

Importancia del melanismo en la biología térmica del lagarto *Phymaturus verdugo*

Literas, Sofía

Directora: Corbalán, Valeria

Codirectora: Moreno Azócar, Débora Lina



Tesina de grado

Ingeniería en Recursos Naturales Renovables

Facultad de Ciencias Agrarias

Universidad Nacional de Cuyo

Mendoza, 2017

AGRADECIMIENTOS

A mi directora Valeria por confiar en mí, por brindarme un lugar de trabajo, por enseñarme y corregirme, por su paciencia, su ayuda, su cariño y sus consejos.

A mi co-directora Lina por estar siempre disponible. Por enseñarme, por ser comprensiva y paciente.

A mis padres por su incondicional apoyo, por sus consejos, sus valores y su amor. Por el optimismo y la motivación que siempre me brindaron para seguir adelante.

A mis hermanos, Nicolás y Martín, por su amor, su apoyo y comprensión en mis horas de estudio.

A Julián, por su confianza, su amor y por estar siempre presente.

A Nadia Vicenzi por su compañerismo, su alegría y generosidad.

A Mica, Virgi, Estefi, Clari, Emi, Eli, Yani, Zami, Rodo, Lucas, Enzo y Fer, que siempre tuvieron una palabra de apoyo durante mis estudios y que me acompañaron en todo momento.

A Matías por haberme invitado a participar de las actividades de la Colección Herpetológica, por trabajar conmigo durante 5 años y por estar presente siempre.

A los integrantes de la cátedra de Biología Animal, Enrique, Sergio, Eduardo y Santiago.

INDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	7
2.1 OBJETIVOS	15
2.1.1. <i>Objetivo general</i>	15
2.1.2 <i>Objetivos particulares</i>	15
2.2 HIPÓTESIS.....	15
2.3 PREDICCIÓN	15
3. MATERIALES Y MÉTODOS	15
3.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	15
3.2 ESPECIE DE ESTUDIO	17
3.3 TRABAJO DE CAMPO	19
3.4 TRATAMIENTO DE DATOS.....	23
3.4.1 <i>Grado de melanismo</i>	23
3.4.2 <i>Reflectancia de la piel</i>	25
3.4.3 <i>Tasa de calentamiento: Constante de Tiempo Térmico</i>	25
3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	26
3.5.1 <i>Selección de los modelos de regresión</i>	27
4. RESULTADOS.....	28
4.1 RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES Y EL SEXO DE LOS INDIVIDUOS	28
4.2 RELACIÓN ENTRE EL ÁREA MELÁNICA Y LA REFLECTANCIA DE LA PIEL	28
4.3 RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES DE COLORACIÓN Y EL PESO DE LOS INDIVIDUOS.....	30
5. DISCUSIÓN.....	44
BIBLIOGRAFÍA.....	52

RESUMEN

El melanismo es la ocurrencia de pigmentación oscura en individuos. Entre las funciones que cumple el melanismo se encuentra la de facilitar la termorregulación. En animales ectotermos, como los lagartos, la termorregulación es realizada a través de mecanismos conductuales y fisiológicos. La hipótesis de melanismo térmico (HMT) propone que, en condiciones de temperaturas bajas, los individuos más oscuros (melánicos) tendrán menor reflectancia (y por ende mayor absorbancia) y estarán en ventaja respecto a los más claros debido a que ganarán temperatura más rápidamente (como consecuencia de la mayor absorción de radiación solar). Esta adquisición de temperatura en menor tiempo, permite que puedan dedicar más tiempo a otras actividades no termorreguladoras.

El objetivo de este trabajo fue corroborar, en el marco de la HMT, si el melanismo resulta beneficioso para la termorregulación en la lagartija de tres colores *Phymaturus verdugo*, que pertenece al grupo *palluma*, y se distribuye en el SO de la provincia de Mendoza. Esta especie se caracteriza por poseer un capuchón cefálico melánico; en algunos individuos este capuchón está restringido sólo a la cabeza, mientras que en otros individuos su extensión llega hasta detrás de los hombros. Tales diferencias en la coloración de individuos hacen de *P. verdugo* un buen objeto de estudio para poner a prueba la función térmica del melanismo.

Para analizar la función termorreguladora del melanismo se determinó la reflectancia de la piel en distintos sectores del cuerpo de los individuos, el grado de melanismo a través de fotografías y las tasas de calentamiento (constante de tiempo térmica) en condiciones semi-naturales hasta la temperatura de equilibrio (es decir, aquella a la cual el individuo igualó su temperatura corporal con la temperatura del ambiente). En primer lugar se evaluó la existencia de una relación entre el grado de melanismo y la reflectancia de la piel de los lagartos. A continuación, se estudió la relación entre las variables de coloración (melanismo total y dorsal, y reflectancia total y dorsal) y el peso de los individuos. Luego, se realizaron todos los modelos lineales posibles. La constante de tiempo térmica fue relacionada con el área melánica dorsal y total y con los valores de reflectancia, con el peso de los individuos y la temperatura máxima del aire durante los experimentos. Esto permitió la elección de modelos que proporcionaran el mejor ajuste.

Los resultados de este estudio demostraron que existe correlación entre la reflectancia de la piel de los individuos y el grado de melanismo (es decir, se cumple el supuesto de

que a mayor melanismo, menor es la reflectancia), siendo mayor en los machos. Además se comprobó que no existe relación entre las variables de coloración y el peso de los individuos. Se encontró que la temperatura del aire ejerce una acción mayor sobre las tasas de calentamiento, actuando como retardador de las mismas. Además, el melanismo posee una acción aceleradora del calentamiento en los machos, aunque no es altamente significativa. En las hembras, se encontró relación entre la reflectancia y la tasa de calentamiento, no así en machos. Tanto la reflectancia como la temperatura del aire tuvieron un efecto retardador de las tasas de calentamiento, la interacción de ambas funcionó como acelerador de las mismas.

Es necesario tener en cuenta una serie de aspectos metodológicos que podrían haber afectado los resultados, como las fluctuaciones de temperatura ambiental y velocidad del viento durante los experimentos, que pudieron influir en las velocidades de calentamiento de los individuos. Sin embargo, teniendo en cuenta estos resultados y estudios previos llevados a cabo en la especie, es posible que la función del melanismo también esté relacionada con interacciones sociales más que con una función termorreguladora.

Palabras clave: Termorregulación, Andes centrales, Ectotermos, Melanismo térmico, *Phymaturus verdugo*, reflectancia.

1. INTRODUCCIÓN

El estudio del color en la naturaleza ha generado diversas ideas sobre procesos ecológicos fundamentales, por lo que la investigación de las características del color en animales y las funciones asociadas es un área que está en continuo crecimiento (Kelber y Osorio, 2010). El color de los animales es el resultado de la reflectancia de la piel y afecta muchos aspectos de su biología, pudiendo desempeñar un papel en el ocultamiento, comunicación, respuesta inmune, termorregulación, protección UV, homeostasis, o alguna combinación de estos (Geen y Johnston, 2014).

La coloración melánica o melanismo, en particular, es la ocurrencia de pigmentación oscura en individuos dentro de una misma especie o entre especies relacionadas (Clusella-Trullas et al., 2007; Harris et al., 2013). Estudios previos que intentaron determinar el papel que cumple el melanismo han encontrado dificultades debido a la variedad de funciones que puede cumplir, las cuales no son mutuamente excluyentes (Clusella-Trullas et al., 2007). Una de las funciones que cumple es de comunicación, tanto intra como interespecífica. Dentro de la comunicación intraespecífica se pueden mencionar la elección de pareja y la competencia intrasexual (Wiernasz, 1989), mientras que dentro de las interacciones interespecíficas, es utilizado como coloración de advertencia, en general en combinación con otros colores. Además, puede cumplir una función críptica cuando el melanismo es utilizado para evitar los depredadores (Kettlewell, 1973; Endler, 1984). Otras funciones relacionadas al melanismo incluyen la protección de la radiación ultravioleta (Kingsolver y Wiernasz, 1991; Ducrest et al., 2008), la respuesta al estrés (Ducrest et al., 2008), el comportamiento agresivo (Pryke et al., 2001; Ducrest et al., 2008), la actividad de glándulas exócrinas como la sebácea, prepuccial, harderiana o lacrimal (Ducrest et al., 2008), la resistencia a enfermedades (Wilson et al., 2001; Ducrest et al., 2008), la homeostasis energética (tasa metabólica, tamaño y masa corporal) (Ducrest et al., 2008) y la termorregulación (Kingsolver y Wiernasz, 1991). La mayoría de

estas funciones han sido demostradas para insectos, mientras que los estudios en reptiles aún son escasos, y han sido principalmente dirigidos a la función termorreguladora (Clusella-Trullas et al., 2009; Geen y Johnston, 2014; Moreno Azócar et al., 2015, 2016; Tanaka, 2005).

Wilson et al. (2001) estudiaron el rol que cumple el melanismo en los insectos cuando se encuentran en altas densidades poblacionales como contramedida a la transmisión de patógenos. Demostraron que la melanina tiene propiedades que probablemente aumenten la inmuno-competencia. En primer lugar, porque es un polímero, y es probable que fortalezca la cutícula y así mejore su capacidad de actuar como barrera física en la penetración de patógenos de entrada cutánea. En segundo lugar, porque es tóxica para los microorganismos y tiene una potente capacidad antimicrobiana (Wilson et al., 2001). La coloración melánica puede ser además un rasgo seleccionado sexualmente (Bize et al., 2006). Wiernasz (1989) estudió la relación del melanismo con la selección sexual en mariposas *Pieris occidentalis* (*Lepidoptera: Pieridae*), demostrando que las hembras prefieren a los machos que presenten alas dorsales melánicas (Wiernasz, 1989). El melanismo en los animales también puede contribuir en el ocultamiento, para evitar o reducir el riesgo de ser detectado por los depredadores (Endler, 1984). Para que el animal sea críptico, el patrón de color se debe asemejar al sustrato que habitan según es percibido por los depredadores (Endler, 1990). Stuart-Fox et al. (2004) realizaron una cuantificación de la cripsis de los lagartos *Ctenophorus decresii* con el sustrato natural según lo perciben los posibles depredadores aviares. Indicaron que hay diferencias en la aparición de cripsis entre poblaciones y entre sexos, apoyando la hipótesis de que la cripsis juega un papel importante en la evolución y que los patrones de color representan un equilibrio entre la necesidad de evidencia para la señalización y la necesidad de la cripsis para evitar la depredación (Stuart Fox et al., 2004).

Dentro de las funciones que cumple el melanismo una de las funciones propuestas es la termorregulación, que fue demostrada en mariposas como *Pharnassius phoebus* (Guppy, 1986) y *Argynnis paphia* (Magnus, 1958) y en algunas especies de reptiles (Tanaka, 2005; Geen y Johnston, 2014; Clusella-Trullas et al., 2009). En animales ectotermos, la temperatura corporal es la variable fisiológica más importante, porque afecta el desempeño conductual y fisiológico (Huey, 1982; Huey y Kingsolver, 1989; Angilletta et al., 2002). La mayoría de los aspectos del desempeño son optimizados en un rango estrecho de temperaturas (Angilletta et al., 2002), por lo que la adecuación biológica de los ectotermos está directamente relacionada al tiempo que son capaces de estar activos a temperaturas corporales óptimas (Huey y Slatkin, 1976; Labra y Vidal, 2003). Los ectotermos presentan una amplia diversidad de mecanismos termorregulatorios, entre los cuales el más común es el conductual, seguido del fisiológico (Bartholomew, 1982). Dentro de los mecanismos conductuales, la termorregulación es realizada a través de movimientos entre el sol y la sombra, selección de microhábitats, cambios posturales, refrigeración a través de refugios, entre otros (Huey y Slatkin, 1976; Huey, 1982; Castilla et al., 1999). Los ectotermos invierten tiempo y energía en regular su temperatura corporal, siendo el principal costo la reducción de tiempo para otras actividades no termorreguladoras como forrajeo, defensa del territorio, encuentro de pareja, escape de depredadores y búsqueda de alimento (De Jong et al., 1996; Clusella-Trullas et al., 2007, 2008; Corbalán et al., 2013; Harris et al., 2013; Moreno Azócar et al., 2013; Geen y Johnston, 2014). Por lo tanto, una desviación de las temperaturas corporales experimentadas por un animal a partir de sus temperaturas corporales óptimas puede reducir la aptitud (Angilletta et al., 2002).

La reflectancia de la piel es una forma de medir la coloración. Esta reflectancia es una característica relacionada a distintas funciones ecológicas, fisiológicas y etológicas.

Abarca distintas partes del espectro de radiación, desde el ultravioleta (UV) hasta la región cercana al infrarrojo (NIR). Las distintas funciones relacionadas a la reflectancia pueden estar vinculadas a las longitudes de onda reflejadas. Partiendo de que la reflectancia de la piel es lo opuesto a la absorbancia, la hipótesis de melanismo térmico (HMT) propone que los individuos más oscuros (melánicos) tendrán menor reflectancia (y por ende mayor absorbancia). Los individuos melánicos estarán en ventaja en condiciones de temperaturas bajas respecto a los más claros debido a que se calientan más rápidamente (como consecuencia de la mayor absorción de radiación solar), adquiriendo una temperatura óptima en menor tiempo y pudiendo dedicar así más tiempo a otras actividades no termorreguladoras (Gates, 1980; Clusella-Trullas et al., 2007). Por lo tanto, la HMT implica cuatro supuestos: que las especies diurnas melánicas debieran habitar en zonas más frías que las especies más claras; que el melanismo resulta en un mayor *fitness* para individuos que habitan en climas fríos; que el beneficio se observa en individuos a igual masa corporal y que existe una coadaptación entre coloración, fisiología y comportamiento (Clusella-Trullas et al., 2007).

Si bien son limitados los estudios sobre la función termorreguladora del melanismo, ha sido demostrada en lagartos cordílicos (Clusella-Trullas et al., 2009), scíncidos (Geen y Johnston, 2014), liolaemidos (Pearson, 1977; Moreno Azócar et al., 2015 y 2016), ofidios (Tanaka, 2005), ranas (Vences et al., 2002) y sapos (Sanabria et al. 2014), entre otros. Por el contrario, no se ha podido demostrar la HMT en el saltamonte pigmeo (*Tetrix undulata*) (Forsman, 2011), y en la lagartija vivípara (*Zootoca vivipara*) (Gvoždík, 1999). Otros autores sólo encontraron sustento parcial para la HMT (Crisp et al., 1979, Gvoždík, 1999, Herczeg et al., 2007)

Uno de los estudios que encontró soporte para la HMT fue el de Clusella-Trullas et al. (2009). Estos autores estudiaron tres especies relacionadas de lagartos cordílicos que

difieren en la reflectancia de la piel para probar la HMT en condiciones de bajas temperaturas. Dos de las especies, *Cordylus niger* y *Cordylus oelofseni*, son melánicas y habitan áreas peninsulares y de montañas de la provincia del Cabo en Sudáfrica, respectivamente, mientras que la tercera, *Cordylus cordylus* es una especie no melánica que habita áreas bajas en el interior de la provincia. Mediante la combinación de datos teóricos, experimentales y de campo sobre estas especies, demostraron que la velocidad de calentamiento fue más rápida y la temperatura corporal fue más alta en las especies melánicas con respecto a la especie no melánica; siendo la coloración melánica una ventaja en condiciones de baja temperatura ambiental. Este hallazgo fue más pronunciado para *C. oelofseni*, confiriéndole una mayor ventaja térmica por las bajas temperaturas en su hábitat. Así demostraron que la variación de la reflectancia de la piel tiene efectos significativos en el equilibrio térmico de los cordilidos (Clusella-Trullas et al., 2009). En el caso del estudio llevado a cabo en *Tiliqua scincoides*, Geen y Johnston (2014) midieron las tasas de calentamiento bajo una fuente de calor radiante, y las tasas de enfriamiento, en una caja enfriada con hielo, empleando lagartos vivos. Los efectos de la reflectancia de la piel sobre la transferencia de calor fueron claros a pesar de la influencia sustancial del tamaño del cuerpo. Los individuos melánicos mostraron baja reflectancia y ganaron calor más rápidamente, pero también lo perdieron más rápidamente que los no melánicos altamente reflectantes. En ofidios, Tanaka (2005) comparó la influencia de factores ambientales, la coloración y el tamaño corporal de dos morfos de la serpiente *Elaphe quadrivirgata* sobre la obtención de calor de los individuos, en condiciones experimentales. El autor no encontró efecto del tamaño corporal, pero sí del melanismo sobre las tasas de calentamiento.

En la Argentina se ha comenzado a desarrollar esta temática en especies del género *Liolaemus* (Moreno Azócar, 2013; Escudero et al., 2016; Moreno Azócar et al., 2016) y del

género *Phymaturus* (Corbalán et al., 2016a). En el caso del género *Liolaemus*, Escudero et al. (2016) estudiaron las relaciones entre el melanismo y el tamaño corporal en el tiempo, y entre melanismo y el sexo, estudiando ejemplares de *Liolaemus xanthoviridis*, un lagarto que se caracteriza por poseer un melanismo ventral extenso. Los investigadores demostraron que la población de *L. xanthoviridis* estudiada mostraba distintos grados de melanismo, explicado principalmente por la longitud hocico-cloaca (LHC) y el sexo. El melanismo ventral aumentó con el LHC de los individuos, siendo mayor en machos que en hembras. Además, observaron un aumento del área melánica con la edad de los individuos. Estos investigadores no analizaron el rol que cumple el melanismo en la especie. Por otro lado, Moreno Azocar et al. (2015) analizaron la variación del melanismo en relación al tamaño corporal y a las características ambientales de los ambientes de lagartos *Liolaemus* del grupo *goetschi*, encontrando un patrón claro en soporte de la HMT, con especies de mayor tamaño y melanismo a mayores latitudes. En Moreno Azocar et al. (2016), los autores evaluaron cómo el tamaño corporal y la coloración melánica afectan las tasas de calentamiento y enfriamiento en individuos vivos y luego en individuos sacrificados. Los organismos vivos mostraron tasas de calentamiento menos variables y más rápidas que los organismos muertos, sugiriendo que los primeros realizaban ajustes conductuales y/o fisiológicos (Moreno Azocar et al., 2016). Además, los individuos más grandes mostraron velocidades de calentamiento y enfriamiento más lentas. No observaron la influencia del melanismo dorsal en las tasas de calentamiento; ya sea porque no tuvo ningún efecto, o por la mayor influencia de la masa corporal. Sin embargo, cuando analizaron los individuos muertos de tamaños similares con diferente coloración, observaron que los más oscuros ganaban calor más rápido que los más claros considerando su masa corporal (Moreno Azocar et al, 2016), encontrando así apoyo parcial a los supuestos de la HMT.

El género de lagartos *Phymaturus* es conocido por ser muy conservativo en varios aspectos de su biología, incluyendo la biología térmica. La utilización de heliotermia durante los períodos de mayor radiación solar del día y tigmotermia durante las tardes se ha registrado en especies del género como *P. roigorum*, *P. payuniaie* (Corbalán y Debandi, 2013), y en *P. palluma* (Vicenzi, 2018). Estas especies cambian la fuente de calor de acuerdo al estado del tiempo adoptando la tigmotermia durante períodos nublados. Además, se ha registrado en *P. extridilus* y *P. williamsi*, la utilización de la heliotermia y la tigmotermia en distintas horas del día (Laspiur, 2010; Gómez Alés *et al.*, 2017). Todas las especies del género *Phymaturus* son vivíparas, herbívoras y saxícolas (es decir, que utilizan las rocas para asolearse y refugiarse, Scolaro, 2008; Cruz *et al.*, 2009; Debandi *et al.*, 2012; Corbalán *et al.*, 2013). Habitan sistemas montañosos andinos y extra-andinos de Argentina y Chile. En la Argentina las especies pueden encontrarse desde la provincia de Catamarca hasta la frontera sur de Chubut (Scolaro, 2008). En la actualidad, el género *Phymaturus* contiene dos grupos de especies, el grupo *palluma* (Cei y Scolaro, 2006) y el *patagonicus* (Etheridge, 1995). El grupo *palluma* contiene especies de mayor tamaño y cola más espinosa que el grupo *patagonicus*, y su distribución abarca desde Catamarca hasta Neuquén (Cei, 1986), mientras que el grupo *patagonicus* habita la estepa patagónica desde Mendoza hasta Chubut.

En particular *Phymaturus verdugo*, que pertenece al grupo *palluma*, se caracteriza por poseer un capuchón cefálico melánico. Este capuchón es variable en cuanto a su extensión: en algunos individuos está restringido sólo a la cabeza, mientras que en otros llega hasta detrás de los hombros, por lo que constituye un buen objeto de estudio para analizar la función termorreguladora del melanismo. Los estudios preliminares realizados en *P. verdugo* se refieren a la evaluación de la temperatura preferida (T_{pref}) en laboratorio en un gradiente térmico, y la efectividad en la termorregulación (Corbalán *et al.* 2016b).

Los resultados indicaron que la T_{pref} de *P. verdugo* es significativamente más alta que la de otras especies del grupo *palluma*, como *P. roigorum* y *P. palluma*. Los autores no encontraron diferencias entre sexos, pero sí entre morfos con mayor o menor grado de melanismo, teniendo los individuos más claros (o poco melánicos) T_{pref} superior a los más melánicos. Además, Corbalán et al. (2016a) pusieron a prueba la HMT en *P. verdugo* comparando las tasas de calentamiento entre estos morfos en laboratorio (como el tiempo transcurrido en pasar de 15°C a 35°C), no hallando diferencias entre ellas. Por lo tanto, el estudio realizado no permitió demostrar el cumplimiento de la HMT en esta especie.

En general, las tasas de calentamiento evaluadas en los estudios de termorregulación fueron obtenidas en condiciones de laboratorio (con lámparas infrarrojas como fuente de calor), mientras que el color, muchas veces ha sido descrito cualitativamente (Geen y Johnston, 2014). Para el caso de la evaluación de las tasas de calentamiento en *P. verdugo*, es posible que, al haber sido medidas a través de una fuente artificial de calor, esta metodología haya afectado los resultados. Por este motivo, el objetivo de este trabajo fue poner a prueba la HMT en esta especie en condiciones naturales, es decir, evaluando las tasas de calentamiento en las primeras horas de la mañana bajo la radiación solar.

En la actualidad, el uso de la espectrofotometría y de las fotografías para cuantificar el color permite una medición objetiva y comparable independiente de los sistemas visuales (Umbers et al., 2013). Estas metodologías fueron utilizadas en este estudio para relacionar la reflectancia de la piel y la proporción de melanismo con las tasas de calentamiento en *P. verdugo*.

2.1 OBJETIVOS

2.1.1. Objetivo general

Evaluar el efecto del melanismo en la adquisición de la temperatura corporal bajo condiciones semi-naturales, de la lagartija de tres colores *Phymaturus verdugo*.

2.1.2 Objetivos particulares

- Determinar el grado de melanismo y la reflectancia de la piel en poblaciones del lagarto *P. verdugo* del SO de la provincia de Mendoza, para evaluar la relación existente entre ambas.
- Evaluar las tasas de calentamiento y su relación con el melanismo y reflectancia de la piel de los individuos con diferente grado de melanismo.

2.2 HIPÓTESIS

De acuerdo a la Hipótesis del Melanismo Térmico, en ejemplares de *P. verdugo*, que habitan ambientes con bajas temperaturas, el melanismo confiere una ventaja adaptativa, que se reflejará en las tasas de calentamiento.

2.3 PREDICCIÓN

“Los individuos más melánicos (con menor reflectancia) absorberán mayor radiación solar y por lo tanto tendrán tasas de calentamiento más rápidas que los individuos más claros, a igual peso”.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en poblaciones de *P. verdugo* localizadas sobre la ruta internacional N° 145, entre la localidad de Las Loicas y el Paso Pehuenche (WGS84, 35,97° S, 70,38° O, 2523 msnm) y sobre la ruta N° 226 entre Las Loicas y Paso El Planchón (35,20° S, 70,52° O, 2346 msnm) en los Andes centrales de Argentina (Fig.1).

El clima en la región es periglacial atenuado (Capitanelli, 1999). Los datos climáticos más cercanos de la región provienen de Valle Hermoso (WGS 84, 35,14 ° S, 70,20 ° O, 2250 msnm) (Ortíz Maldonado, 2001). La temperatura media mínima del aire en el mes más frío (agosto) es de -6.2° C, mientras que la temperatura media máxima del aire en el mes más cálido (enero) es de 21.5 °C (Ortíz Maldonado, 2001). El área está influenciada por los vientos del oeste y el ciclón del Pacífico Sur, con fuertes nevadas imperantes en invierno (Trombotto Liaudat et al., 2014). La región está cubierta con nieve alrededor de seis meses en el año (de abril-mayo a septiembre-octubre). Debido a tales condiciones climáticas adversas, la actividad de las lagartijas en estas áreas montañosas queda reducida a un corto período de tiempo, desde mediados de primavera hasta principios de otoño, hibernando durante el periodo desfavorable (Cej, 1986).



Fig.1. Área de estudio. A. Sitio localizado sobre la ruta internacional N° 145, entre la localidad de Las Loicas y el Paso Pehuenche (WGS84, 35,97° S, 70,38° O, 2523 msnm). B. Sitio localizado sobre la ruta N° 226 entre Las Loicas y Paso El Planchón (35,20° S, 70,52° O, 2346 msnm) en los Andes centrales de Argentina.

3.2 Especie de estudio

El género *Phymaturus* (Reptilia: Liolaemidae) se distribuye en las montañas de Argentina y Chile y comprende dos grupos de especies, *palluma* y *patagonicus*. El grupo *palluma* (antes llamado *flagellifer*) se distribuye en el norte de Argentina (entre 25° y 39° S), y el grupo *patagonicus* en el sur (entre 36° y 46° S). Las especies del grupo *palluma* habitan montañas de 1200 a 4500 m de altura, mientras que las pertenecientes al grupo *patagonicus* habitan áreas rocosas entre los 350 a 2700 msnm (Debandi et al., 2012). El género *Phymaturus* presenta características conservadoras, ya que todas las especies son saxícolas, herbívoras, vivíparas y de hábitos diurnos (Scolaro et al., 2008; Corbalán et al., 2013).

Phymaturus verdugo es una especie perteneciente al grupo *palluma*, se distribuye en el SO de la provincia de Mendoza (Cei y Videla, 2003). Si bien Ávila et al. (2007) mencionan la presencia de *P. verdugo* para el volcán Domuyo, en la provincia de Neuquén, posteriormente Morando et al. (2013) consideran la población del volcán Domuyo como una especie candidata (es decir, una especie nueva, aún no descripta). En su análisis filogenético, Morando et al. (2013) sólo utilizan muestras de *P. verdugo* provenientes de la provincia de Mendoza. Por esta razón actualmente se considera que la distribución de *P. verdugo* está restringida a la provincia de Mendoza, constituyendo un endemismo. En la actualidad, *P. verdugo* es una especie vulnerable, las poblaciones están siendo afectadas por una alteración del hábitat debido a obras de infraestructura.

Los individuos de *P. verdugo* se identifican fácilmente por su coloración, mostrando un dimorfismo sexual marcado. Poseen el cuerpo robusto, ancho y aplanado, con LHC medio en machos de 117mm y en hembras de 100mm aproximadamente. En los machos la cabeza es ligeramente distinta del cuello. Los machos juveniles y adultos poseen en la región precloacal, una hilera de poros secretorios, sin embargo algunas hembras tienen

vestigios de éstos (Cei y Videla, 2003). En la descripción original, Cei y Videla (2003) caracterizan los patrones de color para ambos sexos. A los machos de la especie los describen con la cabeza, el cuello, los hombros y la mayor parte de los antebrazos de color totalmente negro que se extiende a la región axilar y el pecho. Dorsalmente son de color verde con una reticulación negra, desde la línea vertebral en el hombro hasta la cola, también reticulaciones negras sobre la superficie dorsal de las extremidades anteriores y sobre las posteriores. La superficie ventral es de color amarillenta, manchada con débiles marcas azuladas y la superficie ventral de los miembros posteriores también azulada. La cola puede ser amarillenta o amarillo-naranja; la punta de las escamas mucronadas, de color pardusco. En la región precloacal los poros son de color rojizo-anaranjado. Las hembras se distinguen por la extensión reducida de la pigmentación melánica anterior, presente sólo como bandas oscuras bilaterales en la cabeza, hombros y pliegues laterales de la nuca, casi vestigiales en algunos individuos. El dorso de color gris blanquecino, con pequeñas marcas negruzcas más evidentes en el pecho y la región gular. La cola es más delgada y más suavemente mucronada que en los machos. La coloración amarillenta o amarillenta brillante de los machos disminuye en las hembras y la cola es gris-amarillenta (Cei y Videla, 2003).

Lobo y Nenda (2015) mencionan dos tipos de melanismo en *Phymaturus*. Uno de ellos es un melanismo total que cubre completamente la cabeza, el cuerpo y los miembros. Este tipo de melanismo pueden exhibirlo ambos sexos y ha sido observado únicamente en especies del grupo *patagonicus*. El segundo es un melanismo parcial, restringido al cuello y la cabeza, y determinado por el dimorfismo sexual (Lobo y Nenda, 2015). Este caso es evidente en especies del grupo *palluma*, cuyos machos exhiben una pigmentación melánica que cubre parcial o totalmente el cuello y la cabeza. Contrariamente a esta afirmación, Corbalán et al. (2016c) han reportado que en *P.*

verdugo existe una gran variabilidad en el porcentaje de melanismo y que, además, puede estar presente también en la región cefálica y en los flancos de las hembras, por lo que no sería una condición relacionada al dimorfismo sexual (Fig.2).



