

**Universidad Nacional de San Juan
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**

**Departamento de Biología
Licenciatura en Biología
Orientación Ecología**

TRABAJO FINAL DE GRADO

**Eficiencia digestiva a diferentes temperaturas del
escuercito fantasma (*Pleurodema nebulosum*; Anura:
Leptodactylidae), del desierto del Monte, San Juan,
Argentina.**

Vergara Alvarez, Silvia Cristina

ASESOR: Dr. Sanabria, Eduardo A.

CO-ASESOR: Dra. Naranjo, Ana.

San Juan

2018

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, quienes respetaron mis tiempos y aceptando mis formas, quienes me alientan a su manera a seguir, quienes me siguen enseñando y cuidando. Gracias a ellos soy quien soy, porque tal vez con sus salidas al campo aprendí a ver lo que me rodeaba de otra manera, y a inclinarme siempre por la vida y la naturaleza. Gracias por todo y por estar siempre presentes.

A mis hermanos, Cintia y Leo, porque siempre me cuidaron, me apoyaron, me ayudaron, y me pelearon. Porque sé que me quieren a su manera y ellos saben que yo a la mía. También a mí recién llegado sobrino, Bautista, quien nos trajo un poco de luz a nuestras vidas.

A mis abuelas, Matilde y Rosa, por preocuparse por mí siempre, porque en cada recuerdo de mi vida están, por hacerme sentir quería, ¡y por sus comidas tan deliciosas condimentadas con cariño... eternamente gracias! A mi madrina Mirtha, por quererme tanto y de forma incondicional, por estar siempre presente para lo que necesite. A mi tía Lucy y Estela, las recuerdo con cariño siempre.

A Mati, mi compañero de vida, de viajes, de baile, de cosas buenas y malas, de triunfos y fracasos, a mi mejor amigo que me escucha, también me centra y me deja aprender de su arte. Gracias por creen en mí más de lo que creo en mí misma y por brindarme lo que a vos no te sobra para que yo esté bien.

A la Universidad Nacional de San Juan, a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, que permitieron mi desarrollo como profesional.

Al Tribunal evaluador, por su predisposición y dedicarle su tiempo a las revisiones y sugerencias de este trabajo.

Al grupo de ECRA que, de la mano de Edu y Lore, incorporé conocimiento; con quienes compartí muchas noches divertidas llenas de anécdotas, por brindarme un lugar en su grupo y por ayudarme a avanzar. Gracias a Elena por ser tan generosa.

A mis amigos del alma, que están y seguirán estando, Marianella, Mariana, Anabel, Lety, Belu y Yamil. También a cada uno de los compañeros que tuve durante el cursado, gracias.

MUCHAS GRACIAS !!!

Vergara Alvarez, Silvia Cristina

TRIBUNAL DE EVALUACION DEL TRABAJO FINAL

NOTA:

.....

Dr. José Villavicencio

.....

Lic. Fernando Murua

.....

Dr. Alejandro Laspiur

ÍNDICE

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN	6
OBJETIVO GENERAL	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11
MATERIALES Y MÉTODOS	12
Área de estudio.	12
Especie de Estudio.	13
Determinación de la temperatura selecta bajo diferentes condiciones de alimentación.	14
Calibración de termómetro infrarrojo.	15
Determinación de velocidad de pasaje intestinal.	15
Eficiencia digestiva	16
Estimación de peso húmedo a peso seco de las larvas	18
Tratamiento de datos.	18
RESULTADOS.	19
Relación entre la masa corporal de los ejemplares y su largo hocico cloaca.	19
Temperatura corporal selecta, entre los tratamientos estudiados (Alimentados y Ayunados).	20
Velocidad del Pasaje intestinal entre diferentes tratamientos de temperatura.	20
Eficiencia digestiva de las ranas a dos temperaturas diferentes de incubación. ...	21
Resumen de los parámetros digestivos fisiológicos (pasaje intestinal y absorción del alimento) entre las temperaturas experimentales	22
DISCUSIÓN.....	23
Temperatura corporal selecta bajo diferentes condiciones de alimentación (ayuno y alimentado).	23
Variación del Pasaje intestinal en relación a la temperatura de incubación.	25
Eficiencia digestiva.	28
CONCLUSIONES	31
BIBLIOGRAFÍA.....	33
ANEXOS.....	44
I. Ajuste de temperatura dorsal a temperatura cloacal.....	44
II. Ajuste para la estimación de peso húmedo a peso seco.	44

RESUMEN

La temperatura juega un papel clave en la regulación de las funciones fisiológicas y conductuales de ectotermos, los cuales combinan una serie de estrategias tanto fisiológicas como comportamentales para regular su temperatura dentro de límites tolerables. La termorregulación en las proximidades de los óptimos térmicos confiere un beneficio neto en el consumo, la digestión y asimilación de los alimentos. El estudio de los procesos digestivos posee importantes implicancias en ecología, ya que las restricciones digestivas pueden influenciar características de historia de vida tales como el crecimiento, la reproducción y la sobrevivencia. Estudios realizados en varias especies de vertebrados han mostrado que el sistema digestivo es altamente sensible y que responde a cambios en las variables bióticas y abióticas del ambiente. Estos estudios abocados a factores que afectan a los procesos digestivos en anuros son escasos. El objetivo del presente trabajo fue estudiar los efectos de la temperatura sobre varios aspectos digestivos de *Pleurodema nebulosum* en diferentes condiciones experimentales. Para ello, se colectaron 30 ejemplares, los cuales fueron incubados con el fin de evacuar el contenido intestinal. Los individuos fueron divididos en dos grupos representando las dos condiciones experimentales con las que se sometieron, a un gradiente térmico en un terrario, para determinar la temperatura selecta, velocidad del pasaje intestinal y eficiencia digestiva. La respuesta a los dos primeros aspectos digestivos mencionados, a la temperatura, fue claramente observada. Siendo la temperatura selecta mayor en el grupo alimentados y menor el tiempo de pasaje intestinal en individuos sometidos al tratamiento con mayor temperatura de incubación. Respecto a la absorción intestinal estimada no fue posible determinar diferencias significativas de los grupos expuestos a diferentes temperaturas. El presente estudio sería el primer intento en analizar el efecto de la termorregulación respecto al estado de alimentación y de asimilación energética de anuros del desierto del Monte en la provincia de San Juan, Argentina.

Palabras claves: Termorregulación, Termofilia pos-prandial, eficiencia digestiva, pasaje intestinal.

INTRODUCCIÓN.

Los animales afrontan continuamente exigencias ambientales las que compensan a través de cambios comportamentales, fisiológicos y/o estructurales que aseguren mantener la homeostasis (Overgaard *et al.*, 2002; Palacios y Bozinovic, 2003; Naya *et al.*, 2003a). Estas estrategias en general mejoran el rendimiento biológico de los individuos (Huey y Berrigan, 1996; Hammond y Kristan, 2000).

La temperatura es clave en la regulación de las funciones fisiológicas y conductuales de los organismos ectotermos (Angilletta, 2009), pudiendo influenciar directamente aspectos tales como, los ritmos de actividad estacional y diaria, el rendimiento del aparato locomotor, tasas de digestión, tasa de crecimiento, consumo de oxígeno y rutas de intercambio, entre otras (Lillywhite *et al.*, 1973; Huey y Stevenson, 1979; Choi *et al.*, 2000; Witters y Sievert, 2001; Marvin, 2003; Viscor, *et al.*, 2003; Navas *et al.*, 2008; Sanabria *et al.*, 2015). El rango de temperatura dentro del cual un organismo ectotermo puede vivir es reconocido como zona de tolerancia, dentro de esta zona, el organismo tiene la capacidad de incrementar su temperatura hasta un máximo valor aprovechable. Este valor térmico se conoce como temperatura óptima corporal (T_o) y coincidente con ésta, los procesos metabólicos pueden ser máximos (De La Ossa *et al.*, 2009). Las fluctuaciones térmicas de poca intensidad horaria, no desestabilizan a los animales que poseen gran masa corporal; por ello, el tamaño corporal actúa como un buffer térmico, regulando la pérdida o ganancia de calor respecto al ambiente (Huey y Bennet, 1990, Stevenson *et al.* 1985, Spotila *et al.*, 1973). Sin embargo, en animales de pequeña masa corporal, esta facultad no existe o es limitada; así, su temperatura corporal se equilibra rápidamente con el ambiente, donde algunos ajustes comportamentales resultan necesarios (De La Ossa *et al.*, 2009). En este sentido, la mayoría de los ectotermos combinan una serie de estrategias fisiológicas y comportamentales para regular su temperatura dentro de límites que aseguran un máximo rendimiento para los organismos (Angilletta, 2009). Una de las estrategias más comunes es moverse entre micro sitios (termorregulación comportamental) que ofrecen microclimas adecuados para el calentamiento o la refrigeración (Díaz y Cabezas-Díaz, 2004;

Huey *et al.*, 1989; Schultz, 1998; Withers y Campbell, 1985; Sanabria *et al.*, 2012). Entre ellos están las regulaciones del tiempo de exposición, cambio o mantenimiento de posturas corporales y/o ajustes fisiológicos como vasoconstricción, vasodilatación y termogénesis, para dar una rápida respuesta en función del tiempo. Sin embargo, en algunos casos solo es necesario el ajuste de comportamiento para equilibrar o minimizar el impacto de la temperatura ambiental no prolongada (Huey y Bennet, 1990). La termorregulación en las proximidades de los óptimos térmicos confiere un beneficio neto en la captura, ingestión, digestión y asimilación de los alimentos (Angilletta, 2001; Greenwald y Kanter, 1979; Waldschmidt *et al.*, 1986).

El tracto gastrointestinal representa un vínculo funcional entre el consumo de energía (forrajeo) y la asignación de energía, el cual ha sufrido presiones selectivas durante la evolución orgánica (Secor, 2001). La regulación de la función de órganos en un ambiente fluctuante es impredecible y generalmente poseen un alto grado de plasticidad dentro de los sistemas de órganos que les permite adecuarse a los ambientes colonizados por los organismos (Cramp, 2005a). La plasticidad o flexibilidad fenotípica, son cambios reversibles en determinados rasgos de los organismos debido al cambios de condiciones en el medio ambiente (Piersma y Drent, 2003). La flexibilidad digestiva de los organismos se puede observar a distintos niveles de organización tales como el tiempo de retención del alimento (Derting y Bogue, 1993; Lopez-Calleja *et al.*, 1997), la distribución en las distintas cámaras digestivas (Loeb *et al.* 1991; Dykstra y Karasov, 1992), la actividad de las enzimas hidrolíticas secretadas (Sabat *et al.*, 1995; Sabat y Bozinovic, 2000), el transportadores a través de la membrana (Tolosa *et al.* 1991; Konarzewski y Diamond 1994), la morfometría del tracto digestivo (Gross *et al.* 1985; Green y Millar, 1987), entre otros. En consecuencia, la plasticidad del intestino es un rasgo con importantes implicaciones en el comportamiento animal (Hammond *et al.*, 2001; Secor, 2001).

En las últimas décadas, las observaciones de campo y estudios experimentales de laboratorio han demostrado que la anatomía y la función del tracto digestivo de muchas especies son flexibles, y pueden cambiar en respuesta a la variación en las condiciones ambientales (Piersma y Lindstrom, 1997; Starck, 1999; McWilliams y Karasov, 2001). Sin embargo, la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en grupos animales tales como aves, pequeños mamíferos y

reptiles, mientras que la investigación sobre la flexibilidad intestinal en anfibios es escasa o inexistente (Naya *et al.*, 2005).

Un patrón que ha sido descrito para los animales ectotermos es la selección de temperaturas corporales elevadas inmediatamente después de la alimentación, lo que aparentemente derivaría en una ventaja en la asimilación de los alimentos (Angilletta, 2009). Siendo la digestión y asimilación de los alimentos dos procesos termo-dependientes (Angilletta, 2001; Greenwald y Kanter, 1979; Waldschmidt *et al.*, 1986). A pesar de la fuerte relación entre la tasa de alimentación y fisiología térmica, los modelos están basados en beneficios puramente energéticos de la termorregulación, los cuales pueden fallar para predecir el efecto de la disponibilidad de alimentos en la temperatura corporal (Schuler *et al.*, 2011). Además, los modelos energéticos simples no tienen en cuenta el impacto positivo que puede tener la termorregulación en el éxito de forrajeo de los animales (Avery *et al.*, 1982), la evitación de depredadores (Cooper, 2000), y la defensa inmunológica (Pxytycz y Jozkowicz, 1994).

