánovas <i>et al.</i> 2006
<i>L. uspallatensis</i>	35.7	32° 48′	2370	-	Espinoza <i>et al.</i> 2004
<i>L. lineomaculatus</i>	26.2	43° 01′	626	34.5	Medina <i>et al.</i> 2011
<i>L. boulengeri</i>	28.9	43° 01′	626	33.8	Medina <i>et al.</i> 2011
<i>L. hermannunezi</i>	-	37° 40′	1450	35.3	Cruz <i>et al.</i> 2009
<i>L. xanthoviridis</i>	36.4	43° 24′	180	36.7	Moreno- Azocar <i>et al.</i> 2013

CONCLUSIONES

7- CONCLUSIONES

- ❖ *Phymaturus extrilidus* hace uso de estrategias termorregulatorias heliotérmicas y tigmotérmicas, valiéndose de la conducción y radiación como principales recursos térmicos.
- ❖ *Liolaemus parvus* no presenta dependencia directa con las temperaturas microambientales, comportándose como un termorregulador generalista y activo.
- ❖ Las temperaturas corporales de ambas especies, varían conforme la masa corporal de los individuos, manteniendo independencia del tamaño del cuerpo (LHC).
- ❖ Intraespecíficamente, las temperaturas corporales de campo y las temperaturas seleccionadas de laboratorio, no varían entre sexos tanto en *P. extrilidus* como en *L. parvus*.
- ❖ Las temperaturas corporales de *P. extrilidus* y *L. parvus* no varían durante el periodo de actividad diario, manteniendo independencia de las condiciones microambientales (T_e) que oscilan durante el día.
- ❖ *P. extrilidus* y *L. parvus* mantienen constantes las temperaturas corporales independientemente del micrositio que utilizan, producto de la baja heterogeneidad espacial detectada en cuanto a la oferta térmica (T_e), donde las temperaturas sólo son diferentes entre suelo desnudo, bajo rocas y grietas.
- ❖ Estacionalmente, las temperaturas microambientales (T_e) fluctúan considerablemente entre Abril y Diciembre, sin embargo las temperaturas corporales de *P. extrilidus* y *L. parvus* se mantienen constantes entre estaciones.
- ❖ Las temperaturas seleccionadas manifestadas por *P. extrilidus* y *L. parvus* son similares y se encuentran dentro del rango reportado para otras especies del género

Phymaturus y *Liolaemus* respectivamente, apoyando la hipótesis estática en las temperaturas preferidas en especies filogenéticamente emparentadas.

- ❖ Las temperaturas preferidas de *P. extrilidus* y *L. parvus* no varían con las estaciones, sugiriendo una falta de mecanismos de aclimatización de las T_{pref} ante la condición cambiante del ambiente, pudiendo tratarse de un carácter fisiológico fijado por la especie.
- ❖ Las temperaturas preferidas de *P. extrilidus* y *L. parvus* son más altas que las temperaturas experimentadas en campo, por lo que en condiciones naturales resulta difícil para estas especies obtener los requerimientos térmicos necesarios del ambiente.
- ❖ *Phymaturus extrilidus* es un termorregulador moderado, mientras que *Liolaemus parvus* se comporta como un termorregulador activo; logrando ambas especies temperaturas corporales altas respecto a la baja calidad térmica del ambiente de la Puna, manteniéndose cerca de las temperaturas preferidas, sin embargo rara vez logran alcanzarlas.
- ❖ Interespecíficamente, las temperaturas corporales de campo, temperaturas microambientales y las temperaturas preferidas son más elevadas en *Liolaemus parvus* que en *Phymaturus extrilidus*, por otra parte la precisión (*db*) y la eficiencia (*E*) en la termorregulación es superior en *L. parvus*. Esta diferencias en los requerimientos térmicos, permiten sugerir que existe una segregación del nicho térmico para estas especies, favoreciendo la coexistencia de *Phymaturus extrilidus* y *Liolaemus parvus* en sintopía.

AGRADECIMIENTOS

8- AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a dos pilares fundamentales para que haya terminado esta primera etapa de mi carrera, Alejandro Laspiur y Juan Carlos Acosta, más allá de agradecerles por su asesoramiento en la tesis, quiero agradecerles por haberme brindado su confianza y la posibilidad de compartir cada viaje y momentos académicos en los cuales aprendí mucho como profesional y como persona. Muchas gracias por todas las oportunidades brindadas, por su disposición, compromiso, consejos, por incentivar a seguir, pensar y tratar de ir siempre por más. Son grandes profesionales y aun más excelentes personas, mi admiración por ustedes; el mayor resultado que obtuve son dos grandes amigos. Juan y Ale les estaré eternamente agradecido y estoy seguro que puedo seguir contando con ustedes en la etapa que sigue, como así también cuentan conmigo siempre para lo que sea.

