

## ECOLOGÍA TÉRMICA Y PATRÓN DE ACTIVIDAD DEL LAGARTO *Anolis onca* (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE) EN LA PENÍNSULA DE ARAYA, VENEZUELA

### THERMAL ECOLOGY AND ACTIVITY PATTERN OF THE LIZARD *Anolis onca* (SQUAMATA: POLYCHROTIDAE) IN ARAYA PENINSULA, VENEZUELA.

JENNIFFER VELÁSQUEZ<sup>1</sup>, LUIS ALEJANDRO GONZÁLEZ S.<sup>1</sup>, ANTULIO PRIETO ARCAS<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidad Central de Venezuela, Postgrado en Zoología, Instituto de Zoología Tropical, Caracas, Venezuela.

<sup>2</sup> Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Laboratorio de Ecología Animal, Cumaná, Venezuela.  
j\_v\_mendoza@yahoo.es

#### RESUMEN

Se estudiaron aspectos de la ecología térmica y el patrón de actividad del lagarto *Anolis onca* en sequía, lluvia y ambos periodos, en una franja de bosque xerófilo de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela. La temperatura media corporal de *A. onca* fue de  $33,90 \pm 1,50$  °C en ambos periodos, mientras que alcanzó  $34,40 \pm 0,75$  °C en sequía y  $33,60 \pm 1,87$  °C en lluvia. En ambos periodos climáticos se encontró una correlación positiva y significativa entre la temperatura corporal con la temperatura del aire y la temperatura del sustrato. Los resultados indican que la termorregulación se realiza de forma pasiva, influenciada por la temperatura del microhábitat (aire y sustrato). Se observó un patrón de actividad diaria unimodal durante ambas estaciones. La amplitud del nicho térmico fue mayor en machos, mientras que el solapamiento del nicho entre sexos fue mayor durante la época de lluvia.

**PALABRAS CLAVE:** Lagarto, *Anolis onca*, temperatura corporal, temperatura del aire, temperatura del sustrato, actividad, Venezuela.

#### ABSTRACT

Aspects of the thermal ecology and activity pattern of the lizard, *Anolis onca*, during the dry and rainy season, and both periods in a belt of xerophytic forest located in the Araya Peninsula, Sucre state, Venezuela. Mean body temperature of *A. onca* was  $33.90 \pm 1.50$  °C in both period to *A. onca*, while it reached  $34.40 \pm 0.75$  °C during the drought period and  $33.60 \pm 1.87$  °C during the the rainy period. In both climate periods we found positive and significant correlations between body temperature with air and substrate temperature. The results suggest that thermoregulation is done passively, influenced by microhabitat temperature (air and substrate). There was a unimodal daily activity pattern during both periods. The thermal niche breadth was greater in males, while niche overlap between sexes was higher during the rainy period.

**KEY WORDS:** Lizard, *Anolis onca*, body temperature, air temperature, substrate temperature, activity, Venezuela.

## INTRODUCCIÓN

La interacción entre ecología térmica, uso del hábitat y ciclos de actividad es vital en saurios que viven en medios desérticos y semidesérticos, donde existe una menor disponibilidad de temperaturas operantes favorables, trayendo como consecuencia la restricción de la actividad y uso del hábitat. La variación en la actividad temporal, diaria, estacional y el uso del microhábitat, representan los factores termorregulatorios más importantes en ectotermos (Carretero y Llorente 1993). Mientras que los mecanismos termorregulatorios son las estrategias que han evolucionado los lagartos (como el jadeo, posturas orientadas a recibir los rayos del sol), para realizar una termorregulación eficiente durante las variaciones en la temperatura diaria del ambiente (aire y sustrato) durante los meses de lluvia y sequía (Báez y Cortes 1990,

Ramírez-Bautista y Benabib 2001). Angulletta *et al.* (2000) señalan la termorregulación como el factor que explica algunas características de la historia de vida de los lagartos como la madurez sexual, tamaño de la puesta, tasa de crecimiento de las crías y supervivencia.

Los lagartos pueden ganar calor por radiación directa del sol (heliotermia) o por contacto con algún sustrato caliente (tigmotermia). Esta forma de obtener calor, generalmente, influye en la estrategia de regulación térmica que puede ocurrir por dos vías: la termorregulación activa, donde el organismo puede mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiental o por medio de una termorregulación pasiva (termoconformismo) en la que, el animal va incrementando su temperatura conforme aumenta la temperatura del ambiente (Huey y Slatkin 1976, Zug *et al.* 2001).

Los miembros del género *Anolis*, pertenecen a la familia Polychrotidae, se distribuyen en América Neotropical e islas del Caribe y habitan diferentes tipos de microhábitats: como suelo, troncos de árboles, hojarasca, ramas (de la vegetación) y riachuelos (La Marca y Soriano 2004, Márquez *et al.* 2005). El presente estudio tiene como objetivo, evaluar diferencias en la ecología térmica y el patrón de actividad de machos y hembras del lagarto *Anolis onca*, en los periodos de lluvia y sequía en un bosque xerófilo de la península de Araya, estado Sucre, Venezuela.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Se localiza al noreste de la península de Araya ( $10^{\circ} 38' 54''$  N,  $63^{\circ} 49' 43''$  O) (Figura 1a) y comprende una franja natural de bosque tipo arbustal xerófilo, con una extensión de aproximadamente 700 m de largo y 250 m de ancho con una altitud de 10 m.s.n.m., rodeada de áreas abiertas y una barrera de manglar (González *et al.* 2007) (Figura 1). El área presenta un clima árido debido a las condiciones topográficas y a los vientos alisios, con dirección dominante del este-noreste con velocidades medias mayores a 20 kph. El régimen de lluvias es bastante irregular, las precipitaciones varían entre 500 y 800 mm en promedio anual (Foghin-Pillin 2002).

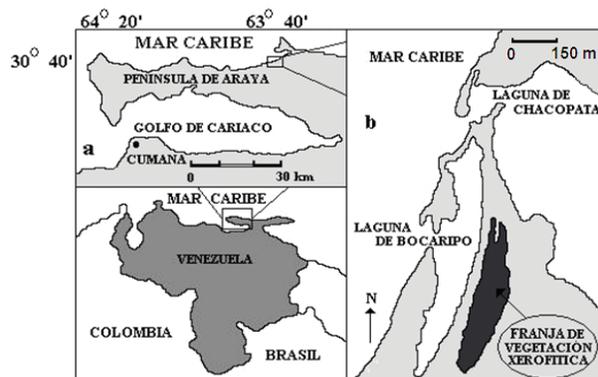


Figura 1. Área de estudio en la península de Araya (a) y croquis señalando la franja de vegetación xerófitica en los alrededores de la laguna de Bocaripo, donde fue observado y capturado *Anolis onca* (b).

La vegetación de dicha franja se caracteriza por presentar un bosque biestratificado. El primer estrato constituido por cactáceas columnares que no sobrepasan los 4 m de altura, destacando *Ritterocereus griseus*,

*Subpilocereus repandus* y algunos ejemplares aislados de *Pilosocereus moritzianus*. El segundo estrato se encuentra representado por especies arbustivas armadas con tallo definido como: *Prosopis juliflora*, *Pithecelobium oblongum* y sin espinas como: *Capparis hastata*, *Guaiacum officinale*, *Jacquinia revoluta*. En la parte baja de dicho estrato se encuentra principalmente formado por *Castela erecta*, *Melocactus curvispinus*, *Opuntia caracasana*, *Opuntia caribaea*, *Opuntia elatior* y *Bastardia viscosa* (José Bello, datos no publicados).

### Métodos de campo

Los muestreos se realizaron de septiembre de 2004 hasta abril de 2005. Se capturaron 56 ejemplares de *A. onca* (15 hembras y 41 machos). Los datos utilizados en la determinación del patrón de actividad incluyó el registro de la hora de avistaje para cada individuo. Los lagartos fueron capturados manualmente e inmediatamente se registró la temperatura corporal ( $T_c$ ) empleando un termómetro digital rectal de lectura rápida marca Omron, modelo NO.: MC-120 ( $0,1^{\circ}\text{C}$ ). Se registró la temperatura del sustrato ( $T_s$ ) en el sitio de captura y aire ( $T_a$ ) a dos metros de altura con respecto al mismo sitio con un termómetro ambiental marca Precision ( $0,5^{\circ}\text{C}$ ). Durante las colectas se trató de no perseguir al mismo organismo, ya que después de avistar el ejemplar y fallar en el primer intento, la temperatura corporal podría ser alterada y no obtener un registro real (González y Prieto 1999). Se anotó la hora de captura (hora solar), dividiéndose la actividad de los organismos en tres segmentos: matutino (de 07:00 a 11:00 am), central (de 12:00 a 14:00 pm) y vespertino (de 15:00 a 17:00 pm).