Si bien la temperatura corporal ejerce una influencia importante en la adquisición de la energía, una sucesión de procesos conductuales y fisiológicos (incluyendo detección, captura, ingestión, digestión y absorción de los alimentos) determina la tasa de asimilación energética (Angilletta, 2001). Muchos de estos procesos son sensibles a la temperatura corporal (Greenwald, 1974; Stevenson *et al.*, 1985; Waldschmidt *et al.*, 1986; Van Damme *et al.*, 1991; Beaupre *et al.*, 1993; Ayers y Shine, 1997) siendo más eficientes dentro de un rango de temperaturas corporales y poseyendo baja eficiencia a temperaturas fuera de este rango (Huey, 1982). Sin embargo, dos factores hacen que la tasa de asimilación de energía sea particularmente sensible a la temperatura corporal. En primer lugar, los procesos implicados en la adquisición de energía se producen secuencialmente. Cada proceso aguas arriba (por ejemplo, la ingestión) limita los procesos posteriores (por ejemplo, la digestión, absorción), y viceversa. En segundo lugar, no todos los procesos son igualmente sensibles a las temperaturas corporales (Huey 1982, Stevenson *et al.*, 1985; Van Damme *et al.*, 1991). En consecuencia, la tasa de asimilación energética, que se basa en el rendimiento de múltiples procesos fisiológicos y comportamentales, debería ser más sensible a la temperatura corporal que cualquier proceso que posea cadenas de eventos más cortas. Se requiere una

regulación precisa de temperatura corporal por parte de los animales para que la tasa de asimilación de energía se maximice (Angilletta, 2001).

Aunque muchos ectotermos son capaces de termorregular (Casey, 1981; Avery, 1982; Bartholomew, 1982; Peterson *et al.*, 1993), el clima limita el tiempo durante el cual los individuos pueden mantener su temperatura corporal cercana a la óptima (Porter *et al.*, 1973; Grant y Dunham, 1988; Bashey y Dunham, 1997). Si los factores están en igualdad de condiciones y un individuo es capaz de mantener su temperatura corporal óptima por un período de tiempo más largo, debería así aumentar la asimilación de energía (Angilletta, 2001). Las limitaciones térmicas sobre la asimilación de energía pueden limitar el crecimiento y la reproducción de los individuos. De hecho, los estudios de laboratorio han demostrado que ectotermos crecen más rápido cuando son criados a temperaturas más altas (Atkinson, 1994) o un mayor acceso dado al calor por radiación (Sinervo y Adolph, 1989, 1994; Autumn y DeNardo, 1995).

La termorregulación conductual ha sido bien estudiada en los reptiles, pero mucho menos se sabe acerca de la termorregulación en los anfibios (Witters y Lynnette, 2001). Por ejemplo, varias especies de serpientes son conocidas por presentar un aumento de la temperatura corporal después de la ingestión del alimento, es decir, por presentar una respuesta termofílica postprandial (Regal, 1966; Greenwald y Kanter, 1979; Slip y Shine, 1988 a, b; Jaeger y Gabor, 1993; Sievert y Andreadis, 1999). Este comportamiento también se observó en una gran variedad de vertebrados ectotérmicos, como lagartos, cocodrilos, tortugas, peces y anfibios (Wall y Shine, 2008) y, recientemente en invertebrados (Petersen *et al.*, 2011). La importancia ecológica de este aumento postprandial de la temperatura corpórea estaría ligada a la aceleración del proceso digestivo, a costa de una elevación de la tasa metabólica durante la digestión, conocido como Acción Dinámica Específica, ADE (Kleiber, 1961; Wang *et al.*, 2003; Toledo *et al.*, 2003). Por el contrario, los animales sometidos a ayunos prolongados pueden regular su temperatura corporal en niveles más bajos, reduciendo su tasa metabólica y conservando energía (Pough *et al.*, 1999).

Los anfibios en general termorregulan conductualmente (Brattstrom, 1963), moviéndose entre diferentes tipos de microhábitats, ya que la cantidad y calidad de los recursos energéticos varía continuamente en el tiempo y el espacio (Tracy y

Christian, 1986; Sanabria *et al.*, 2011). Estos movimientos permiten a los sapos ajustar su temperatura corporal para mantener un rango óptimo de temperatura (Lillywhite, 1970, Sanabria *et al.*, 2005, Stebbins y Cohen, 1995, Zug *et al.*, 2001). El beneficio de mantener una temperatura óptima está limitado por los costos energéticos que el animal incurre al seleccionar diferentes ambientes térmicos (Lillywhite *et al.*, 1973). Por ejemplo, hay riesgos de depredación y pérdida de oportunidades reproductivas, ya que un animal que pasa mucho tiempo termorregulando gasta menos tiempo en otras actividades como la alimentación, la llamada y el apareamiento (Angilletta, 2009; Zug *et al.*, 2001). En estudios realizados por Sanabria *et al.* 2011, muestran un cambio en la estrategia termorreguladora en *R. arenarum* que está relacionada con las restricciones ambientales en su nicho térmico. *R. arenarum* tiene la capacidad de ser plástico y combinar dos estrategias: (i) un termorregulador moderado en la estación húmeda, donde los recursos térmicos están disponibles para que la temperatura corporal se mantenga dentro de los puntos de ajuste y se optimicen los procesos fisiológicos y conductuales; Y (ii) un termoconformador en la estación seca donde el ambiente térmico es más homogéneo y se invierte más tiempo en la búsqueda de alimento. En otro trabajo realizado por Sanabria *et al.* 2013, estudiaron una combinación de parámetros térmicos (máximo térmico crítico, Tsel y Tb de campo) y capacidades de rendimiento locomotor de juveniles de *Pleurodema nebulosum*. Se encontró que la Tb del campo se determinó en gran parte por la temperatura del microambiente y estaban por debajo de la Tsel. Aparentemente, los juveniles de *P. nebulosum* muestran coadaptación térmica porque la temperatura corporal seleccionada y la temperatura óptima para la locomoción tenían valores cercanos.

Desde la perspectiva de la fisiología digestiva, los anuros tienen algunas características que los hacen un grupo muy interesante para el estudio, así como su adaptación al flujo de energía baja (Pough, 1980). Esta característica determina su capacidad de adaptación a una amplia regulación del funcionamiento intestinal, rasgo compartido con los reptiles (Secor, 2001). Los anuros pueden prosperar con un estilo de vida con abundantes o pocos alimentos ya que se basan más en la termorregulación conducta y no fisiológica. Debido a que no se ven obligados a buscar alimento en forma continua por no poseer una alta tasa metabólica, puede ser selectivo en cuanto estar activos, evitando así las condiciones ambientales

adversas y depredadores. Si capturan en sitios fresco la tasa metabólica se reduce aún más y los anuros puede extender la cantidad de tiempo que están inactivos (Pough, 1983). Aunque buscar bajas temperaturas corporales (T_b) permite el ahorro de energía y una disminución en la pérdida de agua (Williams y Wygoda, 1993), algunas especies de anuros o estadios de vida de estos pueden elevar intencionadamente T_b en los momentos apropiados. Los beneficios del elevado T_b incluyen aumento del ritmo digestivo y el aclaramiento digestivo que permite a los anuros ingerir mayor número de presas por tiempo y crecen más rápido o almacenan más energía (Freed, 1980; Lillywhite *et al.*, 1973). Elevado temperaturas de también aumentan la velocidad de carrera (aumento del rendimiento del aparato locomotor) (Tracy *et al.*, 1993), que podría ser importante en la captura de presas y evadir depredadores.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo del presente trabajo de tesis es estudiar la flexibilidad de los parámetros digestivos (tránsito intestinal y capacidad de absorción) y termofisiológicos (temperatura selecta) frente a diferentes condiciones temperatura y alimentación de *Pleurodema nebulosum* del Desierto del Monte.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Estudiar los efectos de la alimentación de *Pleurodema nebulosum* sobre el comportamiento de selección térmica bajo diferentes condiciones experimentales (ayuno y alimentación).
- Evaluar los cambios en la velocidad del tránsito intestinal bajo diferentes condiciones térmicas experimentales (aquellas que representan la media seleccionada por los grupos en diferentes estados de alimentación) en *Pleurodema nebulosum*.
- Determinar la eficiencia digestiva de *Pleurodema nebulosum* bajo diferentes condiciones térmicas experimentales (aquellas que representan la media seleccionada por los grupos en diferentes estados de alimentación).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

El barreal de Matagusanos se encuentra ubicado a 40 Km al norte de la Ciudad de San Juan sobre la Ruta Nacional N° 40, (30.91147 S, 68.62875 W, altura: 931 m; Figura 1). El área de estudio pertenece a la Provincia Fitogeográfica del Monte, región con clima árido, con lluvias concentradas en verano, con un promedio anual de 89 mm (Cabrera, 1994).

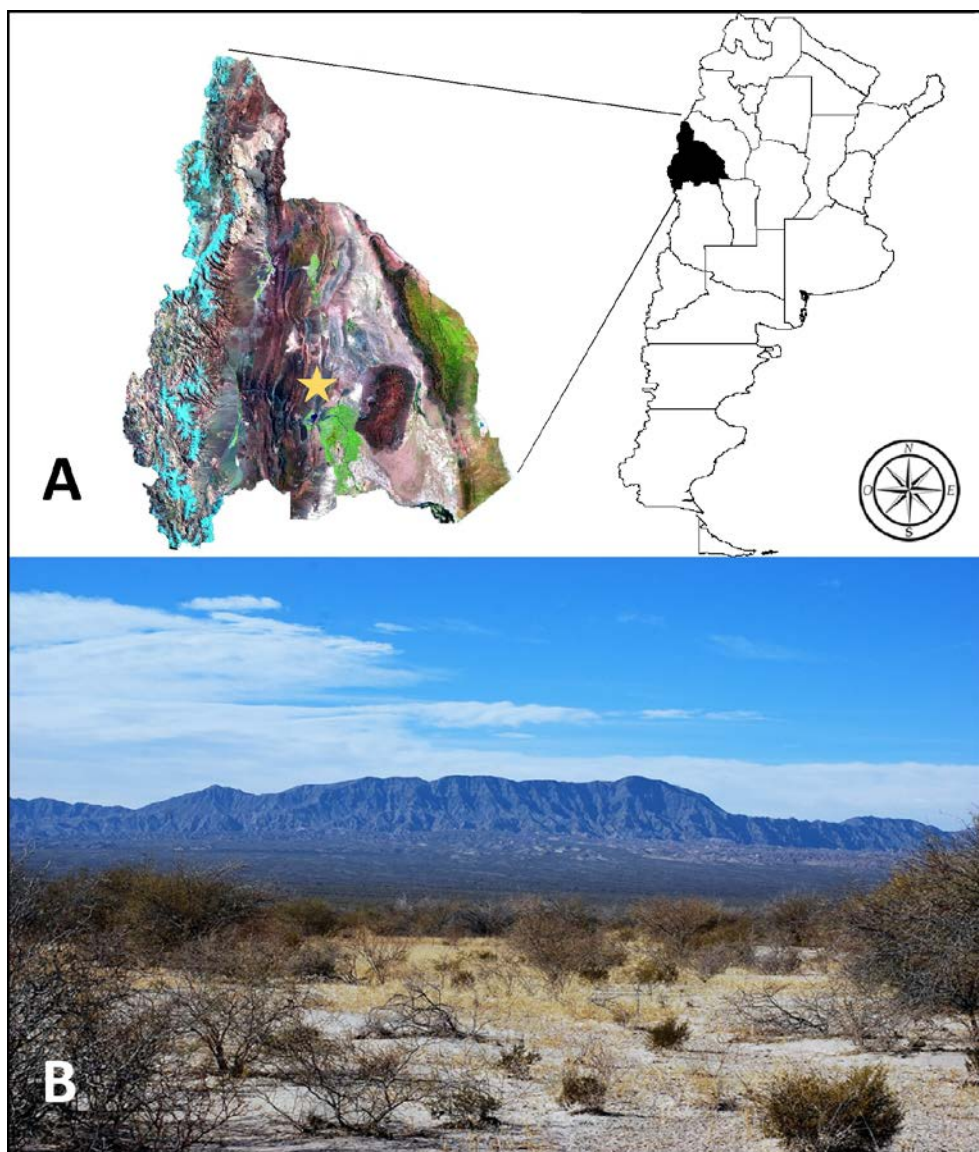


Figura 1: (A) La estrella indica la ubicación del área de estudio en la región central de la provincia de San Juan. B) detalle de la zona de muestreo, obsérvese que la región posee la fisionomía típica del desierto del Monte.

Especie de Estudio.

Las especies del género *Pleurodema* Tschudi, 1838, son ranas relativamente pequeñas, de cuerpos esféricos, que en su mayoría se encuentran en ambientes con marcada estacionalidad y secos. El género en la actualidad comprende 14 especies distribuidas desde Panamá hasta el sur de la Patagonia (Faivovich *et al.*, 2012). Dentro de este género, *P. nebulosum*, es un anfibio de 45mm de LHC, cabeza ancha, hocico truncado, ojos laterales y prominentes, vientre liso excepto la superficie inferior de los muslos. Dorso grisáceo con manchas grises redondeadas, vientre blanco (Figura 2). Habita en zonas áridas y del oeste del país (Gallardo, 1987), registrándose su presencia en las provincias de Catamarca, Córdoba, La pampa, La Rioja, Mendoza, Rio Negro, San Juan, San Luis, Tucumán, Salta y Neuquén (Vaira *et al.*, 2012). De hábitos excavadores y gran capacidad de rehidratación. En periodos secos permanecen inactivos, enterrados en espera de los pulsos de precipitación que les permita emerger (Gallardo, 1987). El periodo de actividad comienza durante las precipitaciones estivales (octubre – marzo) que producen aguas temporales. En estos charcos, la especie se reproduce produciendo nidos de espuma flotantes, estructuras que les permite depositar sus huevos en el interior (Gallardo, 1987; Sanabria, 2010). En cuanto a su estado de conservación se considera una especie no amenazada (Vaira *et al.*, 2012).



Figura 2: Ejemplar adulto de la especie *Pleurodema nebulosum* (Foto: Eduardo Sanabria).

Determinación de la temperatura selecta bajo diferentes condiciones de alimentación.

Se colectaron 30 ejemplares adultos (31,40 – 39,59; $\bar{x} = 35.70$), los cuales se trasladaron al laboratorio y fueron mantenidos en incubación durante 4 días a 21 ± 1 °C, bajo un fotoperiodo de 12:12 horas luz/oscuridad. Este periodo de incubación se realizó con el fin de que los individuos evacuaran todo aquel contenido intestinal que pudiera estar presente en el tracto de las ranas al momento de ser colectados. Luego de este periodo, las ranas se separaron en dos grupos de 15 individuos, categorizados como “ayunados” y “alimentados”. Los individuos del tratamiento “alimentados”, se alimentaron con gusanos de harina (*Tenebrio sp.*) con un equivalente al 10% de la masa corporal del ejemplar, aproximadamente un día antes de ser sometidos al gradiente térmico. Para aquellos individuos del experimento en estado de ayuno, se los sometió al gradiente térmico sin proporcionarles alimentos con anterioridad. Terminado el experimento los individuos de ambos tratamientos se trasladaron a un terrario donde se proporcionó comida *ad libitum* inmediatamente.

El gradiente térmico lineal que se utilizó fue generado en el suelo de un terrario de 180 cm de largo, 60 cm de ancho y 60 cm de alto, construido con una placa de aluminio como base, en la que inmediatamente por debajo, se disponen dos sistemas abiertos de tubos de metal en contacto directo. Estos sistemas de tubos tienen un recorrido que va desde uno de los extremos hasta la parte media del terrario, retornando nuevamente hacia el extremo de inicio del recorrido. Se utilizó una fuente de calor externa conectada a uno de los extremos del sistema de tubos. Esta fuente de calor consistió en un bombeo de agua caliente desde un contenedor utilizando una bomba eléctrica (ATMAN II, modelo AT-301, China). Dentro del contenedor, un calentador eléctrico (400W), conectado a un termostato digital (AG, modelo TC-120L, San Juan, Argentina), mantiene la temperatura a 50 ± 1 °C. El extremo frío del terrario se mantuvo mediante la circulación de agua fría usando un enfriador eléctrico (Thermo NESLAB RTE 7, Newington, NH). Para evitar la deshidratación de las ranas, la base de los terrarios se cubrió con un paño de algodón humedecido.

Por último, el terrario fue dividido en tres secciones longitudinales de 20 cm de ancho, con una altura de 15 cm para evitar interacciones entre los animales

vecinos (Light et al., 1966). Para determinar T_{sel}, los individuos se sometieron a un experimento de selección de temperaturas en el gradiente durante 590 minutos por cada individuo (9 horas). En cada ejemplar, se registró la temperatura dorsal cada treinta minutos con un termómetro infrarrojo (1326s TES, TES Electrical Electronic Corp., Taipei, Taiwán, $\pm 0,1$ °C), mediante el contacto directo del termómetro en el tegumento en la parte posterior del tronco del animal para evitar errores sistemáticos en la toma de datos.

Calibración de termómetro infrarrojo.

Debido al reducido tamaño de los ejemplares estudiados, la temperatura corporal se obtuvo mediante un termómetro infrarrojo (IR); por ello, se procedió a realizar la calibración del dispositivo para poder realizar la conversión de la temperatura dorsal a temperatura corporal interna (Anexo I). Se utilizaron 5 individuos, colocados en cuatro cámaras a diferentes temperaturas, durante un periodo de 20 minutos en cada una, registrando la temperatura dorsal mediante el uso de un termómetro IR (TES 1326s, TES Electrical Electronic Corp., Taipei, Taiwan, 70.1 1C) a 3mm del ejemplar y simultáneamente se determinó la temperatura cloacal con el uso de una termocupla K, la cual fue fijada al ejemplar con pegamento (La Gotita, Poxipol ®) para evitar la manipulación, conectada a un termómetro digital (TES 1312 TES Electrical Electronic Corp., Taipei, Taiwan, 70.1 1C). El intervalo de medición fue de 5 minutos.

Los registros de calibración fueron analizados mediante Regresión Lineal Simple y la ecuación correspondiente a la recta obtenida fue utilizada para la conversión de la temperatura dorsal a temperatura corporal interna.

Determinación de velocidad de pasaje intestinal.

Antes de la realización de este experimento los ejemplares se sometieron a un periodo de recuperación de una semana, en el cual se les proporcionó alimento y agua *ad libitum*. Terminado el tiempo de recuperación los animales se mantuvieron en ayuno durante 4 días, con el fin de aclarar el intestino, expulsando en lo posible, todo el contenido o material alimenticio remanente. Transcurrido este periodo de

preparación, los organismos fueron alimentados con larvas de *Tenebrio sp*, con un equivalente al 10% de la masa corporal del ejemplar. La larva de tenebrio se marcó con una cuenta de vidrio de color llamativo como marcador, la cual fue atada con una tanza fina al cuerpo. La ingesta de la larva marco el tiempo cero desde donde se comienza a medir el tiempo en horas del paso del alimento hasta su defecación.

Luego de la metodología de alimentación, las ranas se sometieron inmediatamente a dos temperaturas diferentes, definidas como el promedio de la temperatura corporal seleccionada por los individuos en ayuno ($\bar{x} = 20.0 \pm 1.0$ °C), y alimentados ($\bar{x} = 25.0 \pm 1.0$ °C). La incubación de los individuos se realizó de manera individual en contenedores de plásticos, con un paño húmedo para evitar la deshidratación.

Por último, se revisaron los recipientes cada 4 horas, hasta que se visualizó la presencia de fecas marcadas, las cuales se retiraron para ser examinadas y constatar la presencia del marcador. Luego de la determinación de la presencia del marcador, el animal fue trasladado a un terrario limpio y posteriormente devuelto a la incubadora con comida y agua *ad libitum*. El momento en que se descubren las primeras fecas marcadas se registrará como el tiempo de paso para la larva, siguiendo la metodología propuesta por Angilletta (2001).

Eficiencia digestiva

Se sometieron los 30 ejemplares, a modo de preparación, a un ayuno de 4 días a 25°C con el fin de eliminar el alimento contenido en el tracto digestivo. Posteriormente, los ejemplares se dividieron en dos grupos de 15 individuos, fueron alimentados con las larvas *Tenebrios sp*. (previamente marcadas) e inmediatamente incubados a dos temperaturas diferentes, de 20°C y 25°C respectivamente, simulando la selección térmica en las dos condiciones experimentales, de “ayuno” y “alimentado”. Las larvas que se utilizaron para alimentación fueron pesadas y seleccionadas de tal forma que tuvieran aproximadamente un 10% de la masa corporal de los ejemplares sometidos al experimento (el peso inicial del gusano en húmedo se definió como **P_{giH}**). El marcado de larvas se realizó utilizando cuentas de vidrio de color (un color diferente para cada grupo de incubación), la cual también fue pesada (definido como **P_{mo}**) y adosada al cuerpo de la larva con tanza. Los

ejemplares fueron incubados en forma separada en un contenedor de plástico, cuya base estaba cubierta por un papel aluminio con el fin de facilitar la recolección de la feca. Este papel fue previamente pesado (definido como **P al**) y perforado para permitir el pasaje del agua y así evitar la deshidratación del ejemplar. Realizada la deyección del alimento marcado, las fecas se colectaron junto con el papel aluminio, y se secaron hasta obtener un peso contante a una temperatura de 110°C (definido como **P ts**, peso total en seco)

La eficiencia digestiva se calculó mediante el protocolo modificado propuesto por Bedford y Christian (2000), en el que se utilizó el peso seco inicial de la presa ingerida y el peso seco final obtenido de la feca del animal. Esta valoración en anfibios permite estimar la capacidad de digestión y asimilación de los alimentos a diferentes temperaturas.

Se utilizó la siguiente ecuación para estimar la eficiencia digestiva:

$$\mathbf{P\ giS - P\ fS = ED}$$

P giS = peso seco inicial de la presa ingerida

P fS= peso de la feca seca

ED= eficiencia digestiva

Para obtener el peso seco inicial de la presa ingerida se realizó una calibración entre el peso de ítems alimentario en húmedo y el peso seco del mismo ítem alimentario (apartado de estimación de peso húmedo a peso seco de las larvas).

Para calcular el peso de las fecas en seco se utilizó la siguiente ecuación:

$$\mathbf{(P\ ts - P\ al) - P\ mo = P\ fS}$$

P ts= peso total en seco

P al= peso del papel aluminio

P mo= peso de la cuenta de vidrio

P fS= peso de la feca en seco

Estimación de peso húmedo a peso seco de las larvas

Para este experimento, se seleccionaron 20 larvas de *Tenebrio sp.* de diferentes tamaños que en primer lugar fueron pesadas individualmente mediante la utilización de una balanza de precisión, para obtener el peso húmedo del gusano definido como **P gH**. En segundo lugar, cada una de las larvas fueron contenidas en un sobre de papel, que con anterioridad fueron etiquetados y pesados en forma separada (**P so**), con el fin de facilitar la manipulación de las larvas para realizar el secado y luego de este. Cada sobre de papel con su contenido fue secado a una temperatura de 110°C en una estufa por aproximadamente 1 hora, hasta lograr un peso constante, y pesados con posterioridad de los cuales solo se pudieron pesar 19 sobres de las 20 iniciales. Este peso se definió como peso seco final del sobre (**P fso**).

Con estos datos se realizó la siguiente ecuación para determinar el peso seco de cada larva utilizada para el experimento:

$$P_{fso} - P_{so} = P_{gS}$$

P fso= peso final del sobre

P so= peso del sobre

P gS= peso del gusano en seco

Con estos resultados se realizó un análisis de regresión lineal simple obteniendo así la ecuación de la recta que fue utilizada para la conversión del peso del gusano en húmedo (**P gH**) a peso del gusano en seco (**P gS**) de las 20 larvas seleccionadas para este experimento (ver anexo II). Posteriormente, gracias a esta estimación, se realizó la conversión de peso del gusano ingerido en húmedo (**P giH**) a peso del gusano ingerido en seco (**P giS**).

