



**Universitat de les
Illes Balears**

Facultad de Ciencias

Memoria del Trabajo de Fin de Grado

Resolución del conflicto entre los comportamientos termorreguladores y alimentarios en reptiles

Miquel Nolla Alomar

Grado de biología

Año académico 2014-15

DNI del alumno: 43213132L

Trabajo tutelado por Dr. Mourad Akaarir El Ghourri
Departamento de Fisiología

Se autoriza la Universitat a incluir mi trabajo en el Repositorio Institucional para su consulta en acceso abierto y difusión en línea, con finalidades exclusivamente académicas y de investigación

Palabras clave del trabajo:

Gallotia galloti, Poiquilotermita, Termorregulación, Termoconformismo, Homeostasis, enantiostasis.

ÍNDICE

1. Resum	3
2. Introducción.....	4
2.1. Ley de Arrhenius efectos físico-químicos: Coeficiente Q10.....	4
2.2. Termorregulación y Termoconformismo	5
2.3. Los primeros vertebrados terrestres los reptiles.....	6
2.3.1. Evolución de la homeotermia.....	7
2.3.2. Ajustes fisiológicos termorreguladores.....	8
3. Objetivos e hipótesis.....	10
4. Materiales y métodos	11
4.1. Descripción de la especie estudiada	11
4.2. Diseño experimental	11
4.3. Tratamiento de datos	12
4.4. Análisis de datos	12
5. Resultados	13
5.1. Temperatura cabeza respecto temperatura del comedero.....	13
5.2. Frecuencia de la presencia del animal.....	14
5.2.1 Datos numéricos de la figura 5.2.....	15
5.3. Oscilaciones térmicas de la plataforma.....	16
5.4. Distribución térmica del terrario	16
5.5. Termografía del animal.....	16
5.6. Variaciones de la temperatura cefálica	17
6. Discusión	18
6.1. Metodología.....	18
6.2. Temperatura cefálica respecto a la distancia del comedero.....	18
6.3. Conflicto entre termorregulación y alimentación	19
6.4. Distribución de la presencia del animal en los diferentes sectores..	19
7. Conclusión	20
8. Agradecimientos	20
9. Bibliografía.....	20

1. Resumen

Los animales poiquiloterms presentan una fuerte dependencia térmica frente a su ambiente. Sin embargo, son capaces de ajustar su temperatura corporal por medio del comportamiento y por ajustes parciales termorreguladores fisiológicos, de esta forma optimizan las pérdidas y ganancias de calor para mantener el organismo dentro de un rango de preferencia térmica, lo cual les permite maximizar de esta forma su eficiencia fisiológica.

Un conjunto de lagartos de la especie *Gallotia galloti* se situaron en un terrario en el que existía una amplia variación de temperaturas. De esta forma, los animales podían seleccionar la región que fuera más próxima a su temperatura de confort. Sin embargo, los animales deberían abandonar esta región para conseguir alimento que estaba situada en una región fría, con una temperatura alejada de la temperatura de confort.

La cinematografía termográfica intervalométrica permitió registrar las temperaturas corporal y del medio así como las variaciones en la temperatura de diversas partes del cuerpo en función de la región ocupada. De este modo, se pudo comprobar que la temperatura cefálica de los animales se mantuvo en un rango de entre 33°C y 37°C a pesar de visitar ocasionalmente, para alimentarse, el punto más frío del terrario a 13 °C. En la mayoría de los casos, el animal prefirió situarse en regiones cuya temperatura estaba en torno a 25 y 30°C. Sin embargo, durante la mayor parte del tiempo mantuvo una temperatura cefálica de casi 10°C más elevada

Summary

Poikilothermic animals show a strong dependence on environmental temperature. However, they are able to adjust their body temperature through behavioral and partial physiological thermoregulatory adjustments. In this way, they optimize the heat loss and gains to keep the body within a range of thermal preference and to allow maximizing their physiological efficiency.

A group of *Gallotia galloti* lizards were placed in a terrarium with a wide thermal variation in different regions. In this way, the animals were able to select the most thermally comfortable region. However, they should leave this region to get food, which was placed in a cold region, with a temperature far away from the comfort temperature.

The time-lapse thermographic cