ECOLOGÍA TÉRMICA Y PATRÓN DE ACTIVIDAD DEL LAGARTO Ameiva ameiva (SAURIA: TEIIDAE) EN EL ORIENTE DE VENEZUELA

THERMAL ECOLOGY AND ACTIVITY PATTERN LIZARD Ameiva ameiva (SAURIA: TEIIDAE) IN EASTERN VENEZUELA

Jenniffer Velásquez* y Luis Alejandro González Sánchez

Postgrado en Zoología y Laboratorio y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela. *j_v_mendoza@yahoo.es

RESUMEN

Se estudió la ecología térmica y patrón de actividad de *Ameiva ameiva* en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela. La temperatura media corporal de individuos activos fue de $38,78 \pm 0,89$ °C y osciló entre 37 y 39,80 °C. La temperatura corporal y la del sustrato no se correlacionaron significativamente, tanto en sequía como en lluvia, sugiriendo que la especie es heliotérmica con una capacidad termorregulatoria activa. Se detectaron diferencias significativas en la distribución de frecuencias de Tc en ambos sexos, tanto en sequía como en lluvia y un patrón de actividad bimodal en ambos períodos climáticos.

ABSTRACT

We studied the thermal ecology and pattern of activity of *Ameivaameiva* in a tropophic forest of the state Sucre, Venezuela. The mean body temperature of active *A. ameiva* was $38,78 \pm 0,89$ °C oscillating between 37 and 39,80 °C. The body temperature and the sustrate are not related significantly, in drought and rain, suggesting that this species is heliotermic and has a capacity active termorregulatory. It was found significant differences in distribution of temperature frecuencies in both sex, in rain and drought and patron bimodal in both periods.

Palabras clave: Ameiva ameiva, Termorregulación, Bosque Tropófilo, Venezuela.

Keywords: Ameiva ameiva, Thermoregulation, Tropophic Forest, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Una de las características más sobresaliente de la biología de los reptiles, es la selección de microclimas favorables en la regulación de su temperatura corporal, aprovechando la radiación solar y la del sustrato, mediante el comportamiento y la pigmentación de la piel permitiéndoles mantener temperaturas internas relativamente altas, pudiendo controlar de esta manera su temperatura corporal (Avery, 1979; Huey, 1982; Cowles y Bogert, 1994; González y Prieto, 1999). Debido a ésto son considerados animales ectotermos donde el período de actividad de cada especie está relacionado directamente con la temperatura corporal (Piankay col., 1979).

La actividad diaria de muchas especies de lagartos es el resultado de la respuesta a las características de la temperatura del ambiente, que es el factor físico más importante en la ecología de estos animales y el intervalo de tiempo en que los saurios están activos se relaciona con el tipo de clima, intensidad de luz solar, duración del fotoperiodo, temperatura del ambiente y hora de actividad de sus presas (Díaz y Cabezas- Díaz, 2004).

La termorregulación es vital para el mantenimiento de la temperatura corporal dentro de un intervalo específico, permitiéndoles a los lagartos desarrollar patrones de actividad temporal, diaria y estacional (Villavicencio v col., 2002; Díaz v col., 2006). Estos reptiles 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 la regulación térmica de los lagartos, ya que puede darse por dos vías: la termorregulación activa, donde el organismo puede mantener su temperatura corporal por encima de la temperatura del ambiente o por medio de una termorregulación pasiva (termoconformismo) en la cual, el animal va incrementando su temperatura conforme aumenta la temperatura ambiental (Huey y Slatkin, 1976; Poughy col., 2001; Zug y col., 2001).

El género *Ameiva* pertenece a la familia Teiidae, se distribuye en México, Centro y Suramérica. En Venezuela, dicho género está representado por dos especies: *Ameiva bifrontata* y *Ameiva ameiva*; esta última puede localizarse en bosques tropófilos y ombrófilos de la zona central y oriental del territorio nacional (Avila-Pires, 1995). El macho de *A. ameiva*

puede alcanzar una longitud hocico-cloaca de 127,7 mm y la hembra 156 mm, con un peso para el macho de 165 g y la hembra 100,4 g (González *y col.*, 2008). El objetivo del presente trabajo fue analizar algunos aspectos sobre la termorregulación y patrón de actividad del lagarto *A. ameiva* en un bosque tropófilo del estado Sucre, Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Los muestreos se llevaron a cabo en los alrededores de la Llanada Vieja (10° 23' N y 64° 10'O), municipio Sucre, estado Sucre, Venezuela (Figura 1).