A mi familia, a quien dedico la tesis, por siempre apoyarme a lo largo de estos años en poder cumplir con mis objetivos. Principalmente por soportar el mal humor, la histeria y nerviosísimo cuando tenía que dar un final y sobre todo en esta última instancia. En especial muchas gracias a “la gorda” mi vieja por aguantar que cuanta alimaña se me cruzara por el camino vaya a parar a la casa, principalmente cuando se abrió un tarro con lagartos vivos dentro de la heladera o cuando se escapó la “bicha” (culebra) por la casa (manso infarto) en parte fue culpa de la donadora (Negra hacete cargo!!) y agradecerte por la técnica de captura, rociarla con Raid mata moscas, TARDE INOLVIDABLE!!!

Mis agradecimientos para los CHIMANGOS: Jesús Pizarro, Gime Pérez, Belén “negra” Heredia, Flaca Villafañe, Anibal Massut y Guille Galvani (mi saludos y agradecimiento a Chichi jaja), por estar siempre amigos, por las tareas compartidas, asados, charlas interminables (“monotemáticos”), viajes, fiestas (los teletubbies la rompieron) pero más que nada gracias por la honestidad que fue, es y será la base de nuestra amistad, el poder decirnos cualquier cosa aunque signifique pelea, pero siempre con la certeza que puedo contar con cada uno de ustedes. Mucho más no puedo decir, pues lo mío no es expresarme, solo decirles que nuestra amistad creo es “IMPOTENTE”. Por último, les dejo el siguiente interrogante y espero algún día encontremos la respuesta ¿¿Cuál es el lomo y cuál es la hamburguesa??

Principalmente agradecer a vos Jesús, Gime y Negra, tres grandes personas con las cuales comencé a transitar este camino desde el primer año y nos mantuvimos siempre juntos, pasando por todo lo bueno y lo malo que ofrece una carrera universitaria, pero siempre la pasamos muy bien y tratando de siempre reírnos de toda situación bochornosa, hasta llegar a compartir estos últimos pasos, compañeros de campaña en las tesis, un gustazo que haya sido junto a ustedes, no la podríamos haber pasado mejor, y por que sigamos manteniendo esta amistad por mucho tiempo, me resultaría imposible expresar todas las anécdotas que vivimos y agradecer cada una de ellas, pues significaría una tesis aparte, simplemente decirles LOS QUIERO CHIMANGOS Y MUCHAS GRACIAS.

Muchas gracias a los amigos y compañeros del grupo de trabajo (Lia, Graciela, Rodri N., Susi, Ana G., Gustavo, Meli, Tomi, Mari, Vane y Rodri A.) por ser parte de mis primeros pasos en la investigación, por los viajes de campo, congresos inolvidables, consejos, contención y amistad. En particular quiero agradecerle a Graciela por su buena predisposición de siempre; a la “mami” Lia por el apoyo y estímulo, y por mi primer viaje de trabajo como parte del grupo para ayudar en tu tesis, muchas gracias por la confianza; a “la Susi” mi hermaaana por que aunque uno este complicado y medio bajón, estando ella cerca es imposible que no te saque una carcajada, te diviertas y distiendas al menos un rato...gracias por compartir tu alegría; al niño Gustavo siempre predispueto ayudar a todos en todo lo que este a su alcance (en mi caso gracias y perdón por secarte la mente con cuestiones tecnológicas, capo); a las señoras colegas de la termorregulación Mari y Vane porque en este último tiempo de trabajo las conocí más y son dos grandes personas, muchas gracias por las horas dedicadas a debatir sobre protocolos aprendí mucho de ustedes y fue un gusto compartir horas en el campo (salvando acontecimientos de la naturaleza de público conocimiento jaja) y por ultimo muchas gracias a la chimanga Ana G. por su amistad y compañerismo contante, nos toco transitar esta última etapa juntos y comenzar a planificar la que viene, agradezco que haya sido así, sin el mutuo apoyo brindado hubiera sido más complicado, gracias por incentivar me a seguir y bancar las preguntas pesadas de todos los días, mi ansiedad, incertidumbre y nervios insoportables, mansa paciencia la tuya.

Imposible dejar de mencionar y agradecer a quienes estuvieron al lado mío a lo largo de toda la carrera, MIS COMPAÑEROS, no podría nombrarlos a todos porque seguro me olvidaría, pero a todos y cada uno de ustedes muchas gracias. Principalmente

eternamente agradecido a los famosos “Ben 10”, aquel grupo que formamos los 2 primeros años; ustedes estuvieron presentes cuando estaba totalmente perdido con la biología, realmente hicieron que no bajara los brazos y pudiera adaptarme a la vida universitaria. Qué manera de divertirnos y disfrutar cada momento; inolvidable las juntadas en la casa del Gringo, las incontables horas que pasábamos en la Norita y que todavía insatisfechos terminábamos en la pa... (código de grupo) hasta que pasara el ultimo bondi. Viajes de campo, mateadas, horas de estudios, pileta, congresos entre otras tantas cosas vividas hace que siempre los tenga presente. Luego cada uno fue tomando su rumbo, pero con algunos mas y con otros menos el contacto esta, y sé que puedo contar con muchos de ustedes y que pueden contar conmigo siempre. Especialmente gracias Gringo y Victor por su sincera amistad, son dos tipazos honestos y les deseo lo mejor para sus carreras. A las chicuelas Erica, Sofí, Sole y Estefi, siempre la pase muy bien con ustedes y compartimos increíbles momentos, gracias.