Fig. 2. Variabilidad en el grado de melanismo de *Phymaturus verdugo*. En la parte superior se muestran ejemplares de *P. verdugo* machos y en el inferior hembras (A) Macho melánico (B) Macho poco melánico (C) Hembra melánica y (D) Hembra poco melánica.

3.3 Trabajo de campo

La metodología de trabajo consistió en la captura de individuos adultos de *P. verdugo* por medio de lazos (Vanzolini y Nelson, 1990) en enero de 2017. Se trabajó con 28 individuos machos y 23 hembras que mostraban distinto grado de melanismo. Los individuos se georreferenciaron en el momento de la captura (para su posterior liberación) y se trasladaron en bolsas de tela individuales hasta un laboratorio acondicionado en la localidad de Las Loicas, a pocos kilómetros del área de captura. Allí se les registró el sexo y se les tomaron medidas morfométricas como el largo hocico-cloaca (LHC) con calibre digital con precisión de 0,01 mm y el peso utilizando una balanza digital (Prec th 200 - 200 g x 0,1 g, China).

Para llevar a cabo el primer objetivo propuesto se calculó el área melánica. Se tomaron fotografías dorsales y ventrales a cada uno de los individuos capturados utilizando una cámara digital Nikon D3200 y un lente Nikkor 50 mm 1.86, bajo condiciones naturales de luz y cielo despejado. Se utilizó un trípode a fin de mantener la cámara inmóvil y mantener una distancia constante entre el lente y el animal. La cámara se utilizó con velocidad automática, balance de blancos automático, ISO 800 y F16 (fijo). A partir de estas fotografías se determinó posteriormente la superficie del cuerpo con coloración melánica (Ver sección tratamiento de datos).

Luego se midió la reflectancia de la piel cuando los individuos estaban a temperatura ambiente. Las mediciones se realizaron en 11 sectores del cuerpo de los individuos: (1) cabeza, detrás de escama pineal, (2) nuca (detrás de las escamas cefálicas), (3) entre escápulas, (4) mitad del dorso al lado de la línea vertebral, (5) dorso entre patas posteriores, (6) mejilla, justo detrás del ojo (7) mentón, (8) garganta, (9) pecho, (10) vientre (lateral) y (11) abdomen (lateral) (Fig. 3). Para ello se utilizó un espectrofotómetro portátil (EL200-XR1, Ocean Optics JAZ, Ocean Optics USA) siguiendo protocolos definidos (Endler, 1990; Stuart-Fox et al., 2004; Vroonen et al., 2012). Este espectrofotómetro permitió medir la reflectancia en el espectro visible, UV y NIR (infrarrojo cercano) desde 240 a 850 nm, en un sector pequeño del animal (3.5 x 5 mm). El espectrofotómetro posee una sonda de fibra óptica bifurcada, que ilumina con una lámpara de xenón PX-2, al tiempo que recoge los datos de reflectancia de la superficie del cuerpo. La sonda está cubierta con un tubo de caucho negro cortado en su extremo en bisel (a 45°C) que permite mantener una distancia de 5 mm entre ésta y la piel y a la vez evitar la incidencia de la luz ambiental. La superficie de medición resultante es elíptica, abarcando un área de 10 mm². La calibración se realizó utilizando un blanco estándar de reflectancia difusa WS-1, y tanto el valor del blanco como del negro se tomaron cada 20 minutos. Para la

obtención de los valores de reflectancia se utilizó el software Ocean View versión (Ocean Optics, 2013).

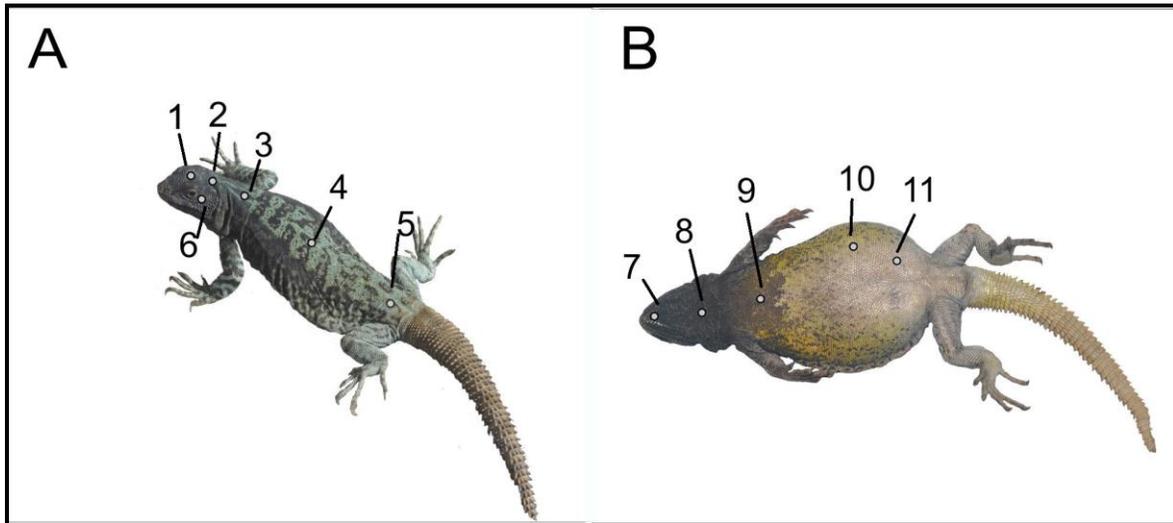


Fig. 3. Sectores del cuerpo de *Phymaturus verdugo* en donde se midió *Reflectancia*. A. En posición dorsal: (1) cabeza, detrás de escama pineal, (2) nuca, (3) entre escápulas, (4) mitad del dorso, (5) dorso entre patas posteriores y (6) mejilla. B. En posición ventral: (7) mentón, (8) garganta, (9) pecho, (10) vientre y (11) abdomen.

Para cumplir el segundo objetivo se evaluaron las tasas de calentamiento. Para ello se colocaron los ejemplares en dos terrarios, con 4 y 8 individuos cada uno, y se adhirieron a la base de los mismos con cinta hipoalérgica para impedir que puedan moverse libremente y así estandarizar la exposición al sol y que todos los individuos recibieran el calor de forma uniforme (Fig.4). Ambos terrarios recibían la luz directa del sol en las primeras horas de la mañana, estando ubicados en la misma dirección respecto al sol. A cada individuo se le adhirió con cinta hipoalérgica una termocupla ultrafina tipo T, en el vientre, conectada a un datalogger (de 4 y de 8 canales respectivamente). Cada datalogger (OMEGA TC-08) registró las temperaturas corporales cada 15 segundos desde una temperatura corporal de 15°C (lograda manteniendo los individuos en heladera antes de comenzar cada experimento) hasta que alcanzaron los 35°C. En forma simultánea se registró la temperatura del aire dentro del terrario cada 15 segundos con

una termocupla tipo K conectada a un datalogger independiente. Cada experimento, entonces, fue realizado con 12 especímenes al mismo tiempo intentando que cada tratamiento contuviera individuos muy melánicos y poco melánicos, y que los sexos estuvieran representados en forma equitativa.

Se dio inicio al experimento con la salida del sol, aproximadamente a las 9.00 am. Una vez que ambos terrarios estuvieron iluminados por el sol de manera uniforme, se colocaron los individuos en forma simultánea en los mismos. Una vez alcanzados los 35° C, los individuos fueron retirados del terrario y se les permitió recuperarse en la sombra, proporcionándoles agua. Los experimentos se llevaron a cabo durante cinco días consecutivos, pero cada individuo fue sometido una sola vez a la obtención de su tasa de calentamiento. Al finalizar los experimentos los individuos fueron devueltos a su lugar de origen.



Fig. 4. A. Experimentos de tasas de calentamiento realizados en los terrarios con los individuos de *Phymaturus verdugo*. B. Individuos de *P. verdugo* adheridos al terrario con cinta hipoalérgica para impedir que puedan moverse libremente.

3.4 Tratamiento de datos

3.4.1 Grado de melanismo

El área melánica de cada individuo se obtuvo de la proporción respecto de la superficie corporal dorsal, ventral y total (Moreno Azócar et al., 2015; 2016; Escudero et al., 2016). Para calcular la proporción de área melánica total se consideraron tanto la superficie dorsal como ventral. Los análisis fueron realizados teniendo en cuenta la proporción melánica total y la proporción melánica dorsal, ya que ésta es la mayor responsable de la adquisición de temperatura por los individuos, por su exposición a la radiación solar.

Luego de obtener las fotos de cada individuo en formato jpg en posición normal (dorso) y supina (vientre), se trabajó con el software Image J (Moreno Azocar et al., 2015) (Fig. 5). Como primera instancia se estableció una escala a partir de una distancia conocida. A continuación, las fotos fueron transformadas a escala de grises (8 bits) (Fig. 6). Una imagen en escala de grises configura un arreglo rectangular de puntos (píxeles) a cada uno de los cuales se le asigna un número entre 0 y 255. El valor 0 representa el negro absoluto y el valor 255 representa el blanco absoluto. Los números comprendidos entre 0 y 255 representan lo que se conoce como una escala de grises. Así las zonas oscuras de la imagen estarán representadas por píxeles con valores cercanos a 0 mientras que las zonas muy claras con píxeles cercanos a 255. Luego de transformar las fotos en escala de grises, se recortaron quitando a cada individuo las extremidades (patas y la cola), y el fondo de la imagen. A continuación se utilizó la herramienta “wand (tracing) tool” con su función asociada “threshold” (min error), que de forma automática, selecciona las áreas melánicas dentro del rango total (0-255). Luego se calculó el área (en cm^2) y las proporciones respectivas.

Una vez obtenidas las superficies melánicas de los individuos se realizó la transformación de los datos para el cumplimiento de los supuestos requeridos por el método estadístico. Para ello se obtuvo el arco seno de la raíz cuadrada de las proporciones obtenidas (Steel et al., 1985). La unidad de medida de los valores transformados es radián.



Fig. 5. Fotografía tomada con luz natural de una hembra melánica de *Phymaturus verdugo*: A. Posición normal (dorsal). B. Posición supina (ventral).

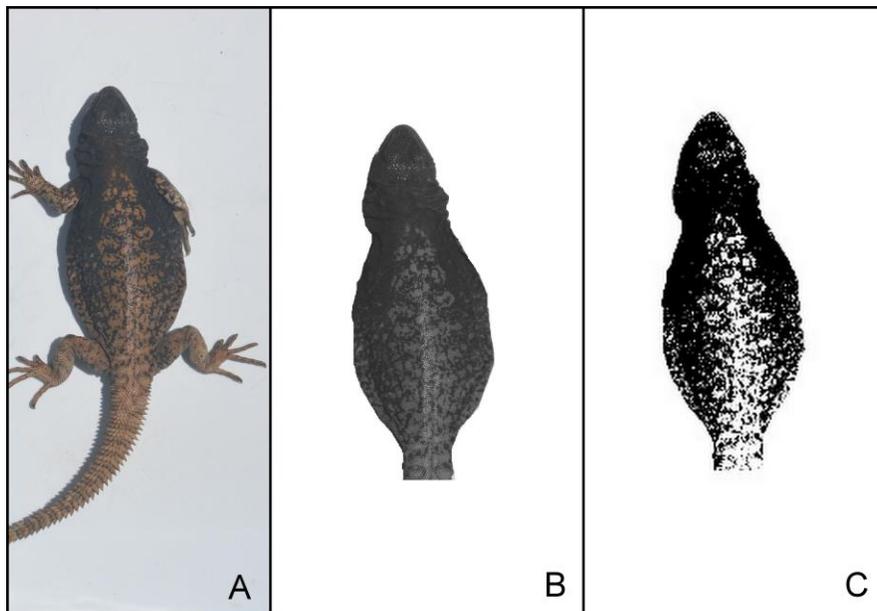


Fig. 6. Procesamiento de imágenes para la obtención del porcentaje de melanismo corporal, tomando como ejemplo la medición del melanismo dorsal de un individuo

de *Phymaturus verdugo*: A. fotografía tomada con luz natural. B. Eliminación del fondo y de las extremidades del individuo. C. Selección y medición de la superficie melánica del individuo.

3.4.2 Reflectancia de la piel

Para cuantificar el color se utilizó la metodología propuesta por Endler (1990), donde utiliza tres variables: saturación (o *chroma*, en inglés), matiz (o *hue*) y brillo (o *brightness*), que quedan definidas por la forma de la curva espectral. Esta curva es obtenida a través de las mediciones realizadas con el espectrofotómetro. La saturación es la pendiente de la curva cuando alcanza el pico en determinada longitud de onda y representa la pureza del color; el matiz es el “pico” de reflectancia y representa lo que nosotros conocemos como rojo, amarillo, verde, etc.; y el brillo, es el área bajo la curva (diferencia entre colores claros y oscuros) (Endler, 1990). Esta última variable representa la cantidad de luz reflejada y al ser la inversa de la absorbancia es la variable de interés en relación a la ganancia de energía. Por este motivo es la única variable que se utilizó para calcular la reflectancia total de los individuos. El brillo se calculó como la sumatoria de todos los valores de reflectancia para cada uno de los 11 puntos desde 240 a 850 nm de cada individuo. Luego se obtuvo el valor promedio por individuo para el dorso y para la superficie total. En el caso del promedio de la reflectancia total la sumatoria se realizó con todos los sectores (del 1 al 11, Fig. 3) y en el caso de la reflectancia promedio dorsal se utilizaron los puntos que corresponden sólo a la superficie dorsal (del 1 al 6; Fig.3, A).

3.4.3 Tasa de calentamiento: Constante de Tiempo Térmico

Para cada individuo se calculó la constante de tiempo térmico ($\tau = T$) propuesta por Smith (1976) y utilizada posteriormente por Cossins y Bowler (1987) y Vidal et al. (2008), en donde: $\tau = -0,4343/b$, siendo b la pendiente del $\ln(T_i - T_a)$ respecto del tiempo (expresado en minutos), T_i la temperatura corporal del individuo a lo largo del tiempo y T_a la temperatura del aire. En este trabajo la constante de tiempo térmico se calculó hasta que la temperatura del individuo se igualó con la temperatura del aire, denominada

temperatura de equilibrio. Las constantes de tiempo térmico (T_{eq}) adquieren valores mayores a tasas más lentas; por ello cuando se hace referencia a T_{eq} bajos (cerca de cero) indicarán tasas de calentamiento más rápidas y valores mayores, tasas más lentas.

3.5 Análisis estadístico

En primer lugar se eliminaron los valores atípicos que pudieran afectar los resultados de los análisis estadísticos. Se estableció el nivel de significancia de 0,05. Luego se realizó la Prueba t de Student entre machos y hembras para la comparación de las variables peso, longitud hocico-cloaca (LHC), melanismo dorsal y total, reflectancia dorsal y total.

Al verificar dimorfismo sexual en peso y longitud, así como en la proporción de melanismo y reflectancia (ver resultados), se decidió realizar los análisis para cada sexo independientemente. A continuación, con el fin de verificar si existe relación entre las variables melanismo y la reflectancia de la piel de los lagartos se realizó una correlación para el total de los individuos capturados. En esta correlación se utilizaron las variables: área melánica total y reflectancia total. Además, debido a que la mayor responsable de la adquisición de temperatura por los individuos es la superficie dorsal por su exposición a la radiación solar, se realizó una correlación entre el área melánica dorsal y la reflectancia dorsal. Finalmente, se verificó si existe correlación entre cada una de estas variables de coloración (melanismo total y dorsal, y reflectancia total y dorsal), con el peso de los individuos.

Para evaluar si el melanismo influye en el calentamiento del individuo se consideraron todos los modelos lineales posibles con la finalidad de saber qué modelo describe mejor la variabilidad de los datos. La variable respuesta (constantes de tiempo térmico, T_{eq}) fue incluida en los modelos de regresión lineal considerando el melanismo total (M_{tot} , área melánica total en su forma transformada), el peso de los individuos (p), la temperatura del

aire máxima ($T_{a_{max}}$) y las interacciones entre ellas, como variables predictoras. Modelos similares se realizaron para el melanismo dorsal (Meldor) y la reflectancia total (Reftot) y dorsal (Refdor).

La elección del peso de los individuos (p) como una de las variables regresoras, se basó en uno de los supuestos de la HMT, que expresa que el melanismo debe ser evaluado en individuos de igual tamaño corporal (o peso), ya que el calentamiento o enfriamiento son más lentos a medida que aumenta la masa corporal. La temperatura del aire máxima ($T_{a_{max}}$) fue incorporada en el modelo de regresión a fin de eliminar los efectos de las variaciones en la temperatura del aire durante los experimentos, ya que fueron desarrollados en cinco días diferentes.

3.5.1 Selección de los modelos de regresión

Los análisis estadísticos fueron realizados con el software R (R Core Team, 2015) y para la elaboración de todos modelos lineales posibles se utilizó la función 'dredge' dentro del paquete MUMin (Bartón, 2009).

Para decidir el modelo más explicativo, dentro de los modelos lineales posibles se utilizó el Criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AIC_c , Burnham y Anderson 2002; 2004). Dicho método calcula la pérdida de información cuando se usa un modelo particular para describir datos (Burnham y Anderson, 2002). Se basa en la suma de cuadrados de los residuales (RSS), el número de parámetros incluidos en el modelo (K) y el tamaño de muestra (N). Por lo tanto, el modelo con el AIC_c más bajo es el que minimiza la pérdida de información o el que describe mejor los datos (Angilletta, 2006). Los valores de AIC_c se calcularon como:

$$AIC_c = -2L + 2K + \frac{2K(K + 1)}{N - K - 1}$$

siendo,

$$L = \log \left(\frac{RSS}{N} \right) - \frac{N}{2}$$

A fin de corroborar que el modelo de regresión elegido proporcionó el mejor ajuste entre los modelos posibles (Angilletta, 2006), se utilizaron las diferencias de AIC_c (Δ_i) entre el modelo evaluado (AIC_i) y el modelo con menor valor de AIC_c (AIC_{min}), $\Delta_i = AIC_i - AIC_{min}$. Aquellos modelos con valores de Δ_i menores a 2 se consideran igualmente probables para el conjunto de datos estudiados (Burnham y Anderson, 2004).

Además, se utilizaron los pesos de Akaike (w_i), como una medida de la probabilidad de que un modelo sea el mejor entre una serie de modelos propuestos (Burnham y Anderson, 2004). Los valores de w_i fueron calculados como:

$$\omega_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2} \Delta_i\right)}{\sum_{r=1}^R \exp\left(-\frac{1}{2} \Delta_r\right)}$$

4. RESULTADOS

4.1 Relación entre las variables y el sexo de los individuos

El dimorfismo sexual fue evidente en la mayoría de las variables evaluadas. Se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras para el peso ($t=-5,323$, $P<0,001$), la longitud hocico-cloaca ($t=-6,495$; $P<0,001$), el melanismo dorsal ($t=-3,558$; $P=0,001$), el melanismo total ($t=-3,799$; $P<0,001$) y la reflectancia total ($t=-7,873$; $P<0,001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la reflectancia dorsal ($t=0,699$; $P=0,48$). En conclusión, los machos fueron de mayor tamaño, más oscuros y con menor reflectancia total que las hembras.

4.2 Relación entre el área melánica y la reflectancia de la piel

El análisis de correlación entre el área melánica total y el promedio de la reflectancia total mostró una correlación lineal negativa y significativa en machos ($r=-0,59$; $P=0,0009$;

N=28; Fig. 7B). Sin embargo, en las hembras no se encontró correlación ($r=-0,29$; $P=0,1750$; N=23; Fig. 7A).

Los análisis de correlación entre el área melánica dorsal y el promedio de la reflectancia dorsal mostraron una correlación lineal negativa y significativa en machos ($r=-0,59$; $P=0,0009$; N=28; Fig.8B) y hembras ($r=-0,59$; $P=0,0032$; N=51; Fig.8A). La relación negativa indica que a medida que el área melánica dorsal del individuo es mayor, la reflectancia dorsal de la piel es menor.

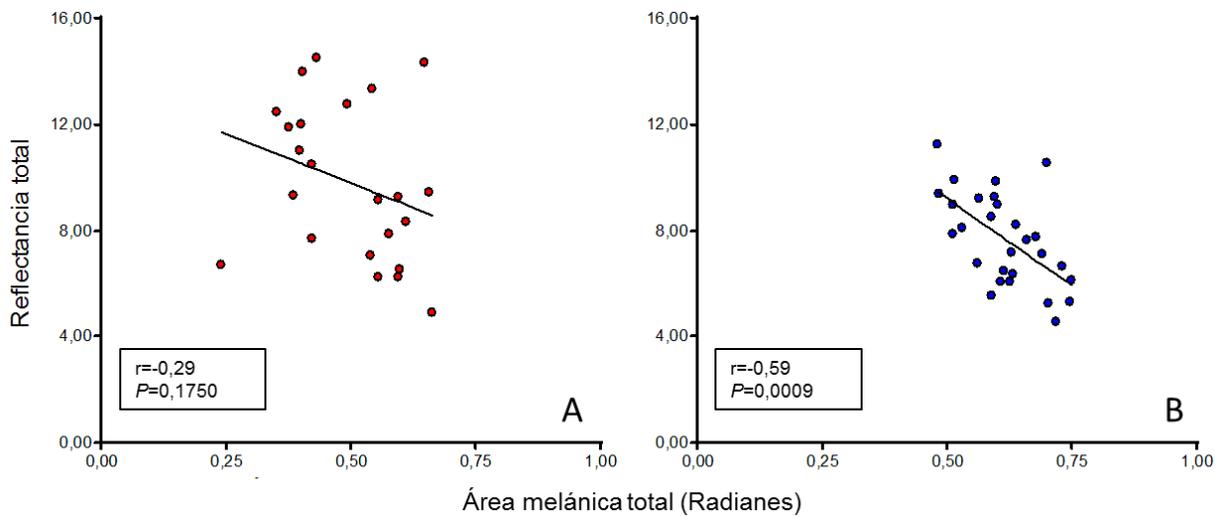


Fig. 7. Gráficos de dispersión de puntos con línea de correlación de los individuos *Phymaturus verdugo*. **A.** Correlación entre el área melánica total y el promedio de reflectancia total en hembras (n= 23). **B.** Correlación entre el área melánica total y el promedio de reflectancia total en machos (n=28).

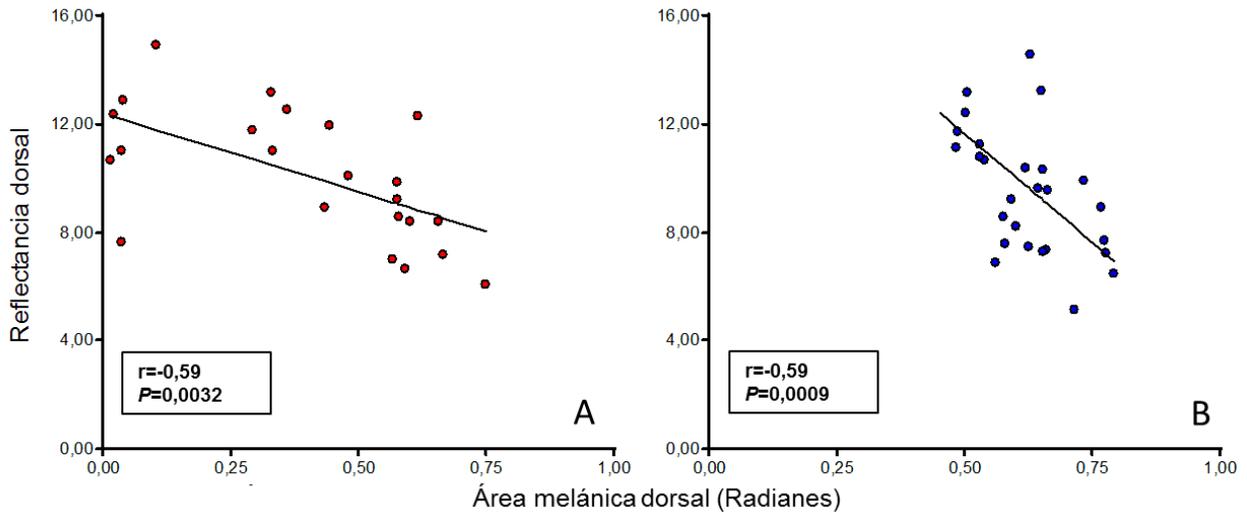


Fig. 8. Gráficos de dispersión de puntos con línea de correlación de los individuos *Phymaturus verdugo*. **A.** Correlación entre el área melánica dorsal y el promedio de reflectancia dorsal en hembras (n=23). **B.** Correlación entre el área melánica dorsal y el promedio de reflectancia dorsal en machos (n=28).

4.3 Relación entre las variables de coloración y el peso de los individuos

El análisis de correlación entre el área melánica total y peso de los individuos no mostró correlación para las hembras ($r=0,16$; $P=0,4974$; $N=21$; Fig.8a) como tampoco para los machos ($r=0,29$; $P=0,1531$; $N=25$; Fig.8b). Los resultados fueron similares para la superficie dorsal (hembras: $r=0,18$; $P=0,4296$; $N=21$; Fig.8c; machos: $r=0,35$; $P=0,0889$; $N=25$; Fig.8d).

Entre la reflectancia total y peso de los individuos la correlación no fue significativa para las hembras ($r=-0,26$; $P=0,288$; $N=19$; Fig.9a), pero sí fue significativa y negativa para machos, ($r=-0,50$; $P=0,018$; $N=22$; Fig.9b). Resultados similares se observaron en el caso de la reflectancia dorsal (hembras: $r=0,18$; $P=0,7371$; $N=19$; Fig.9c; machos: $r=-0,45$; $P=0,034$; $N=22$; Fig.9d).

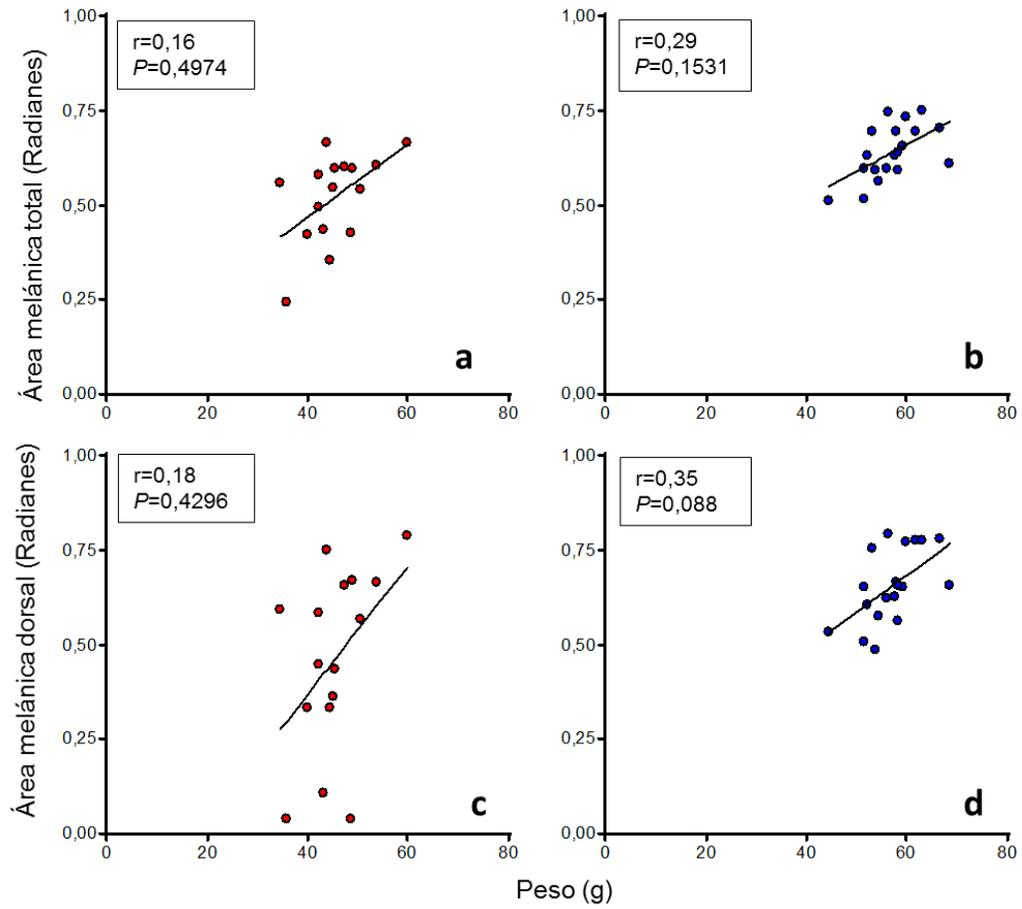


Fig.8. Gráficos de dispersión de puntos con línea de correlación entre las dos variables de melanismo medidas y el peso de los individuos en *Phymaturus verdugo* (25 machos y 21 hembras). **a.** Área melánica total en hembras. **b.** Área melánica total en machos. **c.** Área melánica dorsal en hembras. **d.** Área melánica dorsal en machos.