Figura 1. Ubicación del área de estudio en el estado Sucre, Venezuela (A) y la Llanada Vieja (B).

La zona se caracteriza por presentar precipitaciones anuales irregulares menores a 300 mm, con una temperatura promedio anual que varía entre 23 y 29 °C (Foghin-Pillin, 2002) y por poseer un bosque tropófilo macrotérmico, con una vegetación de carácter deciduo, compuesta por tres estratos: 1. arbóreo dominado principalmente por Bourreria cumanensis, Capparis pacchaca, C. linearis, Mimosa arenosa, Cereus griseus, Subpilocereus repandus, Pilosocereus morotzianus, Plumeria alba y Bursera siomaruba. 2. Arbustivo destacándose Opuntia lilae, O. elatior, Calliandra sp. y 3. herbáceo constituido por plántulas de diversos árboles y arbustos, Melocactus curvispinus, Evollvulus sp., Convolvulus sp. y Bromelia humilis (Cumana, 2005).

Trabajo de campo. Los muestreos se realizaron entre junio de 2008 hasta mayo de 2009. Los datos para el patrón de actividad incluyó el registro de la especie en diferentes microhábitat y la hora de avistamiento para cada individuo. Se capturaron 28 lagartos (17 hembras y 11 machos) con un rifle de aire. Inmediatamente se tomó la temperatura corporal (Tc) empleando un termómetro digital rectal de lectura rápida marca Omron, modelo NO. MC-120 (0,1°C). Mientras que, con un termómetro ambiental marca Precision (0,5°C) se registró la temperatura del sustrato (Ts, en el lugar de captura) y aire (Ta, a dos metros de altura de dicho sustrato). Durante la captura se trató de no realizar búsquedas continuas, ya que después de avistar el ejemplar y fallar en el primer intento de captura, la temperatura corporal podría ser alterada por el asedio y no obtener un registro real. Seguidamente, se registró la hora de captura (hora solar) dividiéndose la actividad horaria en tres segmentos: matutino (de 7:00 a 11:00 am), central (de 12:00 m a 2:00 pm) y vespertino (de 3:00 a 5:00 pm).

Análisis de datos. La variación de temperatura corporal donde la especie despliega su mayor actividad, se analizó mediante una gráfica de clases de temperatura, construida con el programa Excel (2007), donde se indica el mayor número de lagartos observados en un intervalo de temperatura determinada (González y Prieto, 1999). También se relacionó en una gráfica lineal la temperatura corporal con la ambiental y la del sustrato. Para obtener información de la termorregulación se aplicó una regresión lineal con los datos de la temperatura corporal con respecto a los datos de temperatura del aire y sustrato. Las tendencias termorreguladoras o termoconformistas se determinaron a partir del criterio de Huey y Slatkin (1976), quienes mencionan que la termorregulación es activa cuando el valor de la pendiente de la regresión lineal de la temperatura corporal sobre la ambiental es 0 ó cercano a 0. Mientras que es termoconformista (termorregulación pasiva) cuando el valor de la pendiente es 1 ó cercano a 1. La forma de obtención de calor de los lagartos se determinó a través de una correlación entre la temperatura corporal vs la temperatura ambiental; si ésta es mayor con respecto a la correlación de la temperatura corporal vs la temperatura del sustrato, existe una tendencia a la heliotermia, si ocurre lo contrario es tigmotermia.