Un sentido y sincero agradecimiento al Sr. Arturo Cúratola, por brindarnos la posibilidad de conocer y trabajar en ese majestuoso lugar “Don Carmelo” paraíso escénico y científico. Un cálido agradecimiento para Don Andrés, por recibirnos siempre con tanta hospitalidad y por su confianza, resulto ser un compañero más de campaña, agradezco las largas horas dedicadas a las incontables anécdotas que gentilmente compartió con nosotros, fueguillo por medio, un gusto!

A Nati “la niña” Olvencia por su asistencia en las tareas de laboratorio.

A Viviana Vallecillo por su compromiso y predisposición en darle un buen curso y rápido a los tramites de tesis, y estar presente para evacuar cualquier duda. A los miembros del jurado Valeria Flaqué, José Villavicencio y Graciela Blanco por la revisión y sugerencias del manuscrito.

A la Universidad Nacional de San Juan, por otorgarme la Beca de investigación CICITCA- alumno avanzado. Gracias al Departamento de Biología, por todas las comodidades brindadas para poder llevar adelante este trabajo en el laboratorio, en particular a Vale por su asistencia y presencia. A los profesores de la carrera por ser parte de mi formación.

Por último, quiero agradecerle a mi mejor compañero al gordo Samir, por su fiel amistad e incondicional compañía todo los días del año, GRACIAS!!!

BIBLIOGRAFÍA

9- BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, C. S. 2005. Dos nuevas especies del género *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) y redescrición de *Liolaemus boulengeri* Koslowsky, 1898. Cuadernos de Herpetología 19: 3-33.
- Abdala, C.S.; J. L. Acosta; J. C. Acosta; B. B. Álvarez; F. Arias; L. J. Ávila; M. G. Blanco; M. Bonino; J.M. Boretto; G. Brancatelli; M.F. Breitman; M.R. Cabrera; S. Cairo; V. Corbalán; A. Hernando; N. R. Ibargüengoytía; F. Kacoliris; A. Laspiur; R. Montero; M. Morando; N. Pelegrin; C. Hernán; F. Pérez; A. S. Quinteros; R. V. Semhan, M. E. Tedesco; L. Vega; S. M. Zalba 2012. Categorización del estado de conservación de las lagartijas y anfisbenas de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26: 215-248.
- Acosta, J. C.; H. J. Villavicencio y J. A. Marinero 2006. Ecología térmica, actividad espacio-temporal y dieta de una especie de *Liolaemus* del grupo *montanus* (Liolaemidae) en la Reserva Provincial San Guillermo, San Juan, Argentina. Resúmenes VII Congreso Argentino de Herpetología. Corrientes, pp. 129.
- Adolph, S. C. y W. P. Porter 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. The American Naturalist 142: 273-295.
- Angilletta, M. J.; P. H. Niewiarowski y C. A. Navas 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. Journal of Thermal Biology 27: 249-268.
- Angilletta, M. J. 2009. Thermal adaptation. A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.
- Ávila, L. J.; J. C. Acosta y A. F. Murúa 1994. Herpetofauna de la Provincia de San Juan: Lista comentada y distribución. Cuadernos de Herpetología 12: 11-29.
- Ávila, L. J.; M. Morando; C. H. F. Pérez y J.W. Sites Jr. 2004. Phylogenetic relationships of lizards of the *Liolaemus petrophilus* group (Squamata, Liolaemidae), with description of two new species from western Argentina. Herpetologica 60: 187-203.
- Ávila, L. J.; M. Morando; C. H. F. Pérez y J.W. Sites Jr. 2007. A new species of *Liolaemus* (Reptilia: Squamata: Liolaemini) from southern Mendoza province, Argentina. Zootaxa 1452: 43-54.
- Avery, R. A. 1978. Lizards - A study in thermoregulation. The institute of Biology's. Studies in Biology. N° 109.
- Avery, R. A. 1979. Lizards - A study in thermoregulation. University Park Press, Baltimore, USA.
- Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. pp 93-166. En: Gans, C. y F. H. Pough (Eds.) *Biology of the Reptilia*. Volume 12. Physiological Ecology. Academic Press, New York.
- Bakken, G. S. 1985. Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small mammals. Ecology 70: 922-930.
- Bakken, G. S. 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. American Zoologist 32:194-216.
- Barbault, R. 1991. Ecological constraints and community dynamics: Linking community patterns to organismal ecology. The case of tropical herpetofaunas. Acta Oecologia 12: 139-63.

- Bartholomew, G. A. 1964. The roles of physiology and behaviour in the maintenance of homeostasis in the desert environment. pp 7-29. En: Hughes, G.M. (Ed.) Homeostasis and feedback mechanisms. Cambridge University Press, Cambridge United Kingdom.
- Beaupre, S.J. 1995. Effects of geographically variable thermal environment on bioenergetics of mottled rock rattle snakes. *Ecology* 76: 1655–1665.
- Bell, T. 1843. Reptiles, Part V. pp 1-55. En: Darwin, C. (Ed.) The Zoology of the voyage of H. M. S. Beagle, under command of Captain Fitzroy, R. N., during the years 1832 to 1836. Smith, Elder & Co., London.
- Blanco Fager, R. V.; A. Laspina; J. Marinero; J. Villavicencio; L. Reus; G. Ortíz; J. C. Acosta y R. Martori 2012. Dieta de *Phymaturus extrilidus*: análisis microhistológico de fecas. Resúmenes XIII Congreso Argentino de Herpetología, Mar del Plata. Pp.144.
- Bonino, M. F.; D. L. Moreno Azócar; M. J. Tulli; C. S. Abdala; M. G. Perotti y F. B. Cruz 2011. Running in cold weather: Morphology, thermal biology, and performance in the southernmost lizard clade in the world (*Liolaemus lineomaculatus* section: Liolaemini: Iguania). *Journal Experimental Biology* 315: 495-503.
- Bogert, C. M. 1949. Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. *Evolution* 3: 195-211.
- Brattstrom, B. H. 1965. Body temperature of reptiles. *American Midland Naturalist* 76: 376-422.
- Brown, J. H.; J. F. Gilooly; A. P. Allen; V. M. Savage y G. B. West 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Bujes, C. S. y L. Verrastro 2004. Thermal biology of *Liolaemus occipitalis* (Squamata, Tropicuridae) in the coastal sand dunes of Rio Grande Do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 66: 945-954.
- Cabrera, A. L. 1994. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II. Regiones Fitogeográficas. Ed. ACME S.A.C.I. Fas. 1.
- Cánovas, M. G.; J. C. Acosta; H. J. Villavicencio y A. J. Marinero 2006. *Liolaemus olongasta* (NCN). Body temperature. *Herpetological Review* 37: 87-88.
- Carothers, J. H. 1983. Size-related activity patterns in an herbivorous lizard. *Oecologia* 57: 103-106.
- Carothers, J. H.; S. F. Fox; P. A. Marquet y F. M. Jaksic 1997. Thermal characteristics of ten Andean lizards of the genus *Liolaemus* in central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 297-309.
- Carothers, J. H.; P. A. Marquet y F. M. Jaksic 1998. Thermal ecology of a *Liolaemus* lizard assemblage along an Andean altitudinal gradient in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 39-50.
- Cei, J.M. 1986. *Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina*. Monografie IV. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino.
- Charnov, E. L. y J. F. Gilooly 2003. Thermal body size, food quality and the 10 °C rule. *Evolutionary Ecology Research* 5: 43-51.
- Christian, K. A. 1998. Thermoregulation by the short-horned lizard *Phrynosoma duglassi* at high elevation. *Journal of Thermal Biology* 23: 395–399.

- Corbalán, V.; G. Debandi y E. Kubisch 2013. Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38: 384-389.
- Corbalán, V. y G. Debandi. 2013. Basking behaviour in two sympatric herbivorous lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*) from the Payunia volcanic region of Argentina. *Journal of Natural History* 23: 56–63.
- Cowles, R. B. y C. M. Bogert 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 263-296.
- Cruz, F. B.; L. A. Fitzgerald; R. E. Espinoza y J. A. Schulte II 2005. The importance of phylogenetic scale in tests of Bergmann's and Rapoport's rules: lessons from a clade of South American lizards. *Journal of Evolutionary Biology* 18:1559–1574.
- Cruz, F.; L. Belver; J. C. Acosta; H. J. Villavicencio; G. Blanco y M. G. Cánovas 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? *Zoology* 112: 425–432.
- Daut, E. F. y R. M. Andrews 1993. The effect of pregnancy on thermoregulation behavior of the viviparous lizard *Chalcides ocellatus*. *Journal of Herpetology* 27: 6-13.
- Debandi, G.; V. Corbalán; J. A. Scolaro y S. A. Roig-Juñent 2012. Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated? *Austral Ecology* 37: 392–400.
- Dias, E. J. y C. F. Rocha 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhabitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophorus abaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from northeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 38: 586-588.
- Díaz Bisutti, G. B. 2005. *Lama guanicoe*: Uso de hábitat e interacciones bióticas y antrópicas en la Reserva Don Carmelo, San Juan. Tesis de grado, Lic. En biología, Universidad Nacional de San Juan.
- Díaz Gómez, J. M. 2007. Endemism of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology* 2: 1-10.
- Díaz Gómez, J. M. 2009. Historical biogeography of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from Andean and patagonian South America. *Zoologica Scripta* 38: 1-7.
- Du, W. G.; S. J. Yan y X. Ji 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: 197–202.
- Dzialowski, E.M. 2005. Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30: 317-334.
- Espinoza, R. E. y C. R. Tracy 2000. The Biology, Husbandry and Health Care of Reptiles. pp. 149-184. En: Lowell Ackerman (Ed.) *Biology of Reptiles*. Volume I. D.V.M., Ph.D. Reno, Nevada.
- Espinoza, R. E.; J. J. Wiens y C. R. Tracy 2004. Recurrent evolution of herbivory in small, cold-climate lizards: breaking the ecophysiological rules of reptilian herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 16819–16824.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1-34.
- Fuentes, E. R. y F. Jaksic 1979. Activity temperatures of eight *Liolaemus* (Iguanidae) species in central Chile. *Copeia* 546-548.