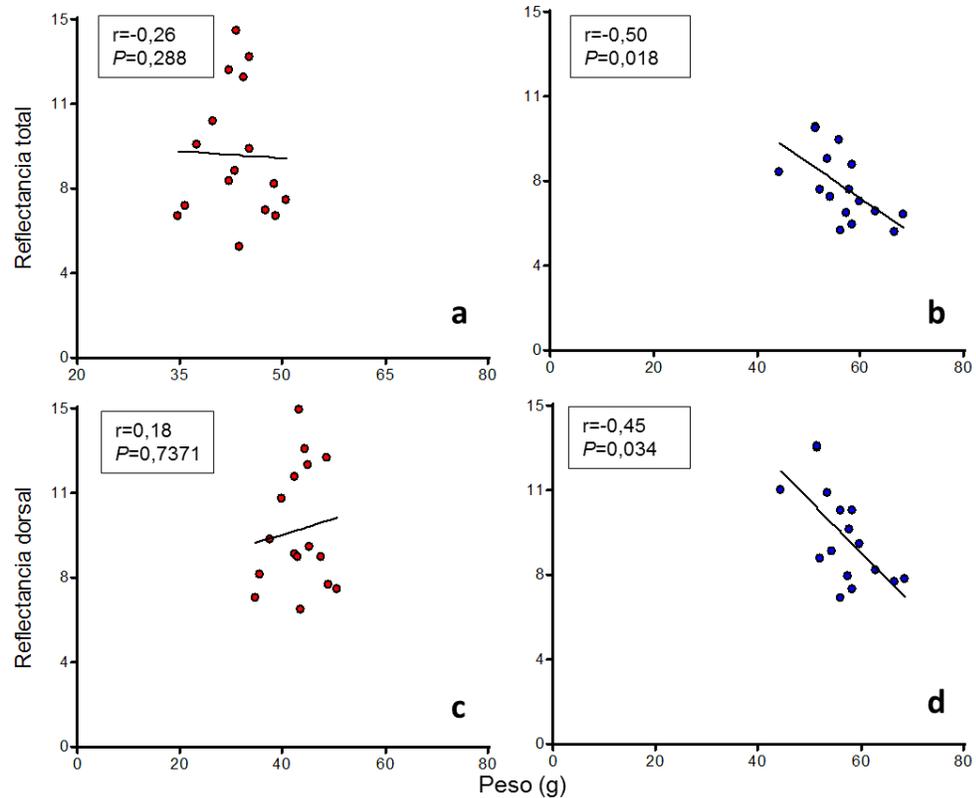


Fig.8. Gráficos de dispersión de puntos con línea de correlación las dos variables de reflectancia y el peso de los individuos *Phymaturus verdugo* (22 machos y 19 hembras). **a.** Reflectancia total en hembras. **b.** Reflectancia total en machos. **c.** Reflectancia dorsal en hembras. **d.** Reflectancia dorsal en machos.

4.4 Influencia del melanismo sobre las tasas calentamiento

Melanismo total y dorsal en machos: Al estudiar cómo influyen el melanismo total (Meltot), el peso de los individuos y la temperatura máxima del aire ($T_{a_{max}}$) en las tasas de calentamiento hasta la temperatura de equilibrio (T_{eq}) se observó que, según el Criterio de Información de Akaike (AIC_c), el modelo más explicativo fue el que consideró solamente la variable $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,712$; $r^2_{aj}=0,695$; $AIC_c=83,791$; $\Delta_i=0,0$; $w_i=0,606$) (Tabla1). La misma aparece como un retardador de las tasas de calentamiento de los individuos, contrariamente a lo esperable. La segunda variable en importancia según los modelos sería el melanismo total, que aparece como acelerador de las tasas de calentamiento de los individuos. Sin embargo, de acuerdo al criterio AIC_c ($\Delta_i = 2,851$) este modelo no es explicativo.

Para el melanismo dorsal (Meldor) los modelos más explicativos fueron el que consideró solamente la variable $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,712$ $r^2_{aj}=0,695$; $AIC_c=83,791$; $\Delta i=0,0$; $w_i=0,510$) y, marginalmente, el que consideró el Meldor y la $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,730$; $r^2_{aj}=0,692$; $AIC_c=85,835$; $\Delta i=2,04$; $w_i=0,184$) (Tabla 2). Similar al melanismo total, la $T_{a_{max}}$ actúa como retardador y el Meldor como acelerador de las tasas de calentamiento.

Melanismo total y dorsal en hembras: Al estudiar cómo influye en las hembras el melanismo total (Meltot) en las tasas de calentamiento hasta la temperatura de equilibrio (T_{eq}) se observó que los modelos más explicativos de acuerdo al AIC_c fueron tres. El primero consideró el intercepto ($w_i=0,359$), el segundo el peso de los individuos ($r^2=0,121$; $r^2_{aj}=0,059$; $AIC_c=53,318$; $\Delta i=1,006$; $w_i=0,217$) y el tercero el melanismo total ($r^2=0,091$; $r^2_{aj}=0,026$; $AIC_c=53,862$; $\Delta i=1,549$; $w_i=0,166$) (Tabla 3).

Similar al melanismo total, los modelos más explicativos para el melanismo dorsal (Meldor) en las T_{eq} fueron tres. El primero consideró solamente al intercepto ($r^2=0,000$; $r^2_{aj}=0,000$; $AIC_c=52,312$; $\Delta i=0,000$; $w_i=0,333$), el segundo al Meldor ($r^2=0,123$; $r^2_{aj}=0,060$; $AIC_c=53,294$; $\Delta i=0,982$; $w_i=0,204$) y el tercero al peso de los individuos ($r^2=0,121$; $r^2_{aj}=0,059$; $AIC_c=53,318$; $\Delta i=1,006$; $w_i=0,201$) (Tabla 4).

En los modelos analizados el melanismo total y dorsal, aparecen como retardadores de las tasas de calentamiento. Además, a medida que aumenta el peso de los individuos las tasas de calentamiento se hacen más lentas. Sin embargo, los coeficientes de determinación (R^2) en todos los modelos de las hembras, poseen un bajo grado de asociación. Por lo tanto, no se observa una fuerte influencia de ninguna de las variables en los modelos sobre las tasas de calentamiento.

Tabla 1. Modelos de Regresión posibles para individuos machos de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Melanismo total (Meltot), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{amax}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(intercept)	Meltot	p	Tamax	Meltot*p	Meltot*tamax	P*tamax	Meltot*p*tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	-14,480			0,573					0,712	0,695	83,791	0,000	0,606
2	-11,817	-3,792		0,565					0,718	0,683	86,642	2,851	0,146
3	-16,550		0,035	0,575					0,715	0,680	86,830	3,039	0,133
4	-14,318	-7,817	0,090	0,564					0,733	0,680	89,365	5,574	0,037
5	20,354		-0,615	-0,613			0,021		0,722	0,667	90,124	6,332	0,026
6	12,683	-43,002		-0,226		1,268			0,721	0,666	90,170	6,379	0,025
7	40,492	-99,806	-0,915	0,599	1,640				0,765	0,698	91,297	7,505	0,014
8	24,649	-7,988	-0,595	-0,690			0,022		0,741	0,667	93,198	9,407	0,005
9	7,264	-42,157	0,088	-0,132		1,114			0,736	0,660	93,564	9,772	0,005
10	69,950	-96,456	-1,431	-0,417	1,578		0,018		0,770	0,682	96,073	12,281	0,001
11	58,303	-128,097	-0,907	0,006	1,623	0,948			0,767	0,678	96,325	12,534	0,001
12	22,108	114,813	-1,901	-0,604		-3,994	0,065		0,746	0,648	97,985	14,194	0,001
13	66,442	-2,644	-2,365	-0,363	1,521	-2,947	0,049		0,773	0,660	102,052	18,261	0,000
14	4,540								0,000	0,000	104,588	20,797	0,000
15	10,468	-9,289							0,037	-0,019	106,716	22,925	0,000
16	4,382		0,003						0,000	-0,059	107,438	23,647	0,000
17	-2170,561	3586,345	37,748	73,126	-62,714	-120,803	-1,268	2,110	0,796	0,665	107,679	23,888	0,000
18	7,594	-13,789	0,101						0,056	-0,062	109,598	25,807	0,000
19	-8,072	11,970	0,381		-0,457				0,059	-0,129	113,302	29,510	0,000

Tabla 2. Modelos de Regresión posibles para individuos machos de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Melanismo dorsal (Meldor), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (Ta_{max}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	Meldor	p	Tamax	Meldor*p	Meldor*Tamax	p*Tamax	Meldor*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	-14,480			0,573					0,712	0,695	83,791	0,000	0,510
2	-10,021	-5,049		0,538					0,730	0,696	85,835	2,044	0,184
3	-16,550		0,035	0,575					0,715	0,680	86,830	3,039	0,112
4	-13,414	-9,511	0,124	0,516					0,757	0,709	87,562	3,770	0,077
5	-3,066	-16,609		0,321		0,362			0,731	0,678	89,474	5,682	0,030
6	20,354		-0,615	-0,613			0,021		0,722	0,667	90,124	6,332	0,022
7	52,687	-11,316	-1,014	-1,605			0,037		0,777	0,714	90,298	6,507	0,020
8	20,558	-63,154	-0,502	0,537	0,960				0,775	0,710	90,530	6,738	0,018
9	189,631	131,221	-4,911	-6,067		-4,642	0,164		0,822	0,753	91,263	7,472	0,012
10	-5,601	-22,586	0,125	0,271		0,408			0,759	0,691	91,776	7,985	0,009
11	99,284	-72,538	-1,862	-1,836	1,091		0,042		0,800	0,723	93,478	9,687	0,004
12	36,678	-89,788	-0,567	0,148	1,062	0,652			0,780	0,695	95,258	11,466	0,002
13	208,252	70,668	-5,093	-5,736	0,795	-4,123	0,153		0,833	0,749	96,242	12,450	0,001
14	14,408	-15,084							0,183	0,134	103,609	19,817	0,000
15	-256,152	780,128	3,598	9,533	-12,501	-27,443	-0,133	0,437	0,834	0,729	103,670	19,879	0,000
16	4,540								0,000	0,000	104,588	20,797	0,000
17	6,658	-22,219	0,218						0,271	0,179	104,702	20,911	0,000
18	4,382		0,003						0,000	-0,059	107,438	23,647	0,000
19	1,952	-14,894	0,302		-0,130				0,271	0,125	108,452	24,661	0,000

Tabla 3. Modelos de Regresión posibles para individuos hembras de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Melanismo dorsal (Meltot), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{max}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	Meltot	p	Tamax	Meltot*p	Meltot*Tamax	p*Tamax	Meltot*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	2,586								0,000	0,000	52,312	0,000	0,359
2	-0,156		0,060						0,121	0,059	53,318	1,006	0,217
3	1,107	2,848							0,091	0,026	53,862	1,549	0,166
4	1,542			0,032					0,004	-0,068	55,331	3,018	0,079
5	-6,304		0,085	0,157					0,188	0,063	55,701	3,389	0,066
6	-0,280	1,544	0,045						0,141	0,009	56,599	4,286	0,042
7	-0,597	2,950		0,051					0,100	-0,038	57,338	5,026	0,029
8	29,550	-55,455		-0,868		1,783			0,242	0,052	58,960	6,648	0,013
9	15,488		-0,401	-0,516			0,015		0,210	0,013	59,612	7,300	0,009
10	-5,970	1,051	0,073	0,146					0,196	-0,005	59,893	7,581	0,008
11	-1,971	4,480	0,087		-0,071				0,143	-0,071	60,921	8,608	0,005
12	26,480	-63,599	0,083	-0,853		1,966			0,366	0,136	61,420	9,108	0,004
13	87,621	-171,644	-0,443	-2,059	0,896	4,136			0,487	0,231	64,706	12,394	0,001
14	14,996	0,944	-0,394	-0,501			0,015		0,217	-0,067	64,804	12,492	0,001
15	-11,153	8,558	0,183	0,167	-0,183				0,210	-0,077	64,950	12,638	0,001
16	15,053	-73,009	0,446	-0,500		2,254	-0,011		0,375	0,063	67,863	15,551	0,000
17	9,360	3,581	-0,271	-0,375	-0,064		0,012		0,218	-0,173	71,451	19,139	0,000
18	100,173	-173,630	-0,731	-2,394	0,965	4,108	0,008		0,490	0,151	73,172	20,860	0,000
19	402,587	-689,257	-7,891	-11,595	13,179	19,859	0,227	-0,375	0,548	0,153	82,677	30,365	0,000

Tabla 4. Modelos de Regresión posibles para individuos hembras de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Melanismo dorsal (Meldor), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{max}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	Meldor	p	Tamax	Meldor*p	Meldor*Tamax	p*Tamax	Meldor*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	2,586								0,000	0,000	52,312	0,000	0,333
2	1,856	1,588							0,123	0,060	53,294	0,982	0,204
3	-0,156		0,060						0,121	0,059	53,318	1,006	0,201
4	1,542			0,032					0,004	-0,068	55,331	3,018	0,074
5	-6,304		0,085	0,157					0,188	0,063	55,701	3,389	0,061
6	0,187	1,105	0,042						0,169	0,041	56,061	3,749	0,051
7	1,401	1,576		0,014					0,123	-0,011	56,917	4,605	0,033
8	14,274	-26,319		-0,388		0,870			0,263	0,079	58,502	6,190	0,015
9	15,488		-0,401	-0,516			0,015		0,210	0,013	59,612	7,300	0,009
10	-4,786	0,703	0,068	0,124					0,204	0,005	59,739	7,427	0,008
11	0,233	1,022	0,041		0,002				0,169	-0,039	60,425	8,113	0,006
12	8,101	-27,376	0,068	-0,280		0,875			0,346	0,108	61,940	9,628	0,003
13	48,207	-99,249	-0,274	-1,072	0,563	2,346			0,554	0,330	62,484	10,171	0,002
14	18,500	0,763	-0,450	-0,594			0,016		0,229	-0,051	64,552	12,240	0,001
15	-5,686	1,907	0,084	0,129	-0,027				0,205	-0,083	65,043	12,731	0,001
16	-1,606	-30,625	0,317	0,018		0,976	-0,008		0,350	0,024	68,509	16,196	0,000
17	52,738	-98,701	-0,382	-1,206	0,569	2,321	0,003		0,554	0,257	71,031	18,718	0,000
18	25,953	-1,492	-0,610	-0,782	0,052		0,020		0,233	-0,150	71,145	18,832	0,000
19	159,131	-277,408	-2,985	-4,513	4,904	7,896	0,085	-0,136	0,586	0,223	81,288	28,975	0,000

4.5 Influencia de la reflectancia de la piel sobre las tasas de calentamiento.

Reflectancia total y dorsal en machos: Al estudiar cómo influye la reflectancia total (Refltot) en las tasas de calentamiento hasta la temperatura de equilibrio (T_{eq}) se observó que, según el AICc, el modelo más explicativo fue el que consideró solamente la variable $T_{a_{max}}$ (Temperatura del aire máxima) ($r^2=0,611$; $r^2_{aj}=0,584$; $AIC_C=73,218$; $\Delta i=0,0$; $w_i=0,714$) (Tabla 5).

Los resultados fueron similares cuando se analizó la reflectancia dorsal ($r^2=0,611$; $r^2_{aj}=0,584$; $AIC_C=73,218$; $\Delta i=0,0$; $w_i=0,698$) (Tabla 6). En ambos casos la $T_{a_{max}}$ actúa como retardador de las tasas de calentamiento de los individuos.

Reflectancia total y dorsal en hembras: Al estudiar cómo influye la reflectancia total (Refltot) en las tasas de calentamiento de las hembras hasta la temperatura de equilibrio (T_{eq}) se observó que, según el AICc, los modelos más explicativos fueron cuatro. El primero consideró sólo a la $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,723$; $r^2_{aj}=0,703$; $AIC_C=67,667$; $\Delta i=0,0$; $w_i=0,265$). El segundo, a la $T_{a_{max}}$, la Refltot, el peso de los individuos (p) y la interacción entre Refltot y $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,875$; $r^2_{aj}=0,830$; $AIC_C=68,180$; $\Delta i=0,51$; $w_i=0,205$). El tercero incorporó el p y la $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,769$; $r^2_{aj}=0,734$; $AIC_C=68,339$; $\Delta i=0,672$; $w_i=0,190$), y el cuarto modelo tiene como variables a la Refltot, $T_{a_{max}}$ y la interacción entre ambas ($r^2=0,817$; $r^2_{aj}=0,771$; $AIC_C=69,025$; $\Delta i=1,358$; $w_i=0,135$) (Tabla 7). En todos los casos las pendientes fueron positivas, a excepción de las interacciones que fueron negativas. Esto es, cuando aumenta el peso y la reflectancia de las hembras, las tasas de calentamiento son más lentas. La temperatura tiene un efecto contrario a lo esperado, ya que un aumento de la misma también retarda las tasas de calentamiento, incluso enmascarando el efecto de la reflectancia.

Para la reflectancia dorsal (Refldor) los modelos más explicativos fueron tres. El primero incluyó la Refldor, la $T_{a_{max}}$ y la interacción entre ambas ($r^2=0,848$; $r^2_{aj}=0,810$; $AIC_C=66,020$; $\Delta i=0,0$; $w_i=0,353$). El segundo consideró el p , Refldor, $T_{a_{max}}$ y la interacción entre Refldor y $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,886$; $r^2_{aj}=0,844$; $AIC_C=66,773$; $\Delta i=0,754$; $w_i=0,242$); y por último, el modelo que sólo considera a la $T_{a_{max}}$ ($r^2=0,723$; $r^2_{aj}=0,703$; $AIC_C=67,667$; $\Delta i=1,648$; $w_i=0,155$) (Tabla 8). Similarmente a lo que sucede con la reflectancia total, tanto la reflectancia como el peso y la temperatura del aire tienen un efecto retardador de las tasas de calentamiento, sin embargo la interacción de la temperatura con la reflectancia funciona como acelerador de las mismas.

Tabla 5. Modelos de Regresión posibles para individuos machos de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Reflectancia (Refltot), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{amax}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	p	Refltot	Tamax	Meltot*p	p*Tamax	Refltot*Tamax	Refltot*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	-12,510			0,515					0,611	0,584	73,218	0,000	0,714
2	-13,806	0,021		0,519					0,613	0,553	76,788	3,570	0,120
3	-12,249		-0,037	0,515					0,612	0,552	76,840	3,622	0,117
4	-0,278		-1,683	0,137			0,052		0,621	0,527	80,802	7,584	0,016
5	4,614	-0,311		-0,079		0,011			0,614	0,518	81,095	7,877	0,014
6	-14,074	0,023	0,016	0,519					0,613	0,516	81,150	7,932	0,014
7	4,433								0,000	0,000	85,260	12,042	0,002
8	-44,278	0,547	4,299	0,550	-0,078				0,635	0,503	85,532	12,314	0,002
9	-1,873	0,016	-1,597	0,151			0,050		0,622	0,484	86,111	12,893	0,001
10	4,635	-0,315	0,024	-0,092		0,011			0,614	0,474	86,424	13,206	0,001
11	6,208	-0,031							0,004	-0,067	88,278	15,060	0,000
12	4,444		-0,001						0,000	-0,071	88,337	15,119	0,000
13	239,673	-3,586	-7,273	-7,631		0,116	0,231		0,669	0,503	90,656	17,438	0,000
14	-32,093	0,553	2,696	0,160	-0,080		0,054		0,645	0,468	91,752	18,534	0,000
15	8,049	-0,049	-0,114						0,006	-0,147	91,880	18,662	0,000
16	-24,114	0,183	4,334	-0,115	-0,078	0,012			0,637	0,455	92,124	18,906	0,000
17	24,520	-0,345	-2,553		0,044				0,014	-0,233	96,115	22,897	0,000
18	224,676	-3,263	-2,785	-8,262	-0,092	0,126	0,249		0,700	0,500	97,657	24,439	0,000
19	1067,428	-18,278	-115,535	-35,499	1,929	0,611	3,892	-0,065	0,711	0,458	108,471	35,253	0,000

Tabla 6. Modelos de Regresión posibles para individuos machos de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Reflectancia dorsal (Refldor), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (Tamax). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r^2), el coeficiente de determinación ajustado (r^2_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	p	Refldor	Tamax	Refldor*p	p*Tamax	Refldor*Tamax	Refldor*p*Tamax	r^2	r^2_{aj}	AICc	Δi	wi
1	-12,510			0,515					0,611	0,584	73,218	0,000	0,698
2	-13,547		0,110	0,516					0,617	0,558	76,609	3,391	0,128
3	-13,806	0,021		0,519					0,613	0,553	76,788	3,570	0,117
4	-19,720	0,078	0,247	0,530					0,631	0,538	80,401	7,183	0,019
5	-3,637		-0,957	0,205			0,033		0,626	0,533	80,591	7,373	0,017
6	4,614	-0,311		-0,079		0,011			0,614	0,518	81,095	7,877	0,014
7	4,433								0,000	0,000	85,260	12,042	0,002
8	-11,068	0,068	-0,619	0,281			0,027		0,636	0,504	85,494	12,276	0,002
9	-30,013	0,259	1,370	0,543	-0,021				0,634	0,501	85,578	12,360	0,001
10	3,169	-0,335	0,253	-0,217		0,013			0,633	0,499	85,641	12,423	0,001
11	3,599		0,091						0,004	-0,067	88,272	15,054	0,000
12	6,208	-0,031							0,004	-0,067	88,278	15,060	0,000
13	207,879	-3,269	-4,198	-6,722		0,107	0,138		0,676	0,515	90,287	17,069	0,000
14	4,877	-0,018	0,060						0,005	-0,148	91,897	18,679	0,000
15	-21,946	0,272	0,576	0,273	-0,024		0,029		0,641	0,461	91,960	18,742	0,000
16	-9,082	-0,119	1,302	-0,119	-0,019	0,012			0,636	0,454	92,172	18,954	0,000
17	33,396	-0,542	-3,231		0,061				0,039	-0,201	95,704	22,486	0,000
18	196,089	-3,055	-3,065	-6,674	-0,022	0,106	0,140		0,680	0,467	98,666	25,448	0,000
19	1079,705	-18,903	-99,107	-35,170	1,714	0,618	3,242	-0,056	0,703	0,444	108,890	35,672	0,000

Tabla 7. Modelos de Regresión posibles para individuos hembras de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Reflectancia total (Refltot), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{max}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	p	Refltot	Tamax	Meltot*p	p*Tamax	Refltot*Tamax	Refltot*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	-16,604			0,591					0,723	0,703	67,667	0,000	0,265
2	-71,701	0,175	4,852	1,997			-0,145		0,875	0,830	68,180	0,513	0,205
3	-25,442	0,155		0,653					0,769	0,734	68,339	0,672	0,190
4	-60,313		4,710	1,891			-0,141		0,817	0,771	69,025	1,358	0,135
5	-18,597		0,149	0,610					0,742	0,702	70,143	2,475	0,077
6	-28,629	0,169	0,178	0,682					0,797	0,746	70,669	3,002	0,059
7	-1,476	-0,415		-0,047		0,017			0,775	0,719	72,324	4,657	0,026
8	0,045	-0,560	-4,355	0,766	0,105				0,833	0,773	72,845	5,177	0,020
9	-96,583	0,660	5,347	2,732		-0,014	-0,160		0,878	0,818	74,461	6,793	0,009
10	-68,546	0,127	4,416	1,964	0,007		-0,140		0,876	0,813	74,835	7,168	0,007
11	-0,156	-0,511	0,186	-0,153		0,020			0,805	0,734	75,389	7,722	0,006
12	11,494	-0,831	-4,102	0,379	0,099	0,009			0,835	0,752	79,368	11,701	0,001
13	-94,675	0,630	5,105	2,708	0,004	-0,014	-0,158		0,878	0,797	83,029	15,361	0,000
14	3,462								0,000	0,000	85,102	17,435	0,000
15	7,044	-0,083							0,016	-0,055	87,927	20,260	0,000
16	3,742		-0,031						0,001	-0,070	88,165	20,498	0,000
17	-509,979	10,034	51,301	14,979	-1,047	-0,293	-1,524	0,031	0,900	0,813	91,307	23,640	0,000
18	7,392	-0,083	-0,035						0,017	-0,135	91,545	23,878	0,000
19	-33,326	0,852	5,577			-0,129			0,090	-0,138	94,678	27,011	0,000

Tabla 8. Modelos de Regresión posibles para individuos hembras de *Phymaturus verdugo*. Para cada modelo se indican las variables y sus interacciones. Variables independientes: Reflectancia dorsal (Refldor), peso de los individuos (p) y Temperatura del aire máxima (T_{max}). Se muestran los valores del coeficiente de determinación (r²), el coeficiente de determinación ajustado (r²_{aj}), el criterio de información de Akaike (AICc), las diferencias de AIC (Δi) y los pesos de Akaike (wi).

Orden de importancia	(Intercept)	p	Refldor	Tamax	Refldor*p	p*Tamax	Refldor*Tamax	Refldor*p*Tamax	r ²	r ² _{aj}	AICc	Δi	wi
1	-77,404		6,500	2,428			-0,199		0,848	0,810	66,020	0,000	0,353
2	-82,810	0,140	6,220	2,404			-0,190		0,886	0,844	66,773	0,754	0,242
3	-16,604			0,591					0,723	0,703	67,667	1,648	0,155
4	-25,442	0,155		0,653					0,769	0,734	68,339	2,320	0,111
5	-19,447		0,171	0,626					0,743	0,703	70,085	4,066	0,046
6	-114,326	0,591	10,171	2,770	-0,058		-0,234		0,904	0,857	70,604	4,584	0,036
7	-28,378	0,156	0,173	0,689					0,790	0,738	71,182	5,162	0,027
8	-1,476	-0,415		-0,047		0,017			0,775	0,719	72,324	6,304	0,015
9	-74,078	-0,044	6,106	2,145		0,005	-0,186		0,886	0,830	73,369	7,350	0,009
10	5,489	-0,660	0,197	-0,307		0,024			0,801	0,729	75,683	9,663	0,003
11	-25,349	0,083	-0,236	0,695	0,009				0,791	0,715	76,468	10,448	0,002
12	-124,614	0,797	10,487	3,046	-0,061	-0,005	-0,240		0,905	0,842	79,100	13,080	0,001
13	12,318	-0,825	-0,467	-0,354	0,015	0,025			0,803	0,704	82,220	16,201	0,000
14	3,462								0,000	0,000	85,102	19,083	0,000
15	-593,634	11,677	61,697	17,390	-1,254	-0,339	-1,823	0,037	0,927	0,862	86,380	20,361	0,000
16	5,096		-0,170						0,023	-0,047	87,814	21,795	0,000
17	7,044	-0,083							0,016	-0,055	87,927	21,908	0,000
18	8,064	-0,072	-0,155						0,034	-0,114	91,260	25,240	0,000
19	-19,709	0,557	3,281		-0,078				0,081	-0,149	94,833	28,813	0,000

5. DISCUSIÓN

De acuerdo a la Hipótesis del Melanismo Térmico (HMT), en condiciones ambientales de bajas temperaturas, los individuos más oscuros estarán en ventaja respecto a los más claros debido a que se calientan más rápidamente adquiriendo una temperatura óptima en menor tiempo y pudiendo dedicar así más tiempo a otras actividades no termorreguladoras (Gates, 1980; Clusella-Trullas et al., 2007). En el marco de este concepto, en el presente trabajo se estudió la influencia de la coloración melánica sobre las tasas de calentamiento de *Phymaturus verdugo*, una especie de lagartija con alta variabilidad cromática que habita ambientes xerófitos de altura en la provincia de Mendoza, donde las condiciones ambientales extremas representan un desafío para la vida de los ectotermos. El estudio de la importancia del melanismo en su biología térmica es de interés, ya que esta especie está categorizada como Vulnerable por la Asociación Herpetológica Argentina (AHA) (Abdala et al., 2012), enfrentando un riesgo de extinción en estado de vida silvestre, debido a su singular modo reproductivo (ciclos bianuales), dietario (herbívoros) y a su alta especificidad de vivir en sustratos rocosos. Las características de la biología térmica de esta especie pueden ser determinantes en la respuesta frente a cambios ambientales asociados a eventos climáticos extremos que son cada vez más frecuentes y por lo tanto afectar su supervivencia. Dado que el melanismo es una característica relacionada a la obtención de temperatura corporal, un aumento significativo de la temperatura global podría perjudicar a los organismos más melánicos. Esto es debido a que, para evitar el sobrecalentamiento, los individuos deberán invertir más energía y tiempo en ajustes conductuales y/fisiológicos.