Para determinar el patrón de actividad, se utilizó la correlación de Pearson (r_{xy}) para relacionar el patrón de actividad con las variables ambientales (Ta y Ts)

(empleando el programa Past, Versión 1.56). La amplitud del nicho térmico es el conjunto total de condiciones de temperatura bajo las cuales una especie puede sobrevivir (Giller 1984), utilizado por hembras y machos en lluvia y sequía. Se calculó mediante el índice de Levins (1968) estandarizado por Hurlbert (Krebs, 1989), cuyas ecuaciones son:

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2} p_j = \frac{N_j}{Y} Bs = \frac{B-1}{n-1}$$

dondeB = índice de Levins, p_j = proporción de individuos de una especie en un período de tiempo j, N_j = número de individuos de una especie 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). La sobreposición de nicho mostrará la intensidad con que las hembras y los machos utilizan el espacio durante los períodos de lluvia y sequía, y fue calculado mediante el método de Pianka (Krebs 1989):

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

donde: O_{jk} = índice de solapamiento de nicho de Pianka entre hembras(j)y machos (k), pij= proporción que representa el intervalo de 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.

RESULTADOS

Ecología térmica. De manera general la temperatura corporal promedio de *A. ameiva* en actividad fue de $38,78 \pm 0,89$ °C (37,0-39,8 °C; n=28), siendo más alta en sequía (39,15 °C $\pm 0,54$; intervalo 38,0-39,6; n=14) con respecto al período de lluvia (38,67 °C $\pm 1,02$; intervalo 37,0-39,8; n=14). Las hembras en sequía, presentaron mayor actividad en el intervalo de temperatura corporal de 39 - 40 °C y en lluvia de 36 a 38 °C (Figura 2A). En machos, para el intervalo en sequía fue de 38 - 39 °C y en lluvia de 39 - 40 °C (Figura 2B).

La temperatura del aire (Ta) y sustrato (Ts) promedio en la zona de estudio correspondió a 32,46

°C (intervalo 30-35 °C) y 34,68 °C (intervalo 31-38 °C), respectivamente. Durante la sequía la temperatura promedio del microhábitat (aire: 33,43 °C y sustrato: 36 °C) estuvo por encima en comparación con el período de lluvia (aire: 31,5 °C y sustrato: 33,29 °C).

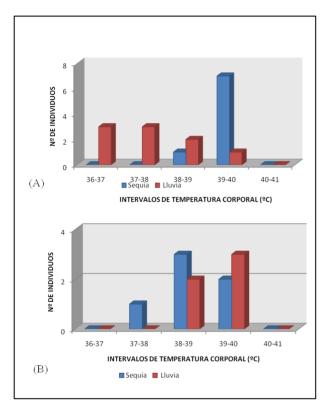


Figura 2. Distribución de frecuencias de temperaturas corporales de (A) hembras y (B) machos de *A. ameiva*.

La variación diaria de Tc sobre Ta en el período de lluvia fue de siete grados (Figura 3A) y en sequía entre seis y ocho grados (Figura 3B). Mientras que, la variación de Tc sobre Ts durante las lluvias fluctuó entre cuatro y siete grados (Fig. 3A) y en sequía de tres a siete grados (Figura 3B). En ambos períodos Tc se mantuvo por encima de Ts.

En el período de sequía Tc no presentó relación con Ta ($r^2=0.19$; P>0.05; Tc=45.49+0.19 Ta). Sin embargo, sí se encontró relación positiva y significativa con Ts ($r^2=0.49$, P<0.05; Tc=45.42+0.17 Ta). Este mismo patrón se observó durante las lluvias, donde Tc no mostró relación con $Ta(r^2=0.19, P>0.05; Tc=45.49+0.19$ Ta). Mientras que sí hubo relación con Ts ($r^2=0.72$, P<0.05; Tc=47.36+0.25 Ta). Lo cual

indica que por cada aumento de la temperatura del sustrato en un grado centígrado, la temperatura corporal de *A. ameiva* aumentará 0,25 °C.

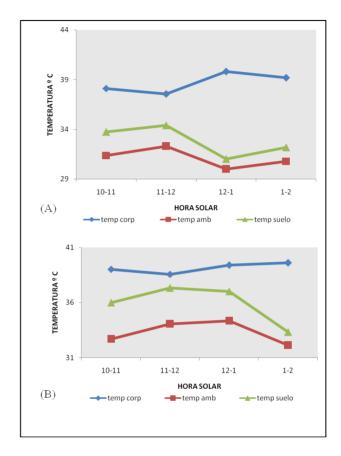


Figura 3. Variación diaria de la temperatura corporal de *A. ameiva* durante el periodo de (A) lluvias y (B) sequía, con respecto a la temperatura del sustrato y ambiental.