Tratamiento de datos.

Todas las medidas de estadística descriptiva se representaron por la media $\pm$ error. Se realizó un análisis de Covarianza (ANCOVA) para la comparar los valores

de temperatura selecta entre tratamientos estudiados (ayuno y alimentado) utilizando como covariable el peso.

Para estimar diferencias en el tiempo de pasaje intestinal entre los diferentes tratamientos de temperatura (20 y 25 °C) se realizó ANOVA. Para evaluar la existencia de diferencias significativas se utilizó ANOVA con los valores de eficiencia estimada entre las ranas expuestas a diferentes temperaturas de incubación (20 y 25 °C).

Los análisis y gráficos se realizaron con el paquete estadístico Statistica 7.0.

En los casos donde se realizaron pruebas de ANOVA y ANCOVA, se corrieron pruebas de normalidad

RESULTADOS.

Relación entre la masa corporal de los ejemplares y su largo hocico cloaca.

Se encontró una asociación positiva entre el Peso y LHC de los individuos (Correlación de Spearman: $r = 0,8854$, $p < 0,00001$, $N: 21$, Figura 3)

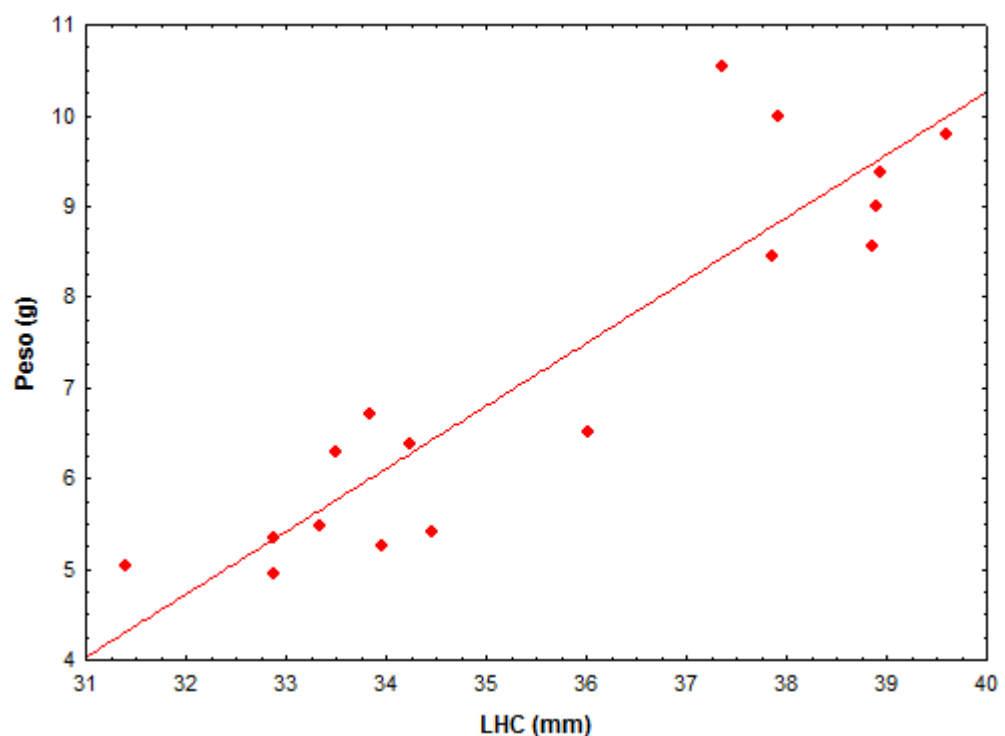


Figura 3: Asociación entre las variables que determinan las dimensiones de los animales estudiados (correlación entre el peso en gramos y la LHC en milímetro). Ambas variables son buenos predictores del tamaño corporal del animal.

Temperatura corporal selecta, entre los tratamientos estudiados (Alimentados y Ayunados).

Los resultados de los análisis arrojaron diferencias significativas entre los tratamientos estudiados. La temperatura corporal selecta fue diferente entre los grupos (ANCOVA, $F_{(1, 394)} = 4,05$, $p = 0,04$; covariable: peso corporal); siendo la temperatura media del grupo alimentados mayor, de $24,69 \pm 0,34^{\circ}\text{C}$, y menor del grupo en estado de ayunados, de $23,56 \pm 0,38^{\circ}\text{C}$ (figura 4).

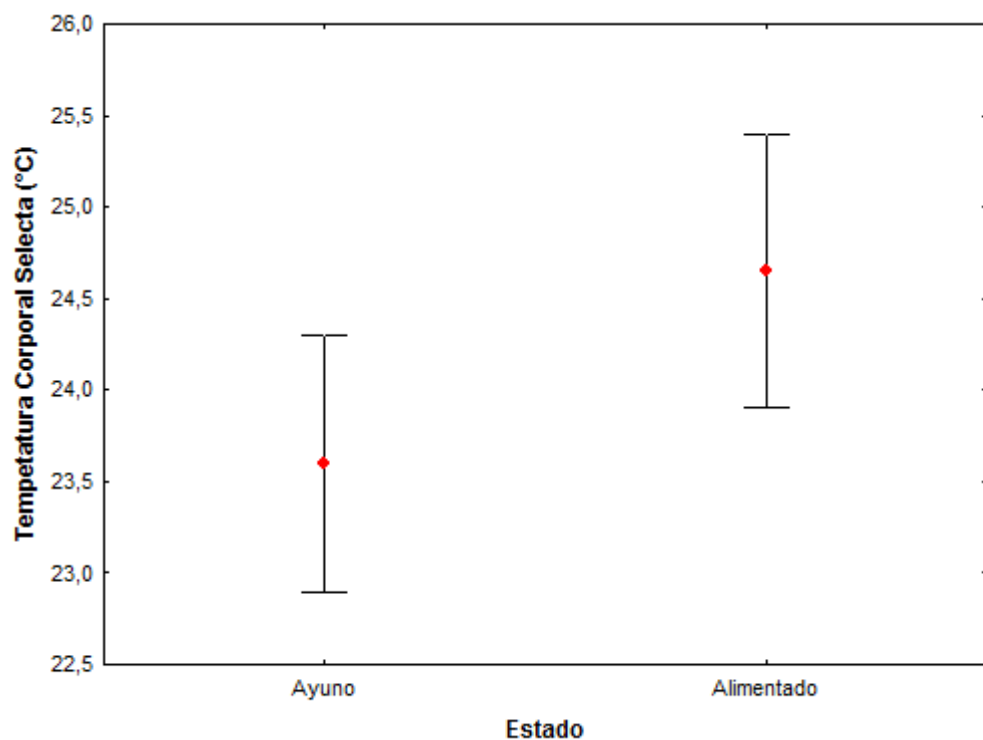


Figura 4: Variación de la temperatura corporal selecta de *P. nebulosum* bajo diferentes condiciones de alimentación (ayuno y alimentado).

Velocidad del Pasaje intestinal entre diferentes tratamientos de temperatura.

El pasaje intestinal fue diferente con la temperatura de incubación. Se obtuvo un tiempo menos prolongado en los animales expuestos a 25°C que los que estuvieron a 20°C (ANOVA, $F_{(1, 16)} = 6,8516$; $p = 0,01$; tabla 1). El pasaje fue en promedio de 3750 ± 296 min para aquellos animales incubados a 20°C y de 2700 ± 251 min para los expuestos a 25°C (figura 5).

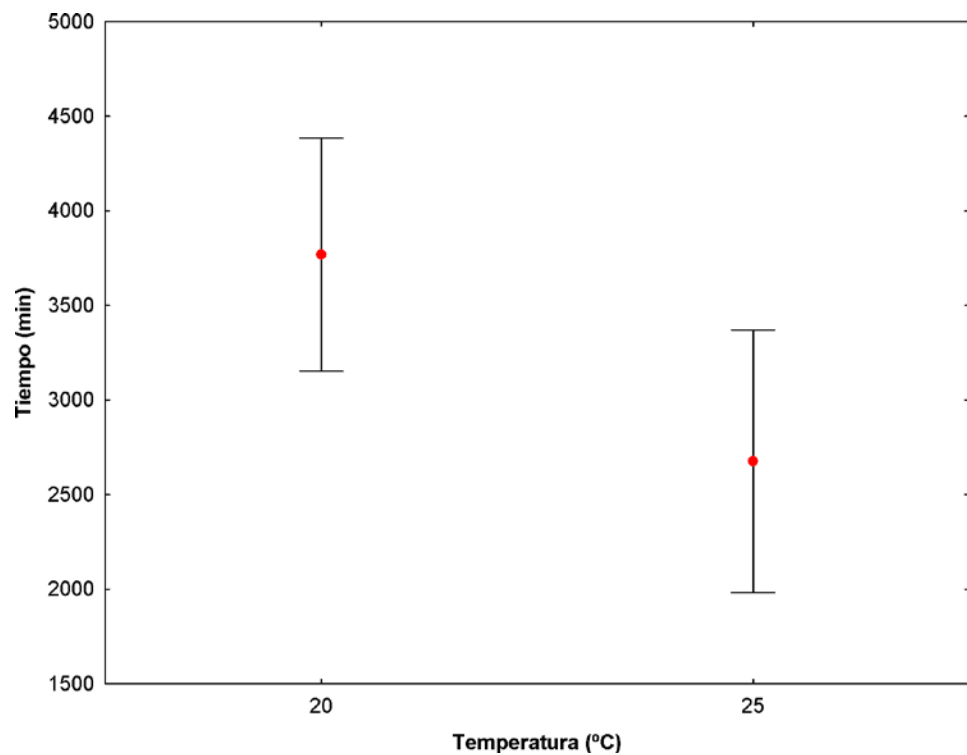


Figura 5: Variación del tiempo de pasaje intestinal de *P. nebulosum* en horas acumuladas bajo diferentes temperaturas de aclimatación 20 y 25°C.

Eficiencia digestiva de las ranas a dos temperaturas diferentes de incubación.

En cuanto a la absorción estimada, no se pudieron observar diferencias significativas entre los dos grupos expuestos a temperatura de incubación diferentes (ANOVA, $F_{(1, 27)} = 0,13950$, $p = 0,71$; covariable: masa corporal; tabla 1, Figura 6).

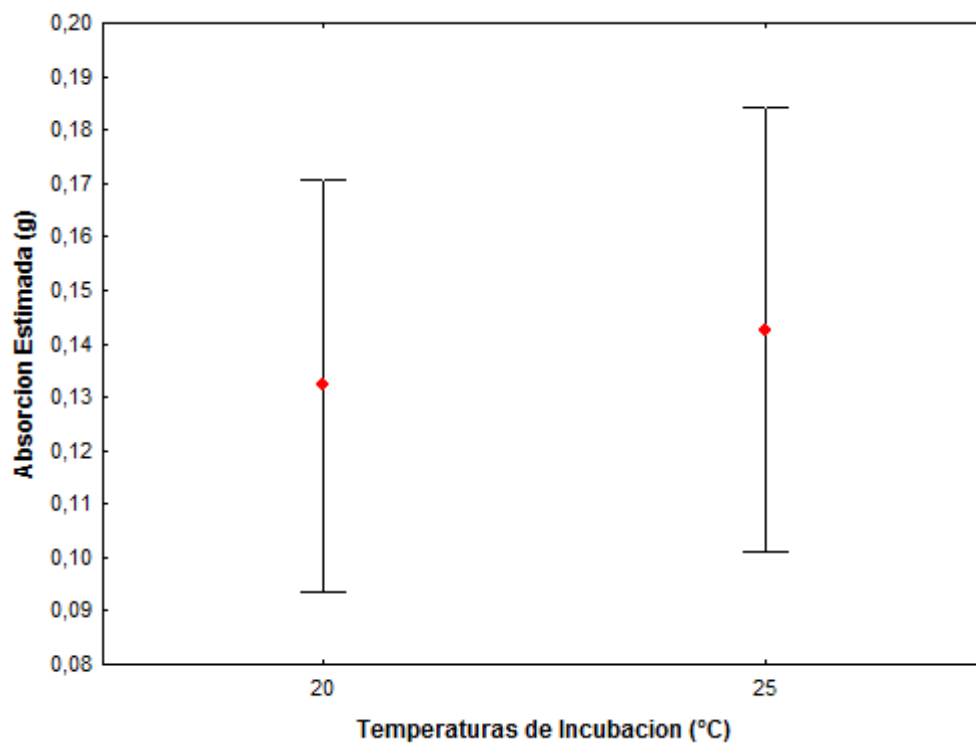


Figura 6: Variación de la absorción del alimento ingerido estimado en gramos, de los grupos expuestos de *P. nebulosum* a dos temperaturas de incubación de 20 y 25°C.