La variabilidad en la ocurrencia de pigmentación oscura en *P. verdugo* hace que esta especie sea un buen objeto de estudio para poner a prueba la función térmica del melanismo. Para ello se utilizaron dos metodologías que permitieron cuantificar en forma

objetiva y complementaria el melanismo en individuos con distinta proporción de esta característica en su cuerpo: la fotografía y la espectrofotometría. El uso de las fotografías en escala de grises permitió seleccionar las superficies melánicas de forma estandarizada y objetiva, y la utilización de la espectrofotometría permitió cuantificar el color en parches específicos del cuerpo de manera independiente al sistema visual del hombre. Si bien se asume que la coloración oscura posee menor reflectancia que la coloración clara, este supuesto muchas veces no es chequeado. Al realizar los análisis de correlación entre área melánica y la reflectancia de la piel de los lagartos, se observó que existe relación entre estas variables para los machos cuando se considera tanto la superficie dorsal como total. Sin embargo, en las hembras se encontró relación sólo para la superficie dorsal. Esto demuestra que a una mayor superficie melánica dorsal en el individuo disminuye la reflectancia dorsal de la piel. Estos resultados sugieren que para estudiar el efecto de la coloración melánica en la adquisición de la temperatura en esta especie (o especies cromáticamente similares) sería conveniente analizar sólo la superficie dorsal, que es la expuesta a la radiación.

Al estudiar la correlación entre peso y las variables de coloración (melanismo total y dorsal, y reflectancia total y dorsal), se observó que no existe relación entre ellas. Por lo tanto, el peso de los individuos, por ser una variable independiente que además tiene influencia directa sobre la inercia térmica y por ende las tasas de calentamiento de los individuos, pudo ser incluido en los modelos.

Al estudiar la influencia del melanismo en las tasas de calentamiento, el modelo más explicativo fue el que consideró a la temperatura máxima del aire ($T_{a_{max}}$) para el caso de los machos. La $T_{a_{max}}$ actúa como retardador del calentamiento, contrariamente a lo esperable. Una de las razones por las cuales la $T_{a_{max}}$ retarda la tasa de calentamiento del individuo podría deberse a que ante la exposición a elevadas temperaturas se disparan mecanismos fisiológicos que favorecen la disipación del calor, desacelerando las tasas de

calentamiento, o aumentando la tasa de enfriamiento. Estos mecanismos impedirían la muerte por sobrecalentamiento y podrían incluir un aumento en la frecuencia de jadeo y aumento de la circulación pulmonar. La pérdida de calor por evaporación a través de las superficies respiratorias húmedas es, junto con las membranas oculares, la principal vía de termorregulación fisiológica en reptiles (Mautz, 1982). Si bien también se conocen mecanismos conductuales que ayudan a evitar el sobrecalentamiento en especies de *Phymaturus* (Corbalán y Debandi, 2013; Vicenzi, 2018), los mismos fueron controlados al estar los individuos sujetos durante los experimentos. El melanismo total y dorsal aparece, en los machos, como acelerador de las tasas de calentamiento, pero en modelos secundarios que de acuerdo al criterio de selección empleado, no se consideraron altamente explicativos. Para las hembras, los modelos que resultaron explicativos incluyen al peso y al melanismo dorsal y total, todas las variables retardando el calentamiento. Sin embargo, el grado de asociación entre estas variables es muy débil, sugiriendo que las hembras podrían mantener temperaturas corporales más estables a través de un mayor control fisiológico. Debido a su modo reproductivo vivíparo, poder mantener temperaturas dentro de su rango de temperaturas óptimas utilizando mecanismos fisiológicos y conductuales sería determinante en las hembras para asegurar la descendencia.

Al evaluar el efecto de la reflectancia de la piel sobre las tasas de calentamiento, en relación a la T_{max} y al peso de los individuos, nuevamente el modelo más explicativo fue el que consideró a la T_{max} para el caso de los machos. Esta variable también aparece aquí como un retardador de las tasas de calentamiento. La reflectancia, al menos de la forma en que fue medida en el presente trabajo, no fue significativa en los modelos. En las hembras se observa que la temperatura del aire, el peso de los individuos y la reflectancia total y dorsal, influyen en las tasas de calentamiento. Individualmente todas

las variables tendrían un efecto retardador en las tasas de calentamiento. Sin embargo, la interacción de reflectancia (total y dorsal) y temperatura funcionaría como acelerador de las mismas, lo que se contradice a las predicciones de esta tesis. Esta diferencia en las respuestas de las variables entre machos y hembras podría deberse a la gran variabilidad en la reflectancia entre los distintos parches del cuerpo de los machos. Mientras las hembras tienen coloraciones más uniformes dentro de un mismo individuo, los machos poseen colores muy contrastantes (por ejemplo, entre la cabeza y el dorso). Por lo tanto, dado que no se midió la reflectancia en forma uniforme sobre el cuerpo de los individuos, al promediar los distintos valores de reflectancia en los machos, el valor promedio obtenido podría no ser representativo del individuo. El uso de espectrofotometría para corroborar la HMT en especies cromáticamente variables podría presentar un grado de error que afecta directamente los resultados y conclusiones si no se obtienen mediciones en forma de grilla que abarquen el cuerpo completo del animal. En especies con coloración uniforme, con morfos totalmente melánicos o totalmente albinos, como los estudiados en *Tiliqua scincoides* por Geen y Johnston (2014), la reflectancia de la piel es una variable útil para evaluar la relación con las tasas de calentamiento. En cambio, en especies con grandes contrastes de coloración entre las distintas partes del cuerpo, como es el caso de *P. verdugo*, es posible que el valor promedio de estas mediciones no sea adecuado para evaluar su relación con el calentamiento corporal.

El efecto del melanismo en las tasas de calentamiento fue estudiado en varias especies de vertebrados ectotérmicos por diversos autores, encontrando resultados contrapuestos. En algunos estudios se corroboró la HMT (Watt, 1968; Pearson, 1977; Gibson y Falls, 1979; De Jong et al., 1996; Vences et al., 2002; Eilers y Boggs 2004; Clusella-Trullas, et al. 2009; Geen y Johnston, 2014). Por el contrario, en el lagarto

Podarcis dugesii no se corroboró la HMT (Crisp et al., 1979). Otros estudios, en cambio, sólo encontraron sustento parcial para la HMT (Moreno Azócar et al., 2016).

Clusella-Trullas et al. (2009) observaron que si bien las diferencias en temperatura entre individuos melánicos y no melánicos son pequeñas ($\sim 2^\circ \text{C}$), las mismas son ventajosas en condiciones de bajas temperaturas ambientales para las lagartijas del género *Cordylus*. Otros autores sugieren que las diferencias en el melanismo sólo causan efectos despreciables sobre la termorregulación (Crisp et al. 1979; Tosini et al., 1992; Gvoždik, 1999; Herczeg et al., 2007). También es posible que las ventajas del melanismo sobre la termorregulación sólo sean evidentes para un género, o dependiendo de la condición reproductiva (Forsman, 1995), o del tamaño corporal (Bittner et al., 2002).

Es importante destacar que los estudios llevados a cabo para poner a prueba la HMT difieren en la metodología empleada. En algunos las tasas de calentamiento son evaluadas en condiciones de laboratorio, en otros en condiciones naturales; algunos miden tasas de calentamiento, otros emplean temperatura corporal de campo. Además, de acuerdo al planteo de la hipótesis, el melanismo es beneficioso si confiere ventajas en el *fitness* de los individuos, al permitir una mayor dedicación de tiempo a actividades no relacionadas con la termorregulación. En la mayoría de los casos, esto último no es evaluado y en consecuencia los estudios sobre la HMT en reptiles no son concluyentes. Dada la dificultad que implica medir el *fitness* en especies longevas como la especie de estudio, este trabajo no pudo responder si el melanismo tiene un efecto directo sobre el *fitness*, sino que la ventaja del melanismo fue evaluada en forma indirecta a través de las tasas de calentamiento.

Los estudios preliminares dirigidos a demostrar la HMT en *P. verdugo* fueron realizados en condiciones de laboratorio, bajo una fuente de calor y luz artificiales (Corbalán et al., 2016a). Al no encontrar sustento para la hipótesis, se planteó la

importancia de contemplar las condiciones a las que son expuestos los individuos en su ambiente natural (temperatura, radiación solar, viento). Por este motivo, el objetivo de este trabajo fue repetir el experimento en condiciones semi-naturales. Durante los experimentos de calentamiento del presente trabajo se buscó estandarizar la metodología en los sucesivos días de experimentación con el fin de que los individuos recibieran el calor de manera uniforme. A pesar de ello, en escenarios semi-naturales como en el que fueron realizados los experimentos, las fluctuaciones de temperatura ambiental y velocidad del viento de los diferentes días pudieron haber afectado las velocidades de calentamiento de los individuos. En este proceso de calentamiento se observó que los especímenes al estar sujetos e inmovilizados, tendían a moverse intentando liberarse, pudiendo implicar que la inmovilización es un factor de estrés que podría afectar los resultados. Más allá de estas limitantes metodológicas, el conjunto de estudios llevados a cabo en la especie indicaría que el melanismo (o la reflectancia de la piel) podría ser un factor importante en la termorregulación. Sin embargo, a pesar de que el melanismo posee una acción aceleradora del calentamiento en los machos (aunque no altamente significativa) y la reflectancia es retardadora del mismo en las hembras, ambas variables interactúan con la temperatura del aire, que ejerce una acción mayor sobre las tasas de calentamiento. Cabe preguntarse además, qué mecanismos o atributos compensan el efecto del peso sobre las tasas de calentamiento, ya que esta variable debiera ser un retardador de las mismas, y sin embargo en los machos, no se observó efecto en los individuos estudiados.

Como ha sido mencionado previamente, la termorregulación es sólo una de las funciones atribuidas al melanismo en los animales. Otras funciones como la crípsis, la comunicación social o la selección sexual podrían estar jugando un papel más importante en esta especie. Estudios llevados a cabo evaluando el contraste entre las áreas

melánicas y no melánicas con las rocas donde habita *P. verdugo* indicaron que las áreas más melánicas poseen un contraste mayor que las áreas más claras (Corbalán et al. 2016c) por lo que el melanismo no estaría favoreciendo la cripsis de los individuos. Por el contrario, los individuos más melánicos serían más conspicuos tanto para sus conespecíficos como para sus depredadores. Es aceptado en la literatura que las interacciones sociales favorecen la conspicuidad, mientras que las presiones de depredación suelen favorecer la cripsis, por lo que la coloración es frecuentemente un compromiso entre ambos atributos (Macedonia et al. 2002; Stuart-Fox et al. 2003; Font et al., 2009). En *P. verdugo*, por lo tanto, es probable que la presencia de melanismo también esté relacionada con las interacciones sociales. Ducrest et al. (2008) afirman que las hormonas asociadas a la producción de melanina también aumentan la motivación sexual y rendimiento en machos y poseen un efecto positivo en la producción de hormonas sexuales. Además, estas hormonas peptídicas promueven la agresividad (Ducrest et al., 2008) y predicen dominancia en jerarquía social (Jawor y Breitwisch, 2003). Estos son aspectos que sería interesante evaluar a futuro, como parte de la tarea de dilucidar la/las función/es del melanismo en esta especie de ambientes andinos.

En conclusión, en este estudio se observó que en los machos la temperatura del aire fue la variable más influyente en las tasas de calentamiento, actuando como retardador del calentamiento. Esto podría ser consecuencia de un mayor control fisiológico por parte de los individuos para perder calor: aumentan el jadeo o mantienen la boca abierta para perder calor por evaporación pulmonar y disminuyen la frecuencia cardíaca. Además de la temperatura, el melanismo de la superficie dorsal en los machos aparece como un factor influyente. Esto podría relacionarse a que el uso de espectrofotometría en especies que no son enteramente melánicas puede ser complejo. La medición de la reflectancia, que fue representativa en las hembras, se calculó como el promedio de diferentes puntos, lo

cual difiere de la medición del melanismo que se midió en la totalidad del individuo. Por lo tanto, la reflectancia debería ser medida en diferentes puntos a lo largo de una grilla que se distribuya sobre toda la superficie del individuo para que sea representativa en individuos de coloración uniforme y contrastante. Además en las hembras el melanismo no influyó en las tasas de calentamiento. Esto podría deberse a la condición de viviparidad y a la necesidad de mantener constante la temperatura corporal frente a un aumento de temperatura ambiente.

Son necesarios nuevos estudios para poder confirmar el sustento que el presente estudio brinda a la HMT. Asimismo, en el futuro sería importante evaluar otras posibles funciones del melanismo llevando a cabo experimentos de selección sexual, dominancia, cripsis, así como evaluar la relación del melanismo con la respuesta inmune o protección UV.

Los resultados de este trabajo son un aporte al conocimiento de la ecofisiología de una especie endémica y vulnerable, cuyas poblaciones están siendo afectadas por una reducción del área de distribución y a alteración del hábitat debido a obras de infraestructura, tales como obras viales y la construcción de un dique de gran extensión. Por lo tanto, esta información, sumada a otros aspectos biológicos de la especie, podría utilizarse en el futuro en la elaboración de estrategias de manejo con fines de conservación

BIBLIOGRAFÍA

- Abdala, C.S., Acosta, J.L., Acosta, J.C., Álvarez, B., Arias, F., Avila, L., Blanco, G., Bonino, M., Boretto, J., Brancatelli, G., Breitman, M.F., Cabrera, M., Cairo, S., Corbalán, V., Hernando, A., Iburguengoytía, N., Kakoliris, F., Laspiur, A., Montero, R., Morando, M., Pellegrin, N., Pérez, C.H.F., Quinteros, S., Semhan, R., Tudesco, M.E., Vega, L., y Zalba, S.M. 2012. Categorización del estado de conservación de los lagartos de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 26(1): 215–247.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H., y Navas C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249–268.
- Angilletta, M.J. 2006. Estimating and comparing thermal performance curves. *Journal of Thermal Biology* 31: 541–545.
- Ávila, L.J., Pérez, C.H.F., Pérez, D., y Morando, M. 2007. Reptilia, Liolaemidae, *Phymaturus verdugo*: Distribution extension, new provincial records, filling gaps, and geographic distribution map. *Checklist 3*: 250–252.
- Bartón, K. 2009. Multi-model Inference. R, package.
- Bartholomew, G.A. 1982. Physiological control of body temperature. *Biology of reptilia*, 12C: 167–211.
- Bittner, T.D., King, R.B., y Kerfin, J.M. 2002. Effects of body size and melanism on thermal biology of garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia* 2: 477–482.
- Bize, P., Gasparini, J., Klopfenstein, A., Altwegg, R., y Roulin, A. 2006. Melanin-based coloration is a nondirectionally selected sex-specific signal of offspring development in the Alpine swift. *Evolution* 60: 2370–2380.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research* 33, 261–304.
- Capitanelli, R.G. 1999. Climas de la Provincia de Mendoza. *Meridiano* 7: 29–40.

- Castilla, A.M., Van Damme, R., y Bauwens, D. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica* 8: 253–274.
- Cei, J.M., 1986. Reptiles del centro, centro-oeste y sur de la Argentina. Herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monografía IV, Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino, Italia. 527p.
- Cei, J.M., y Scolaro, J.A. 2006. The neotype of the type species of the neotropical iguanian genus *Phymaturus*: a critical commentary on a recent opinion of the International Commission on Zoological Nomenclature. *Zootaxa* 1297: 17–22.
- Cei, J.M., y Videla, F. 2003. A new *Phymaturus* species from volcanic cordilleran mountains of the south-western Mendoza province, Argentina (Liolaemidae, Iguania, Lacertilia, Reptilia). *Bollettino. Museo Regionale di Scienze Naturali. Torino* 20 (2): 291–314
- Clusella-Trullas, S., Van Wyk, J., y Spotila, J. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32: 235–245.
- Clusella-Trullas, S., Terblanche, J., Blackburn, T., y Chown, S. 2008. Testing the thermal melanism hypothesis: a macrophysiological approach. *Functional Ecology* 22: 232–238.
- Clusella-Trullas, S., Van Wyk, J., y Spotila, J. 2009. Thermal benefits of melanism in cordylid lizards: a theoretical and field test. *Ecology* 90: 2297–2312.
- Corbalán, V., y Debandi, G. 2013. Basking behaviour in two sympatric herbivorous lizards (Liolaemidae: *Phymaturus*) from the Payunia volcanic region of Argentina. *Journal of Nature History* 47, 1365–1378.
- Corbalán, V., Debandi, G., y Kubisch, E. 2013. Thermal ecology of two sympatric saxicolous lizards of the genus *Phymaturus* from the Payunia region (Argentina). *Journal of Thermal Biology* 38: 384–389.
- Corbalán, V., Vicenzi, N., Debandi, G., y Moreno Azócar, D.L. 2016a ¿Se cumple la Hipótesis del Melanismo Térmico en el lagarto *Phymaturus verdugo*? XVII Congreso Argentino de Herpetología. Misiones, Argentina.

- Corbalán, V., Vicenzi, N., Almada, G., Seguí, N., Massarelli, R., y Debandi, H. 2016b. Biología térmica de *Phymaturus verdugo*, una especie que no sigue las reglas. XVII Congreso Argentino de Herpetología. Misiones, Argentina.
- Corbalán, V., Moreno Azócar, D.L., Vicenzi, N., y Debandi, G. 2016c. Variabilidad cromática en el lagarto *Phymaturus verdugo*. Congreso Argentino-Paraguayo de Herpetología, XVII Congreso Argentino de Herpetología, II Congreso Paraguayo de Herpetología.
- Cossins, A.R. y Bowler, K., 1987. Temperature Biology of Animals. New York, Us, Chapman and Hall 339pp.
- Crisp, M., Cook, L.M., y Hereward, F.V. 1979. Color and heat balance in the lizard *Lacerta dugesii*. Copeia 1979: 250–258.
- Cruz, F., Belver, L., Acosta, J.C., Villavicencio, H.J., Blanco, G. y Cánovas, M.G. 2009. Thermal biology of *Phymaturus* lizards: evolutionary constraints or lack of environmental variation? Zoology 112: 425–432.
- Debandi, G., Corbalán V.E., Scolaro, J.A, y Roig-Juñent, S.A. 2012. Predicting the environmental niche of the genus *Phymaturus*: Are *palluma* and *patagonicus* groups ecologically differentiated? Austral Ecology 37: 392–400.
- De Jong, P.W., Gussekloo S.W.S., y Brakefield P. 1996. Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. Journal of Experimental Biology 199: 2655–2666.
- Ducrest, A.L., Keller, L., y Roulin, A. 2008. Pleiotropy in the melanocortin system, coloration and behavioural syndromes. Trends in Ecology & Evolution 23: 502–510.
- Ellers, J., y Boggs, C.L. 2004. Functional ecological implications of intraspecific differences in wing melanization in *Colias* butterflies. Biological Journal of the Linnean Society 82: 79–82.
- Endler, J.A. 1984. Progressive background matching in moths, and a quantitative measure of crypsis. Biological Journal of the Linnean Society 22: 187–231.

- Endler, J.A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 315–352.
- Escudero, P.C., Minoli, I., Marín, M.A.G., Morando, M., y Avila, L.J. 2016. Melanism and ontogeny: a case study in lizards of the *Liolaemus fitzingerii* group (Squamata: *Liolaemini*). *Canadian Journal of Zoology* 206(1): 199–206.
- Etheridge, R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of *Liolaeminae* (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum Novitates* 3142: 1–34.
- Font, E., Pérez I de Lanuza, G. y Sampedro, C. 2009. Ultraviolet reflectance and 688 cryptic sexual dichromatism in the ocellated lizard, *Lacerta (Timon) lepida* 689 (Squamata: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 766–780.
- Forsman, A. 1995. Heating rates and body temperature variation in melanistic and zigzag *Vipera berus*: does color make a difference? *Annales Zoologici Fennici* 32: 365–374.
- Forsman, A. 2011. Rethinking the thermal melanism hypothesis: Rearing temperature and coloration in pygmy grasshoppers. *Evolutionary Ecology* 25: 1247–1257.
- Gates. 1980. *Biophysical ecology* DM. Springer–Verlag, New York, Nueva York, EE.UU.
- Geen, M.R.S., y Johnston, G.R. 2014. Colouration affects heating and cooling in three colour morphs of the Australian bluetongue lizard, *Tiliqua scincoides*. *Journal of Thermal Biology* 43: 54–60.
- Gibson, A.R., y Falls, J.B. 1979. Thermal biology of the common garter snake *Thamnophis sirtalis* (L.). The effects of melanism. *Oecologia* 43: 99–109.
- Gómez Alés, R., Acosta, J.C. y Laspiur, A. 2017. Thermal biology in two syntopic lizards, *Phymaturus extrilidus* and *Liolaemus parvus*, in the Puna region of Argentina. *Journal of Thermal Biology* 2017: 1–10.
- Guppy, C.S. 1986. The adaptive significance of alpine melanism in the butterfly *Parnassius phoebus* (Lepidoptera: *Papilionidae*). *Oecologia* 70: 205–213
- Gvoždík, L. 1999. Colour polymorphism in a population of the common lizard, *Zootoca vivipara* (Squamata: Lacertidae). *Folia Zoologica* 48: 131–136.

- Jawor, J.M. y Breitwisch, R. 2003. Melanin ornaments, honesty, and sexual selection. *The Auk* 120: 249–265.
- Harris, R.M., McQuillan, P., y Hughes, L. 2013. A test of the thermal melanism hypothesis in the wingless grass-hopper *Phaulacridium vittatum*. *Journal of Insect Science* 13(1): 51.
- Herczeg, G., Török, J., y Korsós, Z., 2007. Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia*. 28, 34–356.
- Huey, R.B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. *Biology of Reptilia* 12: 25–91.
- Huey, R.B., y Slatkin, M. 1976. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Quarterly Review of Biology* 51: 363–384.
- Huey, R.B., y Kingsolver, J.G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology & Evolution* 4: 131–135.
- Kelber, A., y Osorio, D. 2010. From spectral information to animal colour vision: experiments and concepts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 1617–1625.
- Kettlewell, H.B.D., 1973. *The evolution of melanism: The study of a recurring necessity, with special reference to Industrial Melanism in the Lepidoptera*. Clarendon Press, Oxford. pp 245–261.
- Kingsolver, J.G., y Wiernasz, D.C. 1991. Development, function, and the quantitative genetics of wing melanin pattern in *Pieris* butterflies. *Evolution*, 45: 1480–1492.
- Labra, A., y Vidal, M.A. 2003. Termorregulación en reptiles: Un veloz pasado y un futuro lento. *Teoría y casos de estudio en animales. Fisiología ecológica y evolutiva*, pp 207–224.
- Laspiur, A., 2010. Termorregulación, Actividad Temporal y Uso de Microhábitats de *Phymaturus cf. palluma* (Iguania: *Liolaemidae*) en los Andes Centrales de la Provincia de San Juan.

- Lobo, F., y Nenda, S.J. 2015. Discovery of two new species of *Phymaturus* (Iguania: *Liolaemidae*) from Patagonia, Argentina, and occurrence of melanism in the *patagonicus* group. *Cuadernos de Herpetología* 29 (1): 2–5
- Macedonia, J.M., Brandt, Y., y Clark, D.L. 2002. Sexual dichromatism and differential conspicuousness in two populations of the common collared lizard 733 (*Crotaphytus collaris*) from Utah and New Mexico, USA. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 67–85.
- Magnus, D.B.E., 1958. Experimental analysis of the Fritillary butterfly *Argynnis paphia* L. (*Nymphalidae*). *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology* 2: 405–408.
- Morando, M., Ávila L.J, Pérez, C.H.F, Hawkins, M.A. y Sites J.A. 2013. A molecular phylogeny of the lizard genus *Phymaturus* (Squamata, Liolaemini): implications for species diversity and historical biogeography of southern South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66: 694–714.
- Moreno Azócar, D.L. 2013. Relaciones entre distribución geográfica, melanismo y tamaño corporal en *Liolaemus* del grupo *goetschi*. Re-evaluación de la regla de Bergmann, patrones y procesos. Tesis para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Moreno Azócar, D.L., Vanhooydonck, B., Bonino, M.F., Perotti, M.G., Abdala, C.S., Schulte, J.A., y Cruz, F.B. 2013. Chasing the Patagonian sun: comparative thermal biology of *Liolaemus* lizards. *Oecologia* 171: 773–788.
- Moreno Azócar, D.L., Perotti, M.G., Bonino, M.F., Schulte, J.A., Abdala C. S, y Cruz F.B. 2015. Variation in body size and degree of melanism within a lizards' clade: is it driven by latitudinal and climatic gradients? *Journal of Zoology* 295: 243–253.
- Moreno Azócar, D.L., Bonino, M.F., Perotti, M.G., Schulte, J.A., Abdala, C.S., y Cruz, F.B. 2016. Effect of body mass and melanism on heat balance in *Liolaemus* lizards of the *goetschi* clade. *Journal of Experimental Biology* 219: 1162–1171.
- Ortiz Maldonado, A. 2001. Distribución geográfica de los elementos meteorológicos principales y adversidades de Mendoza. Córdoba.

- Pearson, O.P. 1977. The effect of substrate and skin color on thermoregulation of a lizard. *Comparative Biochemistry and Physiology. A* 58: 353–358.
- Pryke, S.R., Lawes, M.J., y Andersson, S. 2001. Agonistic carotenoid signalling in male red-collared widowbirds: aggression related to the colour signal of both the territory owner and model intruder. *Animal Behaviour* 62: 695–704.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <http://www.R-project.org>.
- Sanabria, E.A., Vaira, M., Quiroga, L.B., Akmentins, M.S., y Pereyra, L.C. 2014. Variation of thermal parameters in two different color morphs of a diurnal poison toad, *Melanophryniscus rubriventris* (Anura : *Bufo*nidae). *Journal of Thermal Biology*, 41: 1–5.
- Scolaro, J.A., Ibarquengoytía, N.R., y Pincheira-Donoso, D. 2008. When starvation challenges the tradition of niche conservatism: on a new species of the saxicolous genus *Phymaturus* from Patagonia Argentina with pseudoarbooreal foraging behaviour (Iguania, *Liolaeminae*). *Zootaxa* 1786: 48–60.
- Smith, E.N. 1976. Heating and cooling rates of the American Alligator, *Alligator mississippiensis*. *Physiological Zoology* 49, 37–48.
- Sinervo, B., Méndez de la Cruz, F., Miles, D.B, Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M.L., Meza-Lázaro, R.N., Gadsden, H., Ávila, L.J., Morando, M., De la Riva, I.J., Sepúlveda, P.V., Duarte Rocha, C.F., Ibarquengoytía, N., Aguilar Puntriano, C., Massot, M., Lepetz, V., Oksanen, T.A., Chapple, D.G., Bauer, A.M., Branch, W.R., Clobert, J., y Sites, J.W. Jr., 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894–899.
- Steel, R.G., Torrie, J.H., y Castaño, J.M. 1985. *Bioestadística: principios y procedimientos* Vol. 2. Bogotá: McGraw-Hill.
- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Marshall, N.J., y Owens, I.P.F. 2003. Conspicuous ales suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence 790 from lizards. *Animal Behaviour* 66: 51–550.

- Stuart-Fox, D.M., Moussalli, A., Johnston, G., y Owens, I. 2004. Evolution of color variation in dragon lizards: quantitative tests of the role of crypsis and local adaptation. *Evolution* 58: 1549–59.
- Tanaka, K. 2005. Thermal aspects of melanistic and striped morphs of the snake *Elaphe quadrivirgata*. *Zoological Science* 22: 1173–1179.
- Tosini, G., Lanza, B., y Bacci, M. 1992. Skin reflectance and energy input of melanic and non-melanic populations of wall lizard. In: Edited by Z. Korsós and I. Kiss. Proceedings of the Sixth Ordinary General Meeting, Budapest (SEH– HNHM). pp. 443–448.
- Trombotto Liaudat, D., Penas, P., y Aloy, G. 2014. Impact of volcanic processes on the cryospheric system of the Peteroa Volcano, Andes of southern Mendoza, Argentina. *Geomorphology* 208: 74–87.
- Umbers, K.D.L., Herberstein, M., y Madin, J.S.E. 2013. Color in insect thermoregulation: empirical and theoretical tests in the color-changing grasshopper, *Kosciuscola tristis*. *Journal of Insect Physiology* 59: 81–90.
- Vanzolini, P.E., y Nelson, P. 1990. Manual de recolección y preparación de animales. 2da. ed. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Vicenzi, N. 2018. Eco-fisiología del lagarto saxícola *Phymaturus palluma* (Iguania: *Liolaemidae*) en el norte de Mendoza. Tesis para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Argentina.
- Vidal, M.A., Ortiz, J.C., y Labra, A. 2008. Intraspecific variation in a physiological thermoregulatory mechanism: the case of the lizard *Liolaemus tenuis* (*Liolaeminae*). *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 171–178.
- Vences, M., Galán, P., Vieites, D.R., Puente, M., Oetter, K., y Wanke, S. 2002. Field body temperatures and heating rates in a montane frog population: the importance of black dorsal pattern for thermoregulation. *Annales Zoologici Fennici* 39: 209–220.
- Vroonen, J., Vervust, B., Fulgione, D., Maselli, V., y Van Damme, R. 2012. Physiological colour change in the Moorish gecko, *Tarentola mauritanica* (Squamata:

Gekkonidae): effects of background, light, and temperature. *Biological Journal of the Linnean Society* 107: 182–191.

Watt, W. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22: 437–458.

Wiernasz, D.C., 1989. Female choice and sexual selection of male wing melanin pattern in *Pieris occidentalis* (Lepidoptera). *Evolution* 43: 1672–1682.

Wilson, K., Lotter, S.C., Reeson, A.F. y Pell, J.K., 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters* 4: 637–649.