- García-De la Peña, C.; H. Gadsden, A. J. Contreras-Balderas y G. Castañeda 2007. Daily and seasonal activity patterns of a lizard guild in the sand dunes of Viesca, Coahuila, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 141-147.
- Gates, D. M. 1980. *Biophysical Ecology*. Springer- Velarg. New York, USA.
- Gutiérrez, J. A.; J. D. Krenz y N. R. Iburgüengoytía 2010. Effect of altitude on thermal responses of *Liolaemus pictus argentinus* in Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35: 332–337.
- Haene, E.; A. Montañes y G. Nuñez 1994. Recomendaciones para el uso del plan de manejo de la Reserva Privada de Uso Múltiple “Don Carmelo” (Dpto. Ullúm, Prov. De San Juan). Administración de Parques Nacionales, 14 pp.
- Hertz, P. E. 1977. Altitudinal variation of thermoregulatory strategies, physiological ecology, and morphology of some West Indian anoles. Ph.D. Thesis, Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- Hertz, P. E. 1980. Responses to dehydration in *Anolis* lizards sampled along altitudinal transects. *Copeia* 1980: 440-446.
- Hertz, P. E. y R. B. Huey 1981. Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. *Ecology* 62: 515-521.
- Hertz, P. E. 1992. Temperature regulation in Puerto Rican *Anolis* Lizard: A field test using null hypotheses. *Ecology*. 73: 1405-1417.
- Hertz, P. E.; R. B. Huey y R. D. Stevenson 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142: 796-818.
- Heatwole, H. 1976. *Thermal ecology*. Reptile ecology. Australian ecology series. University of Queensland Press. St. Lucía. Australia.
- Huey, R. B. y T.P. Webster 1975. Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. *Ecology* 56: 445-452.
- Huey, R. B. y T. P. Webster 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *crisatellus* group on Puerto Rico. *Ecology* 57: 985-994.
- Huey, R. B. y M. Slatkin 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.
- Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of Reptiles. pp. 25-91. En: Gans, C. y Pough, F.H. (Eds.), *Physiology C: Physiological Ecology*. Biology of the Reptilia. Academic Press, London.
- Iburgüengoytía, N. R. y V. E. Cussac 2002. Body temperatures of two viviparous *Liolaemus* lizard species, in Patagonian rain forest and steppe. *Herpetological Journal* 12: 131-134.
- Iburgüengoytía, N. R. 2005. Field, selected body temperature and thermal tolerance of the syntopic lizards *Phymaturus patagonicus* and *Liolaemus elongates* (Iguania: Liolaemidae). *Journal of Arid Environments* 62: 435–448.
- Iburgüengoytía, N. R. y L. Casalins 2007. Reproductive biology of the southernmost gecko *Homonota darwini*: convergent life-history patterns among southern hemisphere reptiles living in harsh environments. *Journal of Herpetology* 41: 71-79.
- Iburgüengoytía, N. R.; J.C. Acosta; J. M. Boretto; H. J. Villavicencio; J. A. Marinero y J. D. Krenz 2008. Field thermal biology in *Phymaturus* lizards: Comparisons from the Andes to the Patagonian steppe in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 1620-1630.