### Análisis de datos

### Ecología térmica

Con los datos de temperatura corporal, se construyeron histogramas que indican el número de individuos observados en determinados intervalos de temperatura, de este modo se puede apreciar el rango de temperatura corporal en la cual la especie presenta mayor o menor actividad. Se construyeron gráficas lineales con las temperaturas corporales, aire y sustrato, para visualizar las variaciones diarias de estas en función de intervalos de tiempo durante el día (González y Prieto 1999) La aplicación de una regresión lineal entre la temperatura corporal y la temperatura del aire y sustrato permite determinar si existe relación entre estas temperaturas.

### Tendencias termorreguladoras

La termorregulación activa o termoconformismo (termorregulación pasiva) se determinó a partir del criterio de Huey y Slatkin (1976) quienes señalan que la termorregulación activa se presenta cuando la pendiente de la regresión lineal de la temperatura corporal sobre la ambiental es 0 ó cercana a 0. Mientras que en el termoconformismo el valor de la pendiente es 1 ó cercano a 1. La forma de obtención de calor, se determinó con el valor de la correlación entre Tc y Ta, si esta es mayor con respecto a la correlación de Tc y Ts, existe tendencia a la heliotermia, si ocurre lo contrario es tigmotermia.

### Patrón de actividad

Para relacionar el patrón de actividad con las temperaturas de aire y sustrato, se utilizó la correlación de Pearson ( $r_{xy}$ ) (Past, Versión 1.99) (Hernández *et al.* 2007). La amplitud del nicho térmico indica el espacio que ocupan las hembras y los machos en cada período, bajo condiciones de temperatura que permita sobrevivir (Pianka 1993) y se calculó mediante el índice de Levins estandarizado por Hurlbert (Krebs 1989), cuya ecuación es:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

$$p_j = \frac{N_j}{Y}$$

$$Bs = \frac{B - 1}{n - 1}$$

donde  $B$  = índice de Levins,  $p_j$  = proporción de individuos de un sexo en un período de tiempo  $j$ ,  $N_j$  = número de individuos de un sexo en un período de tiempo  $j$ ,  $Y$  = número total de individuos en la muestra,  $Bs$  = índice estandarizado de Levins (escala de 0 = mínima amplitud de nicho a 1 = máxima amplitud de nicho) y  $n$  = número total de recursos (horas).

El solapamiento de nicho térmico fue evaluado mediante el método de Pianka (Krebs 1989), el cual indica la intensidad del espacio utilizado por hembras y machos durante los períodos de sequía y lluvia, cuya ecuación es:

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

donde  $O_{jk}$  = índice de solapamiento de nicho de Pianka

entre hembras ( $j$ ) y machos ( $k$ ),  $p_{ij}$  = proporción que representa el intervalo de tiempo  $i$  del total de intervalos utilizados por hembras,  $p_{ik}$  = proporción que representa el intervalo de tiempo  $i$  del total de intervalos utilizados por machos y  $n$  = número total de recursos (horas).

## RESULTADOS

### Ecología térmica

*Anolis onca* mantiene una temperatura media corporal de  $33,90 \pm 1,50$  °C (intervalo 30-35,80 °C;  $n = 56$ ). En sequía el promedio de Tc fue de  $34,40 \pm 0,75$  °C (intervalo 33,00-35,80 °C;  $n = 30$ ), siendo menor en lluvia con un valor de  $33,60 \pm 1,87$  °C (intervalo 30,00-37,20 °C;  $n = 26$ ) ( $t = 2,0977$ ;  $p = 0,05$ ). En lluvia el promedio de Tc en machos fue de  $33,60$  (30-37,20;  $n = 23$ ) y en hembras  $33,60$  (30-35,50;  $n = 7$ ). En sequía el promedio de Tc en machos fue de  $34,40$  (33-35,80;  $n = 18$ ) y en hembras  $34,30$  (34-35,70;  $n = 8$ ).

En sequía el promedio de Ta fue de  $37,40 \pm 0,69$  °C (35-38 °C;  $n = 30$ ) y Ts  $38,4 \pm 0,69$  °C (37-39 °C;  $n = 30$ ). En lluvia el promedio de Ta fue de  $33,9 \pm 0,82$  °C (32-35 °C;  $n = 26$ ) y Ts  $34,9 \pm 1,58$  °C (32-37 °C;  $n = 26$ ). En la Figura 2a se observa el intervalo de temperatura corporal entre

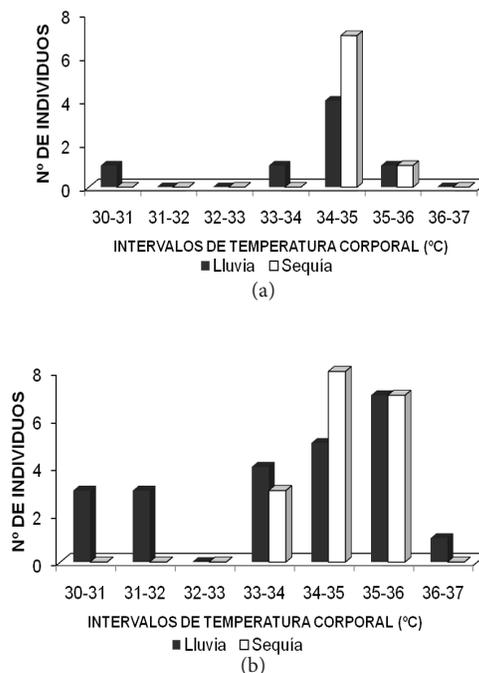


Figura 2. Distribución de frecuencias de temperaturas corporales de hembras (a) y machos (b) de *Anolis onca*.

34-35 °C, siendo el único de mayor actividad en hembras, tanto en sequía como en lluvia. Mientras que en la Figura 2b se observan los dos únicos intervalos de temperatura corporal más usados por los machos, entre 34-35 °C en sequía y 35-36 °C en lluvia.

En la Figura 3a se puede evidenciar como la variación diaria de Tc, Ta y Ts en los diferentes intervalos de hora, durante el período de lluvia, tiende a disminuir al avanzar la tarde y la variación de Tc sobre Ta varió dos grados y con Ts entre uno y dos grados. Mientras que en la Figura 3b se aprecia, por el contrario, que durante la sequía Tc fue siempre cuatro grados por debajo de Ts y dos o tres grados por debajo de Ta. No obstante, en ambos períodos Tc se mantuvo por debajo de Ts.

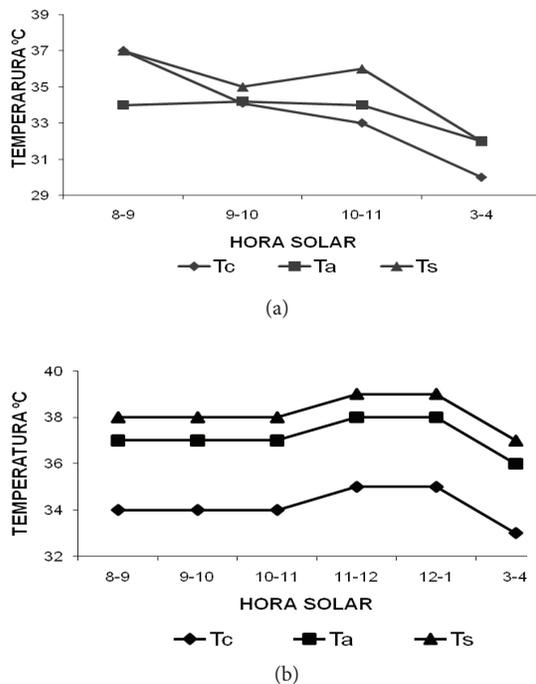


Figura 3. Variación diaria de la temperatura corporal (Tc) de *A. onca*, durante el período de lluvia (a) y sequía (b), con respecto a la temperatura del sustrato (Ts) y aire (Ta) en función de intervalos de tiempos durante el día.

### Tendencias termorreguladoras

En sequía Tc presentó una relación positiva y significativa con Ta ( $r^2 = 0,86$ ;  $P > 0,05$ ;  $Tc = -3,88 + 1,02 Ta$ ) y Ts ( $r^2 = 0,87$ ;  $P > 0,05$ ;  $Tc = -4,91 + 1,03 Ts$ ). En lluvia Tc presentó una relación positiva y significativa con Ta ( $r^2 = 0,46$ ;  $P > 0,05$ ;  $Tc = -20,63 + 1,60 Ta$ ) y Ts ( $r^2 = 0,53$ ;  $P > 0,05$ ;  $Tc = 3,48 + 0,86 Ts$ ). Por lo tanto, el incremento en

una unidad de la temperatura del aire y sustrato, implica el aumento de la temperatura corporal del lagarto *A. onca*. El valor de la pendiente de la regresión entre Tc y Ta en el periodo de sequía y lluvia es de 1,02, lo que indica una disposición hacia la termorregulación pasiva o termoconformismo. Mientras que para obtener calor en sequía y lluvia presenta tendencia hacia la tigmotermia.

### Patrón de actividad

Durante los períodos climáticos analizados, se observó un patrón de actividad unimodal y diferencias en el segmento horario de mayor actividad. En lluvia *A. onca* es más activo entre 9:00 am y 10:00 am (segmento matutino) y en sequía entre las 12:00 am y 1:00 pm (segmento matutino o central). En ambos períodos climáticos analizados se puede apreciar una actividad mínima entre las 3:00 am y 5:00 pm (Fig. 4).

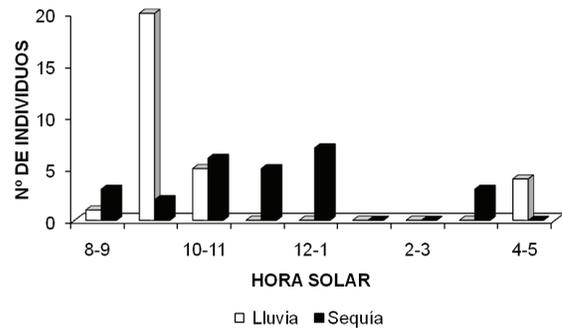


Figura 4. Patrón de actividad diaria durante cada período climático de *A. onca*.

La actividad de las lagartijas en sequía se correlacionó fuertemente con Ts y Ta ( $r_{xy} = 0,91$ ), mientras que en lluvia se encontró una correlación débil de la actividad con Ta ( $r_{xy} = 0,39$ ) y Ts ( $r_{xy} = 0,19$ ). El valor de amplitud de nicho térmico en machos durante la sequía fue mayor (0,19) con respecto a hembras (0,12) y en lluvia también fue mayor para machos (0,05) con respecto a hembras (0,02). El resultado de solapamiento del nicho térmico entre los sexos fue mayor en lluvia (0,99) en comparación con sequía (0,68).

### DISCUSIÓN

La temperatura media corporal y el rango de actividad de *A. onca* en el presente trabajo fue similar al señalado para *Anolis auratus* en áreas abiertas tropicales de Suramérica (33,9 °C) (Vitt y Carvalho 1995). En un bosque de galería en Brasil, Vitt *et al.* (2008) determinaron que *A. nitens brasiliensis* presenta una temperatura promedio

corporal de  $30,6 \pm 0,4$  °C, la cual consideran alta con respecto a la temperatura del sustrato. Por otro lado, Vitt y Zani (1996) y Vitt *et al.* (2003) trabajando en un bosque húmedo de Brasil y Ecuador, señalaron valores de temperatura corporal promedio para *A. fuscouratus* y *Norops chrysolepis* (= *A. nitens*) de  $28,7 \pm 0,2$  °C y  $27,9 \pm 0,27$  °C, respectivamente. De acuerdo a esto, se puede observar que estas temperaturas son bajas al compararlas con las obtenidas para *A. onca*, en el presente estudio. Posiblemente esto se deba a que la temperatura corporal de muchos individuos puede ser intermitente entre la temperatura del aire y sustrato, que es un reflejo de su incapacidad para retener calor, por el tamaño de su cuerpo. Es notorio que algunos anolinos perchan por largos períodos de tiempo en la interface aire-sustrato, por lo que aparentemente pueden ganar calor del aire y perderlo por el sustrato (Vitt *et al.* 2008). El rango de temperatura media corporal en especies del género *Anolis* del grupo *crisatellus* de Puerto Rico, es muy variable y se ha relacionado con las características ambientales del área donde viven, con un bajo valor en *A. gundlachi* ( $21,10 \pm 0,64$  °C) y más alto en *A. cooki* ( $30,60 \pm 0,38$  °C) (Huey y Webster 1976). No obstante, se han realizado investigaciones con datos de laboratorio señalando que las diferencias en la temperatura media corporal son derivadas de factores fisiológicos relacionados con la evolución de las especies (Williams 1972).

Se ha indicado que no sólo las relaciones filogenéticas entre los lagartos influyen en la temperatura corporal aunque vivan en hábitats diferentes, otros factores pueden influir como el patrón de forrajeo, tiempo y extensión del área que habitan (Rocha 1995). Huey y Webster (1975) señalan que desde el punto de vista evolutivo la estrategia de los individuos que viven en el bosque tropical, donde la búsqueda de sitios de asoleo implicaría un gasto energético grande, es la de mantener una relativa pasividad ante las condiciones del ambiente, obteniendo mayores ventajas energéticas con aquellas poblaciones que poseen temperatura corporal baja a expensa de un amplio espectro de temperaturas ambientales. Posiblemente, *A. onca* no presenta un gasto energético grande en la búsqueda de sitios de asoleo, ya que en el bosque de espinar existen áreas abiertas y arbustos, donde pueden recibir la luz del sol en el sustrato o percharse.