Con respecto a la estimación de la tendencia termorreguladora en base al criterio propuesto por Huey y Slatkin (1976), se determinó que *A. ameiva* tiene preferencia hacia una termorregulación activa, presentando en ambos períodos un comportamiento heliotérmico para obtener calor. Con respecto a la forma de obtener calor se encontró que esta lagartija tanto en seguía como en lluvia es heliotérmica.

Patrón de actividad. El mato real, *A. ameiva*, presentó un patrón de actividad bimodal, con mayor actividad al final del segmento matutino tanto en el período de sequía como en lluvias (10:00 am – 11:00 am) y durante el central (12:00 pm – 2:00 pm), no encontrándose actividad en el segmento vespertino (Figura 4).

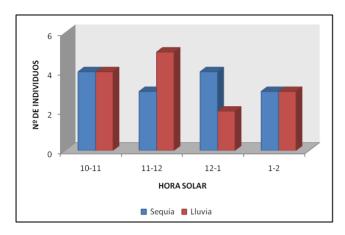


Figura 4. Patrón de actividad diaria en los períodos de sequía y lluvia.

En sequía el patrón de actividad se correlacionó con la temperatura del aire (r_{xy} = 0,94) y el sustrato (r_{xy} = 0,55), mientras que en lluvia no se determinó correlación de la actividad con la temperatura del aire (r_{xy} = 0), pero sí con el sustrato (r_{xy} = -0,36). La amplitud del nicho fundamental para machos en sequía fue mayor (0,17) en comparación con las hembras (0,10). Sin embargo, en el período lluvioso ocurrió lo contrario (hembras 0,07; machos 0,06). Mientras que, se obtuvieron bajos valores del índice de solapamiento entre los sexos en lluvia (0,41) y en sequía (0,39).

DISCUSIÓN

La temperatura corporal promedio de la población de A. ameiva en el bosque tropófilo de los alrededores de la Llanada Vieja (38,78 °C) fue ligeramente más baja que la registrada por Vitt (1995) en el noreste de la Caatinga en Brasil (39,4 ± 0,27 °C). González y Prieto (1999) encontraron en un bosque húmedo del estado Miranda, Venezuela que la temperatura corporal de esta especie estuvo comprendida entre 36,8 y 38,57 °C. Estos intervalos también se han observado en otras especies de la familia Teiidae, como Cnemidophorus abaetensis (36,7 \pm 1,7 °C) y C. ocellifer (36,5 \pm 1,8 °C) en el noreste de Brasil (Diaz y Rocha, 2004). Generalmente, los teiides poseen altas temperaturas corporales, las cuales pueden exceder los 40 °C debido a la intensa capacidad de forrajeo que tienen. En el caso de A. ameiva estas altas temperaturas corporales pueden estar por encima de la temperatura ambiental y la del sustrato (Schall, 1977; Casas-Andreu y Currola-Hidalgo, 1993).

Kiefer v col. (2005) sugieren que los cambios de temperatura ambiental de acuerdo a la distribución geográfica es un factor que influye en la temperatura corporal de los lagartos, por lo que cada población se ajusta a dicha condición. Es importante destacar que otros parámetros ambientales no medidos en este estudio, como por ejemplo la humedad, intensidad del viento, pueden afectar la temperatura corporal de los saurios. Las distintas condiciones termales de cada período climático pueden influir en la temperatura corporal, dando como resultado que los lagartos respondan fisiológicamente a los cambios ambientales (Hutchinson y Maness, 1979). En efecto, durante la estación húmeda al norte de Brasil, los días soleados se ven interrumpidos por la nubosidad, por lo que C. lemniscatus es activo durante la mañana y, generalmente, se encuentran en la sombra en la tarde (Vitt y Carvalho, 1995).