- Ibargüengoytía N. R.; S. M. Medina; J. B. Fernández; J. A. Gutiérrez; F. Tappari y A. Scolaro 2010. Thermal biology of the southernmost lizards in the world: *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus* from Patagonia, Argentina. *Journal of Thermal Biology* 35: 21-27.
- Inger, R.F. 1959. Temperature responses and ecological relations of two Bornean lizards. *Ecology* 50:127-136.
- Kearney M. R. y W. P. Porter 2013. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology Letters* 12: 334–50.
- Labra, A. 1998. Selected body temperature of seven species of Chilean *Liolaemus* lizards. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 349–358.
- Labra, A.; M. Soto-Gamboa y F. Bozinovic 2001. Behavioral and physiological thermoregulation of Atacama desert- dwelling *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 8: 413-420.
- Labra, A. y F. Bozinovic 2002. Interplay between pregnancy and physiological thermoregulation in *Liolaemus* lizards. *Ecoscience* 9: 421-426.
- Labra, A. y M. Vidal 2003. Termorregulación en Reptiles: Un pasado veloz y un futuro lento. pp. 207-224. En: Francisco Bozinovic (Eds.). *Fisiología Ecológica y Evolutiva*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- Labra, A.; M. Vidal; R. Solis y M. Penna 2008. Ecofisiología de Anfibios y reptiles. En: M. A. Vidal y A. Labra (Eds.). *Herpetología de Chile*. Science Verlag. Santiago, Chile.
- Labra, A.; J. Pienar y T. Hansen 2009. Evolution of thermal physiology in *Liolaemus* Lizards: adaptation, phylogenetic inertia, and niche tracking. *The American Naturalist* 174: 204–220.
- Lara, N. 2007. Effect of herbivory and disturbances by Tuco-Tucos (*Ctenomys mendocinus*) on a plant community in the Southern Puna Desert. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 110-116.
- Lara-Resendiz, R. A., D. M. Arenas-Moreno y F. R. Méndez-De la Cruz 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 127-135.
- Lara-Resendiz, R. A.; A. H. Díaz de la Vega- Pérez; V. H. Jiménez- Arcos; H. Gadsden y F. R. Méndez de la Cruz 2014. Thermoregulation in two sympatric populations of lizard: *Sceloporus lineolateralis* and *Sceloporus poinsentii* (Squamata: Phrynosomatidae) in Durango, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 875-884.
- Laspiur A.; H. J. Villavicencio y J. C Acosta 2007. *Liolaemus chacoensis* (NCN). Body Temperature. *Herpetological Review* 38: 458-459.
- Laspiur, A. y J.C. Acosta 2012. *Phymaturus extrilidus* Lobo, Espinoza, Sanabria & Quiroga, 2012. En: Categorización del Estado de Conservación de la Herpetofauna de la República Argentina. Ficha de los Taxones. Lagartijas y Anfisbenas. *Cuadernos de Herpetología* 26: 279.
- Laspiur, A.; M.S. Ausas; M. Medina; J.C. Acosta y N.R. Ibargüengoytía. Thermal biology of liolaemids lizards genus *Phymaturus* and *Liolaemus* from the Andes, Argentina. *Journal of Thermal Biology*, en revisión.
- Licht, P.; W. R. Dawson; Y. H. Shoemaker y A. R. Main 1966. Observations on the thermal relations of western Australian lizards. *Copeia* 1966: 97-110.

- Lister, B. C. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I. Ecological consequences of reduce competition. *Evolution* 30: 659–676.
- Lobo, F. y S. Quinteros 2005. A morphology-based phylogeny of *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) with the description of four new species from Argentina. *Papeís Avulsos de Zoologia* 45:143–177
- Lobo, F.; R. E. Espinoza; E. A. Sanabria y L. B. Quiroga 2012. A New *Phymaturus* (Iguania: Liolaemidae) from the Southern Extreme of the Argentine Puna. *Copeia* 1:12-22.
- Maia- Carneiro, T.; T. Arnt- Doringo y C. F. Duarte- Rocha 2012. Influences of seasonality, termal environment and wind intensity of the thermal ecology of Brazilian sand lizards in a Restinga remnant. *South American Journal of Herpetology* 7: 241-251.
- Marquet, P. A., J. C. Ortiz, F. Bozinovic y F. M. Jaksic 1989. Ecological aspects of thermoregulation at high altitudes: the case of Andean *Liolaemus* lizards in northern Chile. *Oecologia* 81, 16–20
- Márquez, J. 1999. Las áreas protegidas de la Provincia de San Juan. *Multequina* 8: 1-10.
- Martínez Carretero, E. 1995. La Puna Argentina: Delimitación general y división en distritos florísticos. *Boletín Sociedad Argentina Botánica* 31: 27-40.
- Martori, R.; P. Bignolo y L. Cardinale 1998. Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus wiegmanni* (Iguania: Tropicuridae). *Revista Española de Herpetología* 12:19-26.
- Martori, R.; L. Aun y S. Orlandini 2002. Relaciones térmicas en una población de *Liolaemus koslowskyi*. *Cuadernos de Herpetología* 16: 33-45.
- Mathies, T. y R. M. Andrews 1997. Influence of pregnancy on the thermal biology of the lizard, *Sceloporus jarrovi*: why do pregnant females exhibit low body temperatures? *Functional Ecology* 11: 498-507.
- Medina, M.; J. Gutiérrez; A. Scolaro y N. R. Ibargüengoytía 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.; A. Scolaro; F. Méndez de la Cruz; B. Sinervo y N. Ibargüengoytía 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.; A. Scolaro; F. Méndez-De la Cruz; B. Sinervo; D. B. Miles y N. Ibargüengoytía 2012. Thermal biology of genus *Liolaemus*: A phylogenetic approach reveals advantages of the genus to survive climate change. *Journal of Thermal Biology* 37: 579–586
- Morando, M.; L. J. Avila y J. W. Sites Jr. 2003. Sampling strategies for delimiting species: genes, individuals, and populations in the *Liolaemus elongatus-kriegi* complex (Squamata: Liolaemidae) in Andean-Patagonian South America. *Systematic Biology* 52:159-185.
- Moreno Azócar, D. L.; B. Vanhooydonck; M. Bonino; M. G. Perotti; C. S. Abdala; J. A. Schulte y F. B. Cruz 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171: 773–788.
- Pearson, O. y D. F. Bradford 1976. Thermoregulation of lizards and toads at high altitudes in Peru. *Copeia* 1: 155–170.

- Pérez, G.; A. Laspiur; J. C. Acosta; J. Pizarro; R. Gómez Alés y B. Heredia 2014. Dieta de *Liolaemus parvus* (Iguania: Liolaemidae) en la Reserva de Usos Múltiples Don Carmelo, San Juan, Argentina. Resúmenes XV Congreso Argentino de Herpetología, Mendoza. Pp.99.
- Pianka, E. R. 1969. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50: 1012-1030
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53- 74.
- Pianka, E. R. 1986. *Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Pianka, E. R. y L. J. Vitt 2003. *Lizards: windows to the evolution of diversity*. University of California Press, Berkeley.
- Piantoni, C.; N. R. Iburgüengoytía y V. E. Cussac. 2006. Age and growth of the Patagonian lizard *Phymaturus patagonicus*. *Amphibia-Reptilia* 27: 385–392.
- Pincheira-Donoso, D.; J. A. Scolaro y P. Sura 2008. A monographic catalogue on the systematic and phylogeny of the South American Lizard Family Liolaemidae (Squamata: Iguania). *Zootaxa* 1800: 1-85.
- Pincheira-Donoso, D.; D. J. Hodgson y T. Tregenza 2008. The evolution of body size under environmental gradients in ectotherms: Why should Bergmann’s rule apply to lizards? *Evolutionary Biology* 8: 68
- Pough, F. y C. Gans 1982. The vocabulary of reptilian thermoregulation. pp. 17-23. In: Gans, C. (Ed.) *Biology of Reptilia*. Volume 12. Wiley, New York.
- Pough, F. H; R. M. Andrews; J. E. Cadle; M. L. Crump; A. H. Savitzky y K. D. Wells 2001. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey.
- Quinteros, A. S.; C. S. Abdala; J. M. Díaz Gómez y G. J. Scrocchi 2008. Two new species of *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) of central west Argentina. *South American Journal of Herpetology* 3: 101-111
- Rocha, C. F. 1995. Thermal ecology y of *Liolaemus lutzae* (Sauria: Tropiduridae) in a Restinga area in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 55: 481-489.
- Rodríguez-Navas, A. 2002. Efecto de *Ctenomys* sobre la emergencia de plantas de una comunidad puneña en la provincia de San Juan- Argentina. Tesis de Grado, Licenciatura en Biología. Universidad Nacional de San Juan.
- Rodríguez-Serrano, E.; C. A. Navas y F. Bozinovic 2009. The comparative field body temperature among *Liolaemus* lizards: testing the static and the labile hypotheses. *Journal of Thermal Biology* 34: 306–309.
- Roig, F. y E. Martínez Carretero 1998. La vegetación puneña de la provincia de Mendoza, Argentina. *Phytocoenologia* 28: 565-608.
- Roig-Junent, S.; G. E. Flores y C. Mattoni 2003. Consideraciones biogeográficas de la Precordillera (Argentina), con base en artrópodos epigeos. pp. 275-288. En: J.J. Morrone y J. Llorente Bousquets (Eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Schwarzkopf, L. y R. Shine 1991. Thermal biology of reproduction in viviparous skinks, *Eulamprus tympanum*: why do gravid females bask more? *Oecologia* 88: 562- 569.
- Scolaro, J. A. y J. M. Cei 2006. A new species of *Liolaemus* from central steppes of Chubut, Patagonia Argentina (Reptilia: Iguania: Iguanidae). *Zootaxa* 1133:61-68.
- Shine, R. 1980. “Costs” of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46: 92-100.