Tabla 1: Resumen de los parámetros digestivos fisiológicos (pasaje intestinal y absorción del alimento) entre las temperaturas experimentales en *Pleurodema nebulosum*. Parámetro digestivo con (*) representan diferencias significativas entre grupos experimentales.

Parámetro digestivo	Temperatura experimental	
	20°C	25°C
Pasaje intestinal (min)*	3750 ± 296	2700 ± 251
Absorción de alimento (g)	0,139 ± 0,01	0,134 ± 0,02

DISCUSION.

Temperatura corporal selecta bajo diferentes condiciones de alimentación (ayuno y alimentado).

La temperatura corporal selecta bajo diferentes condiciones de alimentación, mostro cambios en sus valores medios. Se observaron temperaturas selectas más altas en el grupo de ranas que fueron alimentadas. La temperatura corporal seleccionada (*T_{sel}*) es la temperatura corporal "objetivo" que debe alcanzar un animal en el campo (Labra *et al.*, 2008), debido a que temperaturas cercanas a las seleccionadas, los procesos fisiológicos como la digestión, el rendimiento de natación y la locomoción son optimizados (Wells, 2007). Las ventajas de este mecanismo serían el aumento de la tasa metabólica y de digestión, favoreciendo el crecimiento del organismo (Waldschmidt *et al.* 1987, Sinervo y Adolph 1989, 1994, Autumn y DeNardo 1995). El beneficio de mantener una temperatura óptima está restringido por los costos energéticos que el animal incurriría al seleccionar diferentes ambientes térmicos (Lillywhite *et al.*, 1973). Generalmente la termorregulación comportamental aumenta el riesgo de depredación y pérdida de oportunidades, ya que un animal que pasa mucho tiempo termorregulando pasa menos tiempo en otras actividades como la alimentación y reproducción (Zug *et al.*, 2001; Angilletta, 2009).

En otros grupos de animales como las serpientes se encontró que independientemente del tamaño de la comida y la frecuencia de alimentación, la fisiología digestiva está influenciada principalmente por la temperatura (Sievert *et al.*, 2005). Por lo tanto, muchas especies de serpientes aumentan la temperatura corporal después de alimentarse, presumiblemente, para mejorar la digestión al llevar la temperatura corporal cerca al óptimo térmico para la digestión, el tránsito y/o la eficiencia digestiva (Sievert y Andreadis, 1999; Wang *et al.*, 2003). Sin embargo, no todas las funciones digestivas de los reptiles tienen el mismo óptimo térmico y algunas parecen ser insensibles a la temperatura, al menos en ciertas especies (Dorcas *et al.*, 1997). El impacto de la alimentación en la termorregulación y el impacto de la temperatura corporal en la fisiología digestiva varían entre las especies de serpientes (Sievert *et al.*, 2005). Algunas especies elevan la temperatura corporal

al estar expuestos a gradiente térmico en respuesta a la alimentación, mientras que otras mantienen una temperatura corporal constante tanto antes como después de la alimentación (Blouin-Demers y Weatherhead, 2001; Brown y Weatherhead, 2000; Touzeau y Sievert, 1993; Tu y Hutchison, 1995). En este sentido, seleccionar microhábitats apropiados, las serpientes pueden controlar conductualmente sus tasas digestivas y de tránsito, y posiblemente el rendimiento energético de una comida (Toledo *et al.*, 2003). No obstante, no todas las especies de serpientes aumentan la temperatura corporal después de la alimentación (Sievert *et al.*, 2005). En general, las especies que mantienen altas temperaturas corporales, independientemente del tiempo transcurrido desde la alimentación, no muestran termofilia pos-prandial (Hammerson, 1979; Touzeau y Sievert, 1993).

Witters y Sievert (2001), encontraron resultados similares a los observados en este estudio, los individuos sin alimentar seleccionaron temperaturas más bajas que los individuos en estado de alimentados. Estos resultados fueron atribuidos a los hábitos nocturnos del anfibio y los refugios que utiliza esta especie. Estos autores sugieren que los animales nocturnos no pueden termorregular de manera eficiente debido a que no pueden tomar sol, pero hay muchos microhábitats con amortiguación térmica, que retienen el calor mucho después del atardecer. Según Pough *et al.* (2001) aquellos anfibios con hábitos nocturnos (como el caso de *P. nebulosum*) pueden mantener la temperatura corporal principalmente por conducción y convección y sus temperaturas corporales tienden a ser más bajas que anfibios diurnos. Los refugios nocturnos pueden proporcionar temperaturas más cálidas y humedad de los sitios expuestos por encima del suelo (Moore y Moore, 1980). Por lo tanto, durante la actividad y la inactividad los sapos pueden encontrar fácilmente lugares cálidos con temperaturas comparables a los elegidos por los sapos alimentados en su estudio. Aparte de acelerar la tasa de digestión, las temperaturas corporales elevada mejora la locomoción y, por lo tanto, la agilidad, el estado de alerta y la audición (Werner, 1972, Stevenson *et al.*, 1985, Xiang *et al.*, 1996). Todos estos son importantes para la adquisición de alimentos sin ser depredados. La capacidad de los anfibios para seleccionar temperaturas más bajas durante la inactividad es probablemente un mecanismo altamente adaptativo para conservar energía en lugar de una incapacidad para encontrar temperaturas cálidas (Hutchison

y Dupre, 1992). Los resultados de nuestro estudio coinciden con otros estudios, ya que se seleccionaron temperaturas elevadas en organismo que se encuentran en un estado alimentado. Estos resultados nos sugieren que *P. nebulosum* presentaría una respuesta termofílica pos-prandial. Sugiriendo que la alimentación tiene impacto en la termorregulación de esta especie, y que el grado de ingesta obtenido durante el momento de la alimentación sería una condición para la búsqueda de sitios térmicamente beneficiosos, siendo el caso de sitios con temperaturas menores a la selecta en caso de escasa ingesta y sitios con temperaturas cercanas a la temperatura selecta en el caso de ingestas abundantes.

Variación del Pasaje intestinal en relación a la temperatura de incubación.

Los resultados obtenidos sugieren que existe una disminución en el tiempo de retención de alimentos en aquellos individuos que fueron sometidos a temperaturas de incubación más elevadas en comparación con los sometidos a temperaturas más bajas. El tiempo de tránsito es una medida indirecta de la tasa digestiva, que incluye no solo el tiempo requerido para la digestión, sino también el tiempo de absorción de nutrientes y el tiempo necesario para mover el bolo a través del tracto digestivo (Dorcas *et al.*, 1997). Se podría decir también, que el efecto principal de temperatura corporal en la fisiología digestiva es maximizar la velocidad a la que los organismos pueden consumir y procesar alimentos (Steven *et al.* 1986). La relación entre la tasa de digestión y la temperatura del ambiente se ha examinado en muchos vertebrados poiquilotermos, entre los que se ha prestado una considerable atención a los peces (Skoczylas, 1969). Riddle (1909) como en nuestros resultados demostró, en el caso de la especie *Amia calva*, que la digestión tiene lugar más rápidamente a temperaturas de 23 a 30 °C, y que aproximadamente a 3 °C, las primeras huellas de este proceso pueden observarse solo después de 100-190 h. Asimismo, las observaciones hechas por Pegel y Popov (1937) de los procesos digestivos en *Leuciscus baicalensis* muestran de forma similar que a aproximadamente 0,5 °C la digestión dura aproximadamente 130 h; a 15 °C, 40 h; y a 25 °C, solo 15 hs. Por otro lado, se han presentado grandes diferencias interespecíficas en peces, ya que en trabajos realizados por Molnar y Tslg (1962 a,b) y Wangenstein *et al.* (1958), en todas las especies que examinaron (*Lucioperca lucioperca*, *Micropterus salmoides*,

Salmo irrideus y *Amiurus nebulosus*) digirieron sus alimentos a bajas temperaturas (2-5 °C). Así, las mayores diferencias intraespecíficas indudablemente pueden estar relacionadas a las condiciones de temperatura de los hábitats naturales a las que los peces están adaptados (Skoczylas, 1969).

Por otro lado, la tasa de tránsito dentro del grupo reptiles está influenciada en gran medida por la temperatura corporal (Sievert *et al.*, 2005). Greenwald y Kanter (1979) encontraron que individuos adultos de *Pantherophis guttatus* (serpientes del maíz), disminuyeron el tiempo de tránsito de 5,5 días a 20 °C a 3,1 días a 31 °C. Por otro lado, en un trabajo realizado por Sievert *et al.* (2005), encontraron que individuos juveniles de la misma especie de serpiente, seleccionaron temperaturas de sustrato cercanas a 23 °C en estado ayunado, aunque pudieron alimentarse y digerir a 22 °C, la digestión y el tránsito ocurrió tan lentamente que las serpientes con frecuencia rechazaron los alimentos. Además, en las temperaturas seleccionadas por individuos pos-prandiales, encontraron que a 32 °C la velocidad de tránsito fue significativamente más rápida que a 22 °C, y nunca rechazaron el ofrecimiento de alimentos. Según estos autores en serpientes jóvenes es más importante favorecer la alimentación de forma tal que el procesamiento sea el adecuado para favorecer el crecimiento, disminuyendo el tiempo que se encuentra retenido el alimento en el tracto digestivo, al elevar la temperatura corporal seleccionando temperaturas del entorno más elevadas. En otro trabajo realizado en *Uta stansburiana* (una especie de lagarto) por Steven *et al.* (1986), observaron también que el tiempo de paso de los alimentos y la tasa de consumo se vio significativamente influenciada por la temperatura corporal. En animales que se encontraban a 20°C, el tiempo de paso de los alimentos a través de tracto intestinal fue 10 veces más lento que a 32°C. Steven *et al.* (1986) sugieren que los lagartos con una temperatura corporal con la cual se maximice el tiempo de paso de los alimentos, se minimizarían el tiempo entre comidas. Minimizando el tiempo entre ingestas se maximizará la tasa de consumo de energía.

En anfibios, la relación entre la temperatura y la tasa de pasaje intestinal ha sido examinada, por Pegel (1939), Joly (1958) y Root (1961), observando resultados similares al de nuestro estudio. En *Rana esculenta*, la digestión gástrica termina después de aproximadamente 72 horas si es expuesta a una temperatura de 5 °C, y

se completa el proceso en 12 horas si son incubadas a 25 °C y finalmente 6 horas a 35 °C. En *Rana catesbeiana* alimentada con pequeñas ranas, a una temperatura de 2 °C, la digestión incipiente no se observó hasta después de 1 semana, mientras que a 26-28 °C la digestión casi se completó después de 24 horas. En *Triton helveticus* y *T. alpestris*, el estómago se vació después de 6 días a una temperatura de 3 °C, y les llevo de 3-5 días vaciar el tracto digestivo a 10 °C y 8 horas a 15 °C. La mayoría de estos estudios muestran resultados similares a nuestro trabajo, siendo similar el efecto de la temperatura sobre la tasa de pasaje intestinal en *P. nebulosum*. Es decir, el aumento en la temperatura ambiental conllevaría un aumento de la temperatura corporal de los organismos, con lo cual se aceleraría la tasa de digestión. Probablemente los organismos de nuestro estudio podrían utilizar esto como una estrategia para regular conductualmente la tasa de digestión, utilizando la heterogeneidad de temperatura ambiental.