Las diferencias en la temperatura corporal entre hembras y machos puede deberse al tamaño del microhábitat que recorren. Lewis v Saliva (1987) en Puerto Rico señalan que los machos de Ameiva exsul tienen un mayor "home range" (376,8 m²) con respecto a las hembras (173, 7 m²), la cual también explicaría las diferencias observadas en la distribución de frecuencias de Tc de hembras y machos tanto en lluvia como en seguía. Los miembros de la familia Teiidae generalmente no son territoriales y son capaces de desplazarse grandes distancias en búsqueda de alimento, y en pareja (Regal, 1983; Lewis y Saliva, 1987). Además, son forrajeadores activos, que requieren altas temperaturas, que alcanzan a través de distintas conductas termorreguladoras, como por ejemplo el constante desplazamiento entre zonas soleadas y sombreadas (Vitt, 1995; Vitt y De Carvalho, 1995).

La relación positiva y significativa entre la temperatura corporal y la temperatura del sustrato en los períodos de sequía y lluvia, demuestra que *A. ameiva* depende de la radiación solar y el sustrato (Willard, 1966; González y Prieto, 1999). Resultados similares fueron señalados por Pianka (1970) quien encontró que la temperatura corporal de *Cnemidophorus tigris*se relacionó significativamente con la temperatura del microhábitat que ocupa.

El lagarto A. ameiva muestra un patrón termorregulatorio activo, que le permite explorar microhábitats que exhiben espacios sin vegetación y

donde la temperatura ambiental tenga un amplio intervalo. Según Bischoff *y col.* (1984) y Paulo (1988), una especie preferentemente heliotérmica, presenta comportamientos específicos de exposición directa a los rayos solares lo que le permite alcanzar una temperatura corporal óptima.

A. ameiva presenta un patrón de actividad diurna al igual que otras especies de la familia Teiidae como C. lemniscatus, A. exsul, Kentropy striatak y Tupinambis teguixis (Vitt y De Carvalho, 1995; Nicholson y col., 2005; Hatano y col., 2001). Diariamente, los lagartos realizan actividades como la termorregulación, la alimentación y la reproducción, por lo que el intervalo de tiempo en que los saurios están activos generalmente se relacionan con el tipo de clima, la intensidad de la luz solar, la duración del fotoperiodo, la temperatura del ambiente y la hora de actividad de sus presas (Huey, 1982; Díaz y Cabezas-Díaz, 2004). Según Pianka (1993) los cambios estacionales en el tiempo de actividad facilitan la termorregulación, ya que pueden encontrar un ambiente térmico adecuado para regular su temperatura de manera eficiente en los diferentes períodos del año. Cuando los lagartos están inactivos, el riesgo de predación disminuye, ahorran energía, aumentan la probabilidad de sobrevivencia y aseguran una reproducción futura (Acosta y Martori, 1990).

El inicio de actividad y la proporción de individuos activos de A. ameiva varió según el período climático, pudiendo estar relacionado con la temperatura del sustrato. Tanto en lluvia como en sequía la especie comienza su actividad a partir de las diez de la mañana, lo que indica que los lagartos durante el día dependen de la disponibilidad del sol para lograr una temperatura corporal activa, v seguir con el forrajeo v termorregularse entre el sol y la sombra. Sin embargo, en los días nublados la actividad puede comenzar más tarde (Vitt y De Carvalho, 1995). El aumento progresivo de la temperatura del microhábitat determina el orden de aparición de las especies de lagartos, A. ameiva empieza su actividad tarde, por lo tanto tiende a presentar una temperatura corporal mayor a otros lagartos que aparecen más temprano (Pianka, 1977). Además, aquellas lagartijas que ocupan áreas abiertas presentan temperaturas más altas debido a que encuentran variabilidad en las fuentes termales (Gandolfi y Rocha, 1998; Hatano y col., 2001). Las amplias diferencias observadas en los promedios de Tc con las Ta y Ts desde las 12:00 m, en adelante indican que esta especie puede generar por su actividad altos

valores de Tc independiente de su entorno, debido a mecanismos metabólicos relacionados con el gremio alimentario que ocupan, el cual requiere de una actividad constante y otras conductas relacionadas con la búsqueda y detección de presas (Vitt y De Carvalho, 1995).