- Sears, M. W. 2005. Geographic variation in the life history of the sagebrush lizard: the role of thermal constraints on activity. *Oecologia* 143: 25–36.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. pp. 605–695. En: Gans, C., Billet, F. (Eds.). *Biology of Reptilia*, Volume 15. Wiley, New York.
- Sievert, L. M. y V. H. Hutchison 1989. Influences of season, time of day, light and sex on the thermoregulatory behaviour of *Crotaphytus collaris*. *Journal of Thermal Biology* 14: 159–165.
- Sinervo, B.; D. M. Miles; N. Martínez-Méndez; R. Lara-Resendiz; F. Méndez de la Cruz 2011. Response to comment on erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 332: 537–538.
- Smith, G. R.; E. Ballinger y J. D. Congdon 1993. Thermal ecology of the high- altitude bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*. *Canadian Journal of Zoology* 71: 2152-2155.
- Smith G. R. y R. E. Ballinger 1994. Thermal ecology of *Sceloporus virgatus* from southeastern Arizona, with comparison to *Urosaurus omatus*. *Journal of Herpetology*. 28: 65-9.
- Sokal R.R. y F.J. Rohlf 1997. *Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. Third Edition. Freeman Y Co, New York
- Spellerberg, I. F. 1972 a. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in southeast Australia. I. The environment and lizard critical temperatures. *Oecologia* 9: 371-383.
- Spellerberg, I.F. 1972 b. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in southeast Australia. II. Physiological aspects of thermoregulation. *Oecologia* 9: 385-398.
- Spellerberg, I. F. 1972 c. Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in southeast Australia. III. Behavioural aspects of thermoregulation. *Oecologia* 9: 1-16.
- Spellerberg, I. F. 1976. Adaptations of reptiles to cold. pp. 261- 285. In: Bellairs, A.d'A., BarryCox, C. (Eds.) *Morphology and Biology of Reptiles*. Volume 3. Linnean Society Symposium Series.
- Stellatelli, O. A.; L. E. Vega; C. Block y F. B. Cruz 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.
- Travis, J. y D. J. Futuyma 1993. Global change: lessons from and for evolutionary biology. pp. 251–63. En: P. M. Kareiva, J. G. Kingsolver y R. B. Huey (Eds) *Biotic Interactions and Global Change*. Sunderland, Sinauer.
- Uetz, P. y J. Hallermann. 2014. The JCVI/TIGR Reptile Database. <http://reptile-database.reptarium.cz>. (Consultado: 2014).
- Valdecantos, S.; V. Martínez; F. Lobo y F. B. Cruz 2013. Thermal biology of *Liolaemus* lizards from the high Andes: Being efficient despite adversity. *Journal of Thermal Biology* 38: 126-134.
- Van Berkum F. H. 1988. Latitudinal patterns of the thermal sensitivity of Sprint Speed Lizard. *The American Naturalist* 132: 3-327-343
- Vanhooydonck, B. y R. Van Damme 1999. Evolutionaty relationship between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* 1: 785-796

- Vidal, M. A.; E. Habit; P. Victoriano; A. González-Gajardo y J. C. Ortiz 2010. Thermoregulation and activity pattern of the high-mountain lizard *Phymaturus palluma* (Tropiduridae) in Chile. *Zoology* 27: 13-18
- Villavicencio H. J.; M. G. Cánovas y J. C. Acosta 2006. *Liolaemus ruibali* (NCN). Body Temperature. *Herpetological Review* 37: 89
- Villavicencio H. J.; J. C. Acosta; A. Marinero y M. G. Cánovas 2007. Thermal ecology of a population of the lizard, *Liolaemus pseudoanomalus* in western Argentina. *Amphibia-Reptilia* 28:163-165
- Villavicencio, H. J.; J. C. Acosta; G. M. Blanco y J. A. Marinero 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina* 21: 17-23
- Vitt, L. y P. Zani 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.
- Vitt, L. G. y G. P. Caldwell 2009. *Herpetology*. An introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd Edition. Academic Press.
- Wilson, R. S. y C. E. Franklin 2002. Testing the beneficial acclimation hipotesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 66-70.
- Wilms, T. M.; P. Wagner; M. Shobrak; D. Rödder y W. Böhme 2011. Living on the edge? On the thermobiology and activity pattern of the large herbivorous desert lizard *Uromastyx aegyptia microlepis* Blanford, 1875 at Mahazat as-Sayd Protected Area, Saudi Arabia. *Journal of Arid Environment* 75: 636–647.
- Woolrich- Piña, G. A.; J. A. Lemos- Espinal; L. Oliver- López; M. E. Calderón- Méndez; J. E. González- Espinoza; F. Correa- Sánchez y R. Montoya- Ayala 2006. Ecología térmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (Iguanidae: Phrynosomatinae) que ocurre en la zona centro- oriente de la ciudad de México. *Acta Zoológica Mexicana* 22: 137- 150.
- Zug, G. R.; L. G. Vitt y G. P. Caldwell 2001. *Herpetology*. An introductory biology of amphibians and reptiles. 2nd Edition. Academic Press.