Por otro lado, estudios realizados sobre flexibilidad digestiva en *Rana esculenta*, Naya y Bozinovic (2004), reportaron un marcado cambio en la actividad de la mucosa, con un descenso en el desarrollo de la mucosa digestiva de época de invierno y activación antes del final de la hibernación, proporcionando nuevas pruebas sobre el control de los cambios digestivos. Estos resultados coinciden con los observado por Gosling *et al.* (1982a, b) quienes analizaron la flexibilidad de la flora bacteriana del intestino grueso durante la hibernación en *R. pipens*. En este estudio se encontró una disminución en abundancia bacteriana, así como un cambio en la composición de la flora bacteriana (Gosling *et al.*, 1982a). Estos resultados sugieren que una disminución en la temperatura del medio ambiente, en lugar de la ausencia de alimentos, es el principal factor explicativo de los cambios observados (Gosling *et al.*, 1982b). Teniendo en cuenta estas conclusiones, se podría aseverar, aunque a una menor escala temporal y nivel fisiológico, que estos efectos podrían ocurrir en la población de *P. nebulosum* estudiada. En este sentido, podría existir una disminución de la actividad de la flora bacteriana intestinal de las ranas expuestas a temperaturas por debajo de su temperatura óptima para la digestión, lo cual conllevaría a un aumento en el tiempo de retención del alimento en el tracto digestivo, siendo una explicación a lo que se observó en nuestro estudio en el grupo expuesto a menor temperatura. En el caso de la población de *P. nebulosum* aquí estudiada, a nivel conductual esta observación podría sugerir que, en condiciones

naturales, la selección de temperaturas más elevadas con el fin de aumentar la temperatura corporal habiendo logrado la alimentación, podría constituir un compromiso entre el aprovechamiento del recurso trófico de manera más frecuente y el procesamiento del alimento de tal manera que ambos se maximicen. Es decir, que, al mover la comida por el tracto digestivo a un ritmo elevado, los organismos realizarían ingestas más frecuentemente con el fin de hacer más eficiente el consumo de energía, sin que esto implique pérdida de tiempo y de energía extra para realizar otras actividades.

Eficiencia digestiva.

Los resultados del presente estudio no detectaron diferencias significativas entre los grupos de animales expuestos a diferentes tratamientos de temperaturas. Harwood (1979), demostró la existencia de una respuesta de eficiencia digestiva a la temperatura, en *Selaporus occidentalis*, en donde los coeficientes digestivos aumentaron de 83% a 91% entre las temperaturas corporales de 26,2 y 33,4 °C respectivamente. Por otro lado, desde otra perspectiva, asociado a una disminución en la eficiencia digestiva, Harwood, (1979), demostró la existencia de un incremento en la producción de materia fecal e incremento en el valor calórico específico de esta masa, en *Selaporus occidentalis*. Según este estudio, estos resultados podrían reflejar cambios en la tasa de defecación, las masas fecales individuales promedio o alguna combinación de ambos. En este estudio hubo una disminución de la eficiencia digestiva a temperaturas cercanas a las extremas, pero hubo un aumento de la masa fecal promedio reflejo de un aumento de la masa fecal individual. Estos autores sugieren que cualquier mecanismo que aumente el rendimiento calórico fecal total en relación con el aporte calórico en las comidas, necesariamente dará como resultado una eficiencia reducida y que la producción calórica es un producto de la masa fecal y su valor calórico. Además, sugieren que la explicación más probable para el cambio observado en el coeficiente de digestión con la temperatura según estos autores, es que podría haber una sensibilidad térmica por parte del sistema enzimático de los organismos (Harwood, 1979). La actividad enzimática máxima *in vitro*, se asocia característicamente con una temperatura y un pH óptimos. Aunque la evidencia experimental es escasa Harwood, (1979) propone la hipótesis

de que es posible que in vivo la actividad de una concentración dada de enzimas digestivas decrece a medida que la temperatura aumenta por encima de un cierto nivel óptimo. Similar a lo mencionado respecto a la eficiencia digestiva, Steven *et al.* (1986) demostraron que el coeficiente digestivo de *Whiptail occidentales* y *C. tigris*, aumentó entre 89% y 94% a temperaturas corporales de 25 y 38 ° C; mientras que los coeficientes digestivos en el lagarto cocodrilo del sur, *Gerrhonotus multicarinatus*, aumentaron de 92% a 94% a temperaturas corporales de 18 y 30 °C. Estos autores sugieran que los resultados obtenidos indicarían una clara dependencia de la eficiencia digestiva, en estos organismos en estudio, en función al aumento del rango de temperatura. Según Dorcas *et al.* (1997), se debe considerar que no todas las funciones digestivas, al menos en reptiles, tienen el mismo óptimo térmico y algunas parecen ser insensibles a la temperatura. Por ejemplo, la eficiencia digestiva está influenciada por la temperatura en algunas especies de squamata (Hailey y Davies, 1987), pero no en otras (Bedford y Christian, 2000; McKinon y Alexander, 1999). También en serpientes se encontró que la eficiencia digestiva solo aumenta una pequeña cantidad con la temperatura, si esta aumenta (Hailey y Davies, 1987; Greenwald y Kanter, 1979), y que la tasa de tránsito está más influenciada por la temperatura corporal (Hailey y Davies, 1987). Con lo cual es poco probable que la eficiencia digestiva sea un factor importante para provocar la termófila pos-prandial (Wang *et al.*, 2003).

Por otra parte, Angilletta (2001) comparo dos poblaciones de *Sceloporus undulatus* de Estados Unidos. Las lagartijas de valles, en las poblaciones del sur crecen más rápido y producen más crías por año que las de las poblaciones del norte. Asocio el crecimiento relativamente rápido de las lagartijas sur con una actividad diaria más prolongada (por una mantención más estable de la temperatura corporal) pudiendo así mejorar el rendimiento digestivo y amplificar aún más las diferencias en el crecimiento entre las poblaciones. La hormona del crecimiento aumenta la masa intestinal y la capacidad de absorción en vertebrados (Stevens *et al.*, 1999, Stevens y Devlin 2000), por lo que el crecimiento rápido debe asociarse con una eficiencia digestiva relativamente alta (Angilletta, 2001). El crecimiento lento se asociaría con niveles más bajos de hormona de crecimiento; por lo tanto, uno podría esperar que el desempeño digestivo de los lagartos norte sea relativamente pobre. En sus resultados se muestra que las lagartijas del sur tuvieron valores de eficiencia

digestiva más altos que las del norte, por lo que la hipótesis del tipo de crecimiento correlacionado con la eficiencia digestiva se afirmaría en este estudio para estas poblaciones según Angilletta, (2001). Lo que se esperaba en nuestro estudio era poder tomar una medida para estimar la eficiencia digestiva a través de la masa fecal de los grupos expuestos a diferentes temperaturas. Teniendo en cuenta que un aumento de esta masa supondría menos absorción de nutrientes del alimento digerido y viceversa. Aunque no detectamos efectos de la temperatura sobre la eficiencia digestiva, la masa de material fecal indica un aumento a temperaturas cercanas a las selectas por los individuos de nuestro trabajo, sugiriendo que la tasa de defecación si se vio influenciada de forma positiva. Teniendo en cuenta lo observado, podría decirse que este aumento se debe, más que nada, a la disminución del tiempo de retención de los alimentos a temperaturas cercanas a la selecta por los organismos del tratamiento alimentado. Con lo cual se podría afirmar que, al menos en esta población, la eficiencia digestiva no tiene el mismo óptimo térmico que otras funciones digestivas como el pasaje intestinal. La población de *Pleurodema nebulosum* se caracteriza por un crecimiento explosivo en épocas del año donde las lluvias son abundantes. Por ende, se podría suponer que la hipótesis que correlaciona el tipo de crecimiento y la eficiencia digestiva es aplicable a la especie en estudio; y que su eficiencia digestiva debería ser alta para así poder abastecer de manera eficiente los requerimientos energéticos necesarios no solo para el crecimiento sino también para realizar otro tipo de actividades como reproducción, busca de refugio, etc. Pero esto no se correlaciona con lo obtenido en nuestro trabajo, pudiéndose deber, para el caso de la población en estudio de este trabajo, que la eficiencia digestiva de *P. nebulosum*, no se ve influenciada por la temperatura manteniéndose constante a un amplio rango de temperaturas. Este tipo de estrategia sería beneficioso para una especie adaptada al desierto y de comportamiento explosivo, debido a que el alimento podría ser digerido en un rango más amplio de temperaturas, maximizando así la obtención de energía requerida.

CONCLUSIONES

Considerando el impacto de la alimentación en la termorregulación, y el impacto de la temperatura corporal en la fisiología digestiva es evidente que *Pleurodema nebulosum* ha demostrado exhibir:

- Una marcada variación en la selección de temperaturas (termófila posprandial) en respuesta a la alimentación.
- Una selección térmica de temperaturas con temperaturas más elevadas en el grupo alimentado que, presumiblemente contribuirían al rendimiento de las funciones digestivas.

En nuestro estudio se pudo comprobar un aumento de la tasa de pasaje intestinal con el aumento de la temperatura a las cuales fueron incubados los sapos para el experimento:

- Al mover las comidas a través del tracto digestivo a un ritmo máximo, el organismo puede realizar ingestas más frecuentemente maximizando de esta forma el consumo de energía.
- No se puede aseverar que la tasa digestiva puede ser menos importante que la tasa de tránsito durante la época del año térmicamente más favorable para permitir las tasas máximas de cualquiera de las funciones digestivas.
- Se propone a futuro profundizar en estudios, donde se pueda analizar la relación entre la tasa de pasaje intestinal, la composición y actividad de la flora intestinal y la actividad enzimática en *P. nebulosum*.

En cuanto a la eficiencia digestiva no se observaron diferencias significativas entre los grupos expuestos a diferentes temperaturas:

- No se logró determinar si la eficiencia digestiva se ve influenciada con por el aumento o disminución de la temperatura corporal; y si esta podía tener correlación con la tasa de pasaje intestinal en esta especie.
- Se observa una leve tendencia a un aumento de la masa del material fecal con el aumento de la temperatura.

- Se proponer hipótesis de que *P. Nebulosum* se comporta como un generalista en cuanto a la absorción de nutrientes, manteniéndose constante a un amplio rango de temperaturas.

BIBLIOGRAFÍA.

Angilletta M. J. 2001. Thermal and physiological constraints on energy assimilation in a widespread lizard (*Sceloporus undulatus*). *Ecology* 82, 3044– 3056.

Angilletta M. J. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.

Atkinson D. (1994) Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.* 25, 1-58.

Autumn K., DeNardo D. F. 1995. Behavioural thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *J. Herpetol.* 29: 157/162.

Avery R. A. 1982. Field studies of body temperatures and thermoregulation. Pages 93-166 in C. Gans and F. H. Pough, editors. *Biology of the Reptilia*. Volume 12. Academic Press, New York, USA.

Avery R. A., Bedford J. D., Newcombe C. P. 1982. The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11, 261–267.

Ayers, D. Y., Shine, R., 1997. Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology* 11: 342-347.

Bartholomew G. A. 1982. Physiological control of body temperature. Pp. 167-211. En: C. Gans and F.H. Pough (Eds). *Biology of the Reptilia*. Volume 12. Academic Press, New York, USA.

Bashey F., Dunham A. 1997. Elevational variation in the thermal constraints on and microhabitat preferences of the greater earless lizard *Cophosaurus texanus*. *Copeia* 1997:725-737.

Beaupre S., Dunham A., Overall K. L. 1993. The effects of consumption rate and temperature on apparent digestibility coefficient and passage time in canyon lizards (*Sceloporus merriami*) from two populations. *Functional Ecology* 7: 273-280.

Cabrera A.L. 1994. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería, tomo ii,

Benedict F. G. 1932. The physiology of large reptiles. Carnegie Inst. Wash., Publ. No.425.

Blouin-Demers G., Weatherhead, P. 2001. An experimental test of the link between foraging, habitat selection and thermoregulation in black rat snakes *Elaphe obsoleta obsoleta*. J. Anim. Ecol. 70, 1006–1013.

Brattstrom B. 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. Ecology 44:238–255.

Brown G., Weatherhead, P. 2000. Thermal ecology and sexual size dimorphism in northern water snakes, *Nerodia sipedon*. Ecol. Monogr. 70, 311–330

Casey T. 1981. Behavioral mechanisms of thermoregulation. 79-114 in B. Heinrich, editor. Insect thermoregulation. John Wiley, New York, USA.

Choi I., Shim J., Lee Y., Ricklefs R. 2000. Scaling of jumping performance in anuran amphibians. J. Herpetol. 34,222–227.

Cooper W. 2000. Effect of temperature on escape behaviour by an ectothermic vertebrate, the keeled earless lizard (*Holbrookia propinqua*). Behaviour 137, 1299–1315.

Cramp R., Franklin C. 2005. Arousal and re-feeding rapidly restores digestive tract morphology following aestivation in green-striped burrowing frogs. Comparative biochemistry and physiology, part A 142, 451–460.

De La Ossa J., Vogt R., Schneider L., De La Ossa A. 2009. Influencia de la temperatura en el comportamiento alimentario de *Peltocephalus dumerilianus* (Testudines, Podocnemidae). Revista MVZ Córdoba, Vol. 14, Núm. 1, enero-abril, pp. 1587-1593.

Derting T., Bogue B. 1993. Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). Journal of Mammalogy 74: 59-68.

Diaz J., Cabezas-Diaz S. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. Functional Ecology 18, 867–875.

Difenbach C. O. DA C. 1975b. Gastric function in *Caiman crocodilus*. Effects of temperatura on pH and proteolysis. Comp. Biochem. Physiol. 51A, 267-274.

Difenbach C. O. DA C. 1975c. Thermal preferences and thermoregulation in *Caiman crocodilus*. Copeia 530 540.

- Dorcas M., Peterson C., Flint M. 1997. The thermal biology of digestion in rubber boas (*Charina bottae*): physiology, behavior, and environmental constraints. *Physiol. Zool.* 70, 292–300.
- Faivovich J., Ferraro D., Basso N., Haddad C., Rodriguez M., Wheeler W., Lavilla E. 2012. A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. *Cladistics* 1: 1– 23.
- Freed A. 1980. An adaptive advantage of basking behavior in an anuran amphibian. *Physiol. Zool.* 53, 433–444.
- Gallardo J. 1987. Anfibios argentinos, guía para su identificación. 1ra. Edición. Biblioteca Mosaico. Librería agropecuaria S.A., Buenos Aires
- Gosling J., Loesche W., Nace G., 1982a. Large intestine bacterial flora of nonhibernating and hibernating leopard frogs (*Rana pipens*). *Appl Environ Microbiol* 44: 59-66.
- Gosling J., Loesche W., Nace G., 1982b. Response of intestinal flora of laboratory-reared leopard frogs (*Rana pipens*) to cold and fasting. *Appl Environ Microbiol* 44: 67-71.
- Grant B. W., Dunham A. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69:167-176.
- Grant B., Dunham A. 1988. Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69:167-176.
- Green D., Millar J. 1987. Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2159-2162.
- Greenwald O. 1974. Thermal dependence of striking and prey capture by gopher snakes. *Copeia* 1974:141-148.
- Greenwald O., Kanter M. 1979. Effects of temperature and behavioral thermoregulation on digestive efficiency and rate in corn snakes (*Elaphe-Guttata- Guttata*). *Physiological Zoology* 52, 398–408.
- Gross J., Wang Z., Wunder B. 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. *Journal of Mammalogy* 66: 661-667.

- Hailey A., Davies P., 1987. Digestion, specific Dynamic action, and ecological energetics of *Natrix maura*. *Herpetol. J.* 1, 159–166.
- Hammerson, G. 1979. Thermal ecology of the striped race, *Masticophis lateralis*. *Herpetologica* 35, 267–273.
- Hammond K., Szewczak J., Kro´ I. 2001. Effects of altitude and temperature on organ phenotypic plasticity along an altitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology*. 204, 1991–2000.
- Harwood R. 1979. The effect of temperature on the digestive efficiency of three species of lizards, *Cnemidophorus tigris*, *Ge" honotus multicarinatus* and *Sceloporuaccidentalis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A:4 17- 433.
- Huey R., Stevenson R., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: discussion of approaches. *American Zoologist* 19, 357–366.
- Huey R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pages 25-74 in C. Gans and F. H. Pough, editors. *Biology of the Reptilia*. Volume 12. Academic Press, New York, USA.
- Huey R., Peterson C., Arnold S., Porter W. 1989. Hot rocks and not- so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70, 931–944.
- Huey R, Bennett A. Stress. 1990. *Proteins in Biology and Medicine: Physiological Adjustments to Fluctuating Thermal Environments an Ecological and Evolutionary Perspective*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.; 37-42.
- Hutchison, V., Dupre´ K. 1992. Thermoregulation. Pp. 206–249. En: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, IL in the desert iguana. *Physiological Zoology* 58, 329–339.,.
- Jaeger R., Garbor C. 1993. Postprandial thermophily in rough green snakes (*Opheodrys aestivus*). *Copeia* 1993 (4): 1174-1776.
- Joly J. 1958. Influence des basses temperatures sur cycle alimentaire de *Guelques tritons* Français. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 83, 128-131.
- Kleiber, M. 1961. *The fire of life: An introduction to animal energetics*. John Wiley, New York, New York, USA.
- Konarzewski M., Diamond J. 1994. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. *Physiological Zoology* 67: 1186-1212.

Labra A., Vidal M., Solis R., Penna M. 2008. Ecofisiología de anfibios y reptiles. In: Vidal y Labra editors. Herpetologia de Chile. Chile: Ediciones Science Verlag. p 483–516.

Leiber, M. 1961. The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetics. Wiley New York.

Licht P. 1964. The temperature dependence of *Mg*sinadenosine-triphosphatase and *Alkaline phosphatase* in lizards. *Comp. Biochem. Physiol* 12, 331–340.

Lillywhite B., Licht P., Chelgren P. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology* 54, 375–383.

Lillywhite B. 1970. Behavioral temperatura regulation in the Bull frog *Rana catesbeiana*. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A, 213–227.

Lillywhite B., Licht P., Chelgren P. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology* 54, 375–383.

Lopez-Calleja M., Bozinovic F., Martínez del Río, C. 1997. Effects of sugar concentration on hummingbird feeding and energy use. *Comparative and Biochemical Physiology* 118A: 1291–1299.

Lutterschmidt W., Reinert H., 1990. The effect of ingested transmitters upon the temperature preference of the northern water snake, *Nerodia s. sipedon*. *Herpetologica* 46, 39–42.

Marcellini D. , Peters A. 1982. Preliminary observations on endogenous heat production after feeding in *Python molurus*. *Journal of Herpetology*. 16, 92–95.

Marvin G. 2003. Acuatic and terrestrial locomotor performance in aseamiaquatic plethodontid Salamander (*Pseudotriton ruber*): Influence of acuatic temperature, thermal acclimatation and body size. *Copeia* 2003, 704–713.

McWilliams S., Karasov W. 2001. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. *Comparative Biochemistry and Physiology*, A 128, 579–593.

Molnar G., Tslg I. .1962b. Experiments concerning gastric digestion of pike, *Lucioperca lucioperca* L. in relation to water temperature. Acta biol. hung. 13, 231-239.

Molnar G., Tslg I. 1962a. Relation between water temperature and gastric digestion of largemouth bass, *Micropterus salmoides* Lacepede. J. Fish. Res. Bd Can. 19, 1005-1012.

Moore R., Moore B. 1980. Observations on the body temperature and activity in the red spotted toad, *Bufo punctatus*. Copeia 1980, 362–363.

Navas C., Gomes F., Carvalho, J. 2008. Review: thermal relationship and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. Comp. Biochem. Physiol. 151, 344–362.

Naya D., Bozinovic F. 2004. Digestive phenotypic flexibility in post metamorphic amphibians: studies on a model organism. Biol. Res. 37, 365–370.

Naya D., Farfán G., Sabat P., Méndez M., Bozinovic F. 2005. Digestive morphology and enzyme activity in the Andean toad *Bufo spinulosus*: hard-wired or flexible physiology? Comparative Biochemistry and Physiology A 140: 165-170.

Pegel W., PoPov F. 1937. Wlijanije temperatury na pistchevarenije cholodnokrovnykh zivotnykh. Trud biol. Nauchno-issled. Inst. tomsk, gos. Univ. 4, 59-79.

Pegel W. 1939. Motornaja funkciya pistchevaritelnoj sistemy ryb v usloviyakh razlitschnoj temperatury sredy. Trudy biol. Nauchno-issled. Inst. tomsk, gos. Univ. 6, 51-67.

Peterson C., Gibson A., Dorcas M. 1993. Snake thermal ecology: the causes and consequences of body-temperature variation. 241-314 in R.A. Seigel and J.T. Collins eds. Snakes: ecology and behavior. McGraw-Hill, New York, USA.

Piersma T., Drent J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. Trends Ecol. Evol. 18, 228–233.

Piersma T., Lindstrom A. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. Trends Ecol. Evol. 12, 134–138.

Porter W., Mitchell J. Beckman W., DeWitt C.. 1973. Behavioral implications of mechanistic ecology. Oecologia 13:1-54.

- Pough F, Andrews R, Cadle E, Crump M, Zavitzky A, Wells R. 2001. Herpetology, Second Edition. USA: Prentice-Hall Inc.
- Pough F., 1983. Amphibians and reptiles as low-energy systems. In: Aspey W.P., Lustick, S.I. (Eds.), Behavioral Energetics. The Cost of Survival in Vertebrates. Ohio State University Press, Columbus, OH.
- Pough F., Heiser J., McFarland W. 1999. A vida dos vertebrados. 2a ed. Atheneu Editora, São Paulo, SP. Título Original: Vertebrate life, 798 p.
- Pxytycz B., Jozkowicz A. 1994. Differential effects of temperature on macrophages of ectothermic vertebrates. Journal of Leukocyte Biology 56, 729–731.
- Regal P. 1966. Thermophilic response following feeding in certain reptiles. Copeia 1966 (3): 588-590.
- Riddle O. 1909. The rate of digestion in cold-blooded vertebrates--The influence of season and temperature. Am. J. Physiol. 24, 447-458.
- Root H. 1961. Gastric digestion with hypothermia: observations and applications. Thesis, University of Minnesota, 1-154.
- Sabat P., Bozinovic F. 2000. Digestive plasticity and the cost of acclimation to dietary chemistry in the omnivorous leaf-eared mouse *Phyllotis darwini*. Journal of Comparative Physiology B 170: 411-417.
- Sabat P., Bozinovic F., Zambrano F. 1995. Role of dietary substrates on intestinal disaccharidases, digestibility and energetics in the insectivorous mouse-opossum (*Thylamys elegans*). Journal of Mammalogy 76: 603-611.
- Sanabria E, Quiroga L, Acosta J. 2006. *Pleurodema nebulosa*. Body temperature. Natural History note, Herpetol Rev 37:207.
- Sanabria E, Quiroga L, Martino A. 2011. Seasonal changes in the thermoregulatory strategies of *Rhinella arenarum* in the Monte desert, Argentina. J Therm Biol 36:23–28.
- Sanabria E., Quiroga L., González E., Moreno D., Cataldo A. 2013 Thermal parameters and locomotor performance in juvenile of *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) from the Monte Desert. Journal of Thermal Biology vol. 38 390–395
- Sanabria E., Quiroga L. 2010. Herpetofauna del Parque Provincial Presidente Sarmiento, San Juan, Argentina. Cuadernos de Herpetología, 24 (1) 57–61.

Sanabria E. Quiroga L., Acosta J, 2005. Termorregulación de adultos de *Bufo arenarum* (ANURA: Bufonidae) en diferentes microhábitat en los humedales de Zonda, San Juan, Argentina. Rev. Esp. Herpetol. 19, 127–132.

Schultz T. 1998. The utilization of patchy thermal microhabitats by the ectothermic insect predator, *Cicindela sexguttata*. Ecological Entomology 23, 444–450.

Secor S. 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. Comparative Biochemistry and Physiology 128A: 565-577.

Sievert L., Jones D., Marcia W. 2005. Postprandial thermophily, transit rate, and digestive efficiency of juvenile cornsnakes, *Pantherophis guttatus* Puckett Journal of Thermal Biology 30, 354–359

Sievert L., Andreadis P., 1999. Specific dynamic action and postprandial thermophily in juvenile northern water snakes, *Nerodia sipedon*. J. Therm. Biol. 24, 51–55.

Sinervo B., Adolph S. 1994. Growth plasticity and thermal opportunity in Sceloporus lizard. Ecology 75: 776-790.

Sinervo B., Adolph S. C. 1989. Thermal sensitivity of growth rate in hatchling Sceloporus lizards: environmental, behavioral and genetic aspect. Oecologia 78: 411-419.

Skoczylas R. 1969. Preliminary observations on gastric temperature in the grass snake *Natrix natrix* (L.). Zoologica Pol. 19, 525-544.

Slip D., Shine, R. 1988a. Feeding habits of the diamond python, *Morelia s. spilota*: ambush predation by a boid snake. Journal of Herpetology, v. 22, n.3, 323-330.

Slip D., Shine R. 1988b. Thermophilic response to feeding of the diamond python, *Morelia s. spilota* (Serpentes: Boidae). Comparative Biochemistry and Physiology Part A, v. 89, n.4, 645-650.

Spotila J., Lomrnen P., Bakken G., Gales D. 1973. A mathematical model for body temperatures of large reptiles: Implications for dinosaur ecology. Am Nat; 107:391-404.

Starck M. 1999. Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates implications for evolutionary morphology. Zool. Anz. 238, 87– 101.

Stebbins R., Cohen N., 1995. A Natural History of Amphibians. Princenton University Press, USA

Steven R., Steven M., Warren P. 1986. The Effect of Body Temperature and Feeding Regime on Activity, Passage Time, and Digestive Coefficient in the Lizard *Uta stansburiana*. Physiological Zoology, Vol. 59, No. 3, pp. 376-383.

Stevenson R., Peterson C., Tsuji J. 1985. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. Physiological Zoology 58:46-57.

Tattersall G., Milsom W, Abe A., Brito S., Andrade D. 2004. The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. Journal of Experimental Biology, 207:579-585. doi: 10.1242/jeb.00790.

Toledo L., Abe A., Andrade D. 2003. Temperature and meal mass effects on the post-prandial metabolism and energetics in a Boid Snake. Physiological and Biochemical Zoology, 76(2): 240–246.

Toloza E., Lam M., Diamond J. 1991. Nutrient extraction by cold-exposed mice: a test of digestive safety margins. American Journal of Physiology 261: G608-620.

Touzeau T., Sievert L. 1993. Postprandial thermophily in rough green snakes (*Opheodrys aestivus*). Copeia, 1174–1176.

Tracy C., Christian K., O'Connor M.P. 1993. Behavioral thermoregulation by *Bufo americanus*: The importance of the hydric environment. Herpetologica 49, 375–382.

Tracy C., Christian K., Tracy C. 2010. Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. Ecology 91:1477–1484.

Tu M., Hutchison V. 1995. Lack of postprandial thermophily in diamondback water snakes, *Nerodia rhombifera*. Comp. Biochem. Physiol. A 110, 21–25.

Tu M., Hutchison V., 1995. Thermoregulatory behavior is not influenced by sex or ecdysis in the diamondback water snake, *Nerodia rhombifera*. J. Herpetol. 29, 146–148.

Vaira M., Akmentins M., Attademo M., Baldo D., Barrasso D., Barrionuevo S., Basso N., Blotto B., Cairo S., Cajade R., Céspedes J., Corbalán V., Chilote P., Duré M., Falcione C., Ferraro D., Gutierrez F.R., Ingaramo M., Junges C., Lajmanovich R.,

Lescano J., Marangoni F., Martinazzo L., Marti R., Moreno L., Natale G., Pérez Iglesias J., Peltzer P., Quiroga L., Rosset S., Sanabria E., Sanchez L., Schaefer E., Úbeda C., Zaracho V. 2012. Categorización del Estado de Conservación de los Anfibios de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26 (Supl. 1) 131–159.

Van Damme, R., Bauwens D., Verheyen R.F. 1991. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. Functional Ecology 5:507-517.

Van Damme R., Bauwens D., Verheyen R. 1991. The thermal dependence of feeding behaviour, food consumption and gut-passage time in the lizard *Lacerta vivipara* Jacquin. Functional Ecology 5:507-517.

Van Mierop L., Barnard M. 1978. Further observations on thermoregulation in the brooding female *Python molurus bivittatus* (Serpentes: Boidae). Copeia, 1978: 615-621.

Viscor G., Torrella, J., Fouces V., Pagés T., 2003. Hemorheology and oxygen transport in vertebrates. A role in thermoregulation? J.Physiol.Biochem. 59,277–286.

Waldschmidt S., Jones S., Porter W. 1986. The effect of body temperature and feeding regime on activity, passage time, and digestive coefficient in the lizard *Uta Stansburiana*. Physiological Zoology 59, 376–383.

Wall M., Shine R. 2008. Post-feeding thermophily in lizards (*Lialis burtonis*, Pygopodidae): laboratory studies can provide misleading results. J. Therm. Biol. 33,274–279.

Wang T., Zaar M., Arvedsen S., Vedel C., Overgard J. 2003. Effects of temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*. Comparative Biochemistry and Physiology, 133A: 519-527.

Wangensteen O., Root H., Jenson C., Imamoglu K., Salmon P. 1958. Depression of gastric secretion and digestion by gastric hypothermia. Its clinical use in massive hematemesis. Surgery 44, 265-274.

Wells K. 2007. The ecology and behavior of amphibians. USA: The University of Chicago Press.

Werner Y., 1972. Temperature effects on inner-ear sensitivity in six species of iguanid lizards. J. Herpetol. 6, 147–177.

Williams A., Wygoda M. 1993. Dehydration stimulates behavioral hypothermia in the Gulf Coast toad, *Bufo valliceps*. J. Thermal Biol. 18, 223–227.

Withers P.C., Campbell J.D. 1985. Effects of environmental cost on thermoregulation

Witters L., Lynnette S. 2001. Feeding causes thermophily in the woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*) Journal of Thermal Biology 26, 205–208.

Witters L., Sievert L. 2001. Feeding causes thermophily in the wood house's toad (*Bufo woodhousii*). J. Thermal Biology. 26,205–208.

Xiang J., Weiguo D., Pingyue S. 1996. Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. J. Thermal Biol. 21, 155–161.

Zug G., Vitt L., Caldwell J. 2001. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles, seconded. Academic Press, San Diego, San Francisco, USA.

ANEXOS

I. Ajuste de temperatura dorsal a temperatura cloacal.

El ajuste realizado de temperatura dorsal (T_d) a temperatura corporal (T_b) a través del análisis de regresión lineal simple dio como resultado un R^2 ajustado = 0,97; $F(1,58) = 2132,0$; $p < 0,00001$; error estándar estimado: 0,69; con un $N = 60$ y una ecuación de la recta $T^\circ \text{ Corporal} = 0,764 + 0,9436 * T^\circ \text{ Dorsal}$ (figura 7).

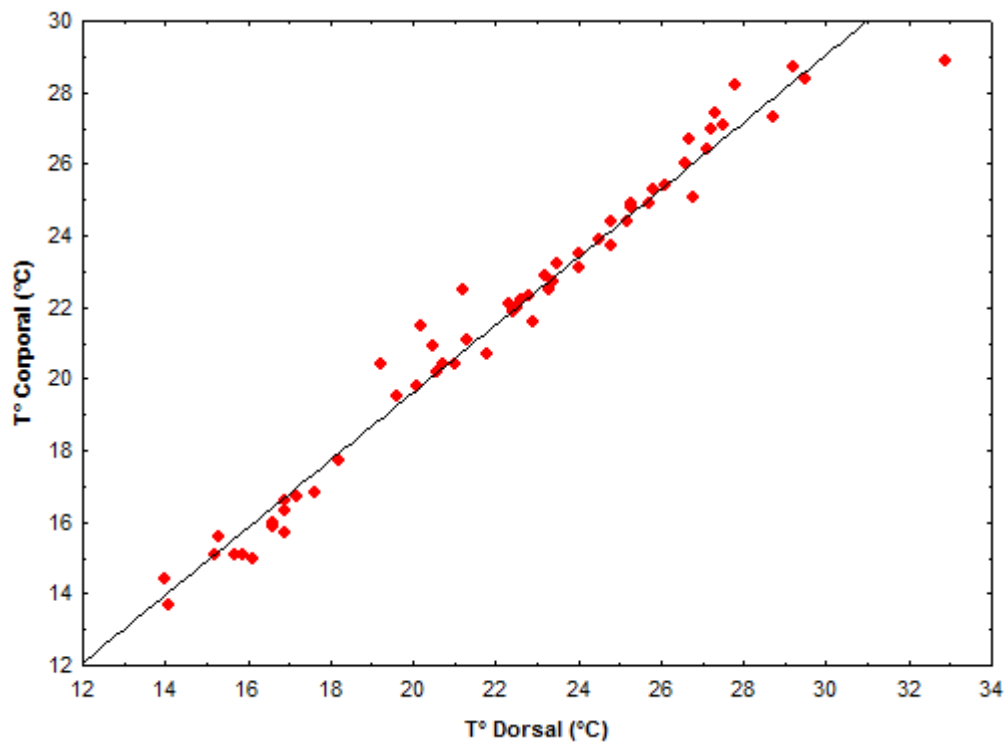


Figura 7: Relación entre la temperatura corporal y temperatura dorsal en grados centígrados.

II. Ajuste para la estimación de peso húmedo a peso seco.

El ajuste realizado para estimar el peso seco de los gusanos ingeridos a través de un análisis de regresión lineal simple arrojó como resultado un R^2 ajustado = 0,97; $F(1,17) = 869,80$; $p < 0,000001$; error estándar estimado: 0,004; con un $N = 19$; cuya ecuación de la recta fue $\text{Peso seco} = -0,0043 + 0,5445 * \text{peso húmedo}$ (figura 8).

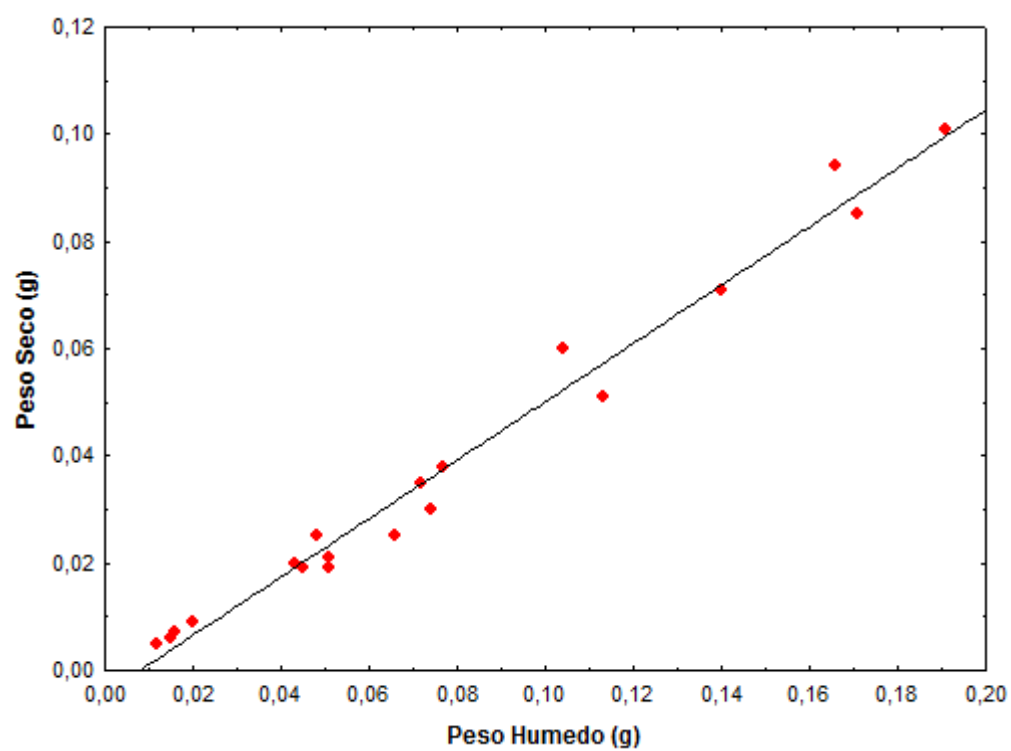


Figura 8: Relación entre el peso seco y húmedo de *Tenebrios sp.*