La amplitud del nicho fundamental de machos en seguía fue mayor, período durante el cual las altas temperaturas ambientales pudieran favorecer la rápida adquisición y mantenimiento de las temperaturas permitiendo corporales óptimas, mayor desplazamiento (García-De la Peña y col., 2007). En lluvias, la amplitud fue similar, posiblemente debido a que ambos sexos disminuyen su actividad evitando un gasto de energía, necesaria para su mantenimiento durante la época reproductiva. González v Prieto (1999) comentan que posiblemente las crías de A. ameiva estarían presentes entre noviembre y diciembre, aprovechando la abundancia de insectos en la zona que habitan. Finalmente, el bajo solapamiento durante el período de sequía, proporciona indicios para confirmar lo comentado por Regal (1983) que los integrantes del género Ameiva no son territoriales, además de ser animales forrajeadores activos.

LITERATURA CITADA

- Acosta, J. y R. Martori. 1990. Ecología de una población de *Teius oculatus* (Sauria: Teiidae) de Rio Cuarto (Cordoba). Utilización espacio-temporal y relaciones térmica. *Cuadernos de Herpetología*, 5(4): 19-22.
- Avery, R. 1979. *Lizards. A study in thermoregulation*. ThosonLtho. Ltd, East Kilbride. London, 56 pp.
- Avila-Pires, T. 1995. Lizards of Brasilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 299: 1-706.
- Bischoff, W., M. Cheylan, W. Böhme. 1984. *Lacerta lepida* Daudin, 1802 Perleidechse. Pp. 181-210. *In.* W. Böhme (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 2/I: *Echsen (Sauria) II (Lacertidae II: Lacerta)*. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- Casas-Andreu, G. y M. Currola-Hidalgo. 1993. Comparative ecology of two species of *Cnemidophorus* in central Jalisco, Mexico. En: *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)*. (Wright J y J. Vitt, Eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, OK. Pp. 135-150.
- Cowles, R. y C. Bogert. 1994. A preliminary study of termal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 83: 261-296.
- Cumana, L. 2005. Lista de familias y número de géneros y especies de angiospermas del parque Nacional Mochima, estados Anzoátegui y Sucre. *Fontus*, 12 y 13: 15-33.

- Díaz, J. y S. Cabezas-Díaz. 2004. Seasonal variation in the contribution of different behavioural mechanisms to lizard thermoregulation. *Funtional ecology*, 18: 867-875.
- Diaz, E. y C. Rocha. 2004. Thermal ecology, activity patterns, and microhábitat use by two sympatric whiptail lizards (*Cnemidophoru sabaetensis* and *Cnemidophorus ocellifer*) from northeastem Brazil. *Journal of Herpetology*, 38:586-588.
- Díaz, J., P. Iraeta y C. Monasterio. 2006. Seasonality provoques a shift of themal preferences in a températe lizard, but altitude does not. *Journal of Thermal Biology*, 31: 237-242.
- Foghin-Pillin, S. 2002. *Tiempo y clima en Venezuela*. Universidad Pedagógica Libertador. Caracas, Venezuela. 159 pp.
- Gandolfi, S. y C. Rocha. 1998. Orientation of thermoregulating *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) on termite mounds in an open of south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 19: 319-323.
- García-De La Peña, C., H. Gadsden, A. Contreras-Balderas y G. Castañeda. 2007. Ciclos de actividad diaria y estacional de un gremio de saurios de las dunas de arena de Viesca, Coahuila, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 78: 141-147.
- Giller, P. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, New York. 176 pp.
- González, L. y A. Prieto. 1999. Aspectos sobre la termorregulación y reproducción del lagarto *Ameiva ameiva melanocephala* Babour y Noble, 1915 (Sauria: Teiidae), en un bosque húmedo del estado Miranda, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, LIX (152): 3-17.
- González, L., J. Velásquez, H. Ferrer, J. García, F. Cala y J. Peñuela. 2008. Food habits of the lizard *Ameiva ameiva* (Linnaeus, 1758) (Sauria: Teiidae) in a tropophic forest of Sucre state, Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 28(2): 53-59.
- Hatano, F., D. Vrcibradic, C. Galdino, M. Cunha-Barros, C. Rocha y M. Van Sluy. 2001. Thermal ecology and activity patterns of the lizards community of the Restinga of Jurabatiba, Macaé, R. J. Revista Brasilera de Biologia, 61(2): 287-294.
- Hutchinson, V. y J. Maness. 1979. The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. *American Zoologist*, 19: 367-384.
- Huey, R. y M. Slatkin. 1976. Costs and benefist of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology*, 51: 363-384.
- Huey, R. 1982. Temperature, physiology and the ecology of reptiles. Pp. 25-91. En: *Biology of the reptilian* (Gans C. y F. Pough, Eds.). Vol. 12, Academic, London and New York.
- Kiefer, M., M. Van Sluys y C. Rocha. 2005. Body temperatures of *Tropidurus torquarus* (Squamata: Tropiduridae) from coastal populations: Do body temperatures vary along their geographic range? *Journal of Thermal Biology*, 30: 449-456.

- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, Publisher, Inc. New York. 655 pp.
- Lewis A. y J. Saliva. 1987. Effects of sex and size on home range, dominance, and activity budgets in *Ameiva exsul* (Lacertilia: Teiidae). *Herpetologica*, 43(3): 374-383.
- Nicholson, K., S. Torrence, D. Ghioca, J. Bhattacharjee, A. Andrei, J. Owen, N. Radke y G. Perry. 2005. The influence of temperatura and humidity on activity patterns of the lizards *Anolis stratulus* and *Ameiva exsul* in the British Virgin Island. *Caribbean Journal of Science*, 41(4): 870-873.
- Paulo, O.1988. Estudio eco-etológico da população de *Lacerta lepida* (Daudin 1802) (Sauria, Lacertidae) da ihla da Berlenga. Tesis de Licenciatura. Universidade de Lisboa. Lisboa. 314 pp.
- Pianka, E. 1970.Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology*, 51(4): 703-720.
- Pianka, E.1977. Reptilian species diversity. Pp. 1-34. En: C. Gans y D. Tinkle (eds.). *Biology of Reptilia*. Academic Press, New York.
- Pianka, E., R. Huey y L. Lawlor. 1979. Niche segregation in desert lizards. En: *Analysis of Ecological Systems*. (Horn, D., R. Mitchell y T. Stairs, Eds.). Ohio State University Columbus. USA. Pp. 67-115.
- Pianka, E. 1993. The many dimensions of a lizard's ecological niche. En: *Lacertids of the Mediterranean region: a biological approach.* (Valakos, E., W. Bohme, V. Pérez-Mellado y P. Maragous, Eds.). Hellenic Zoological Society, Kifissia, Attica. Pp. 121-154.
- Pough, F., R. Andrews, J. Cadle, M. Crump, A. Savitzky y K. Wells.2001. *Herpetology*. Segunda edición. Prentice Hall, New Jersey, E.E.U.U.
- Regal, P. 1983. The adaptive zone and behaviour of lizards. En: *Lizard ecology: studies of a model organism.* (Huey, R., E. Pianka y T. Schoener, Eds.). Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, U.S.A. Pp. 105-108.
- Schall, J. 1977. Thermal ecology of fives sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica*, 33: 261-272.
- Villavicencio, J., J. Acosta, M. Cánovas y J. Marinero. 2002. Patrones de actividad temporal, diaria y estacional de *Liolaemus pseudoanomalus* (Squamata: Tropiduridae) en el centro-oeste de Argentina. *Multequina*, 11: 51-60.
- Vitt, L.1995. The ecology of tropical lizards in the caatinga of northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of natural History*, 1: 1-29.
- Vitt, L. y M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a Tropical wet season: Lizards in the Lvrado area of northern Brazil. *Copeia*, 1995(2): 305-329.
- Willard, D. 1966. *The thermoecology of Cnemidophorus tigris*. PhD. Tesis. University California, Davis. USA.
- Zug, G., L. Vitt y J. Caldwell. 2001. *Herpetology: An introductory biology on amphibians and reptiles*. Segunda edición. Academic Press, San Diego, California, E.E.U.U.