El intervalo de temperatura corporal entre 35 y 36 °C, el cual fue el más usado por los machos de *A. onca* tanto en el período seco como el lluvioso, puede deberse a la diferenciación en el uso del microhábitat, ya que los anolinos se ubican en las alturas como vía para disminuir la competencia intraespecíficas por los

recursos ambientales, lo cual parece estar relacionado con características etológicas y ecológicas particulares de cada sexo: conducta territorial de machos y diferencias en la estrategia de obtención del alimento (Estrada y Novo 1986). Por otra parte, Licht (1973) indica que las variaciones del fotoperíodo implican diferenciaciones en la temperatura ambiental que se reflejan en la temperatura corporal de reptiles y estos tienen determinadas y sofisticadas conductas termorreguladoras que dependen del período de insolación, por lo que los cambios estacionales probablemente modifican la temperatura corporal (Ramírez-Bautista y Benabib 2001). La relación encontrada entre la temperatura corporal y la temperatura del aire y sustrato durante los dos períodos climáticos analizados, demuestra que la población de *Anolis* en el presente estudio se ve influenciada por las características ambientales del microhábitat que ocupa, siendo más acentuada en el período de sequía. El comportamiento termoconformista observado en *A. onca* es similar al de *A. bartschi*, ya que ambas especies acoplan su  $T_c$ , fundamentalmente, a la  $T_a$  y  $T_s$  (Estrada y Novo 1987).

Los lagartos que habitan en ambientes de alto costo para la termorregulación, o lo que es igual, con baja densidad de sitios de asoleo, distantes unos de otro (Estrada y Novo 1986), deben de adaptarse a la termopasividad como estrategia termorreguladora. Por ende, las variaciones de la temperatura corporal dependerán de las variables térmicas ambientales y no de una conducta termorregulatoria consistente en la búsqueda activa de sitios de asoleo (Huey y Slatkin 1976). Ruibal (1961) encontró en *A. lucius* temperaturas corporales inferiores con respecto al aire, siendo esta la fuente principal de calor de la especie, considerándola no heliotérmica, ya que el sustrato no se calienta tanto como el aire, mientras que en sequía, podría comportarse como una especie heliotérmica facultativa, debido a la caída de hojas de los árboles, permitiéndole mayor posibilidad de asoleo.

El patrón de actividad unimodal de *A. onca* en el presente trabajo se asemeja al señalado por Vitt y Carvalho (1995) para *A. auratus*. Los lagartos presentan actividad normal sólo en rangos relativamente estrechos de temperatura (Licht 1984), especialmente cuando las condiciones térmicas tienden a restringir los períodos diarios y estacionales de actividad (Mayhew 1964). El intervalo de tiempo en que los lagartos están activos generalmente se relacionan con el tipo de clima, la intensidad de luz solar, la duración del fotoperíodo, la temperatura del ambiente y la hora de actividad de sus presas (Díaz y Cabezas-Díaz 2004). Según Pianka

(1993) los cambios estacionales en el tiempo de actividad facilitan la termorregulación, ya que los lagartos pueden encontrar un ambiente térmico adecuado para regular su temperatura de manera eficiente en los diferentes períodos del año. Los anolinos están entre los pocos lagartos que generalmente duermen expuestos en las ramas de los árboles en vez de usar sitios oscuros y protegidos (Roughgarden 1995) por esto pueden percibir, con más facilidad, las variaciones ambientales durante los diferentes períodos climáticos, especialmente en áreas tropicales (Pianka 1993).

La hora de inicio de actividad y proporción de individuos activos varió según el período climático, pudiendo estar relacionado con la temperatura del aire y del sustrato, ya que en sequía *A. onca* tiene una mayor actividad entre 8:00 y 9:00 de la mañana y menor en lluvia en ese mismo rango de hora. Sin embargo, la mayor actividad se observa entre 9:00 y 10:00 de la mañana en lluvia debido a que la temperatura ambiental es mayor durante la mañana, facilitando al animal calentarse. De acuerdo a lo anterior, el aumento progresivo de la temperatura del microhábitat a medida que avanzan las horas del día determina el orden de aparición de estos lagartos en el área de estudio. En efecto, los lagartos que empiezan su actividad temprano, como es el caso de *A. onca*, tienden a presentar una temperatura corporal menor, con respecto a los que salen más tarde (Pianka 1977). La diferencia entre la temperatura del aire y la corporal en el caso de lagartos que se encuentren en bosques cerrados servirá para acelerar la pérdida de calor. Estos absorben calor solar para compensar esta pérdida, manteniendo así la temperatura del cuerpo dentro de la zona que les permite permanecer activos (Ribeiro *et al.* 2007).

Los altos valores de amplitud de nicho térmico en machos de *A. onca*, tanto en sequía como en lluvia, posiblemente se debe a la alta temperatura ambiental de ambos períodos, que favorecen la rápida adquisición y mantenimiento de temperaturas corporales óptimas (García-De la Peña *et al.* 2007). La baja amplitud presentada en hembras se debe a que estas disminuyen su actividad, como consecuencia del período reproductivo, ya que algunas se encuentran ovadas y evitan recorrer grandes distancias para no gastar sus reservas energéticas acumuladas en el organismo (Zug *et al.* 2001). Algunos anolinos tienen ciclos reproductivos continuos, pero con picos de mayor actividad que coinciden con el período de abundante precipitación y humedad relativa (Licht y Gorman 1970, Sanz 1999).

## CONCLUSIÓN

*Anolis onca* mantiene un rango de temperatura corporal óptima entre 30 y 35,80 °C, con una media de 33,90 °C, siendo mayor en el período de sequía, este comportamiento es similar al observado en otros representantes del género. Es una especie tigmotérmica que posiblemente regula su temperatura corporal por medio de mecanismos conductuales. Su temperatura corporal se encuentra acoplada a las variaciones, diarias y estacionales, de la temperatura del aire y sustrato. Posiblemente, estos dos factores determinan el patrón de actividad de la especie. No obstante, la información de la temperatura corporal agrupada mensualmente o en períodos climáticos, puede ocultar la verdadera riqueza de los fenómenos termorregulatorios en este y en cualquier grupo de lagartos.

## AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro sincero agradecimiento al profesor José Andrade<sup>†</sup> del Centro de Investigaciones Ecológicas de Guayacán de la Universidad de Oriente por permitir el uso de sus instalaciones. Este estudio está dedicado a su memoria, por su destacada trayectoria de investigación en el área de las ciencias marinas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANGULETTA M., SCOTTWINTTERS R., DUNHAM A. 2000. Thermal effects on the energetic of lizards embryos: Implication for hatchling phenotypes. *Ecology*, 81: 2957-2968.
- BAEZ C., CORTES A. 1990. Presición de la termorregulación conductual del lagarto neotropical *Tropidurus quadrivittatus*. (Lacertilia: Iguanidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 63:203-209.
- CARRETERO M., LLORENTE G. 1993. Ecología térmica y actividad de una población costera de *Psammmodromus hispanicus*. *Rev. Esp. Herp.* 7: 21-32.
- DÍAZ J., CABEZAS-DÍAZ S. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanism to lizard thermoregulation. *Func. Ecol.* 18: 867-875.
- ESTRADA A., NOVO J. 1986. Subnicho estructural de *Anolis bartschi* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra

- de los Órganos, Pinar del Río, Cuba. Poeyana, 316: 1-10.
- ESTRADA A., NOVO J. 1987. Subnicho climático de *Anolis bartschi* (Sauria: Iguanidae). Poeyana, 341: 1-19.
- FOGHIN-PILLIN S. 2002. Tiempo y clima en Venezuela. Universidad Pedagógica Libertador, Caracas. 159 pp.
- GARCÍA-DE LA PEÑA C., GADSDEN H., CONTRERAS-BALDERAS A., CASTAÑEDA G. 2007. Ciclos de actividad diaria y estacional de un gremio de saurios de las dunas de arena de Viesca, Coahuila, México. Rev. Mex. Biod. 78: 141- 147.
- GONZÁLEZ L., PRIETO A. 1999. Aspectos sobre la termorregulación y reproducción del lagarto *Ameiva ameiva melanocephala* Barbour y Noble, 1915 (Sauria: Teiidae), en un bosque húmedo del estado Miranda, Venezuela. Memoria Soc. Cienc. Nat. La Salle, 59: 3-17.
- GONZÁLEZ L., VELÁSQUEZ J., PRIETO A., FERRER H. 2007. Hábitos alimentarios del lagarto *Anolis onca* (O'Shaughnessy, 1875) (Sauria: Polychrotidae) en una zona xerofítica de la laguna de Bocaripo, península de Araya, estado Sucre, Venezuela. Acta Biol. Venez. 27(1): 25-35.
- HERNÁNDEZ R., FERNÁNDEZ C., BAPTISTA P. 2007. Fundamentos de metodología de la investigación. McGraw-Hill/Interamericana de España, Madrid. 136 pp.
- HUEY R., WEBSTER T. 1975. Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadalupe, Lesser Antilles. Ecology, 56: 445-452.
- HUEY R., WEBSTER T. 1976. Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *Cristatellus* group on Puerto Rico. Ecology, 57: 985-994.
- HUEY R., SLATKIN M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation. Quart. Rev. Biol. 51: 363-384.
- KREBS C. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publisher, Inc. New York. 654 pp.
- LA MARCA E., SORIANO P. 2004. Reptiles de los Andes de Venezuela. Fundación Polar. Fundacite Mérida, Venezuela. 173 pp.
- LICHT P. 1973. Thermal and photic influences on reptilian reproduction. International Endocrinology Congress, Washington, D. C., June, 1971. Excerpta Medica International Congress Series, 273: 185-190.
- LICHT P. 1984. Reptiles. In: Lamming G (Ed.). Marshall's physiology of reproduction. Churchill Livingstone, New York. 206-282.
- LICHT P., GORMAN G. 1970. Reproductive and fat cycles of pical *Anolis* lizards. Univ. Calif. Public. Zool. 95: 1-52.
- MÁRQUEZ C., MORA J., BOLAÑOS F., REA S. 2005. Aspectos de la biología poblacional en el campo de *Anolis aquaticus*, Sauria: Polychrotidae en Costa Rica. Ecol. Aplic. 4:59-69.
- MAYHEW W. 1964. Photoperiodic responses in three species of lizards genus *Uma*. Herpetologica, 20: 95- 103.
- PIANKA E. 1977. Reptilian species diversity. In: Gans C y Tinkle D (Eds.). Biology of Reptilia. Academic Press, New York. 1-34.
- PIANKA E. 1993. The many dimensions of a lizard ecological niche. In Valakos E, Bohme W, Pérez-Mellado V y Maragous P (Eds). Lacertids of the Mediterranean Region Heelenic. Zoological Society, Athens. 121-154.
- RAMÍREZ-BAUTISTA A., BENABIB M. 2001. Perch height of the arboreal lizard *Anolis nebulosus* (Sauria: Polychrotidae) from a tropical dry forest of México: Effect of the reproductive season. Copeia, 2001:187-193.
- RIBEIRO L., GOMIDES S., SANTOS A., SOUSA B. 2007. Thermoregulatory behavior of the saxicolous lizard, *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in a rocky outcrop in minas Gerais, Brasil. Herp. Cons. Biol. 3: 63-70.
- ROCHA C. 1995. Growth of the tropical sand lizard *Liolaemus lutzae* in Southeastern Brazil. Amphibia-Reptilia, 16: 257-264.
- ROUGHGARDEN J. 1995. Anolis lizard of the Caribbean: Ecology, Evolution and Plate tectonics. Oxford University Press, Inc., Oxford. 200 pp.

- RUIBAL R. 1961. Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution*, 15: 98-111.
- SANZ A. 1999. Morfología de las gónadas de *Anolis sagrei* y *Anolis porcatius* y su relación con factores ambientales. Tesis doctoral. La Habana. 118 pp.
- SMITH G., BALLINGER R. 2001. The ecological consequences of habitat and microhabitat use in lizards: A review. *Cont. Herpet.* 3: 1-37.
- VITT L., CARVALHO M. 1995. Niche partitioning in a Tropical wet season: Lizards in the Lvrado area of northern Brazil. *Copeia*, 1995: 305-329.
- VITT L., ZANI P. 1996. Ecology of the South American lizard *Norop chrysolepis* (Polychrotidae). *Copeia*, 1996: 56-68.
- VITT L., AVILA-PIRES T., ZANI P., SARTORIUS S., ESPÓSITO M. 2003. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. *Can. J. Zool.* 81: 142-156.
- VITT L., SHEPARD D., VIEIRA G., CALDWELL J., COLLI G., MESQUITA D. 2008. Ecology of *Anolis nitens brasiliensis* in Cerrado woodlands of Cantaaó. *Copeia*, 2008: 144-153.
- WILLIAMS E. 1972. The origin of faunas. Evolution of lizard congeners in the complex island fauna: a trial analysis. *Evol. Biol.* 6:47-89.
- ZUG G., VITT L., CALDWELL J. 2001. *Herpetology*. Academic Press. San Diego, USA. 249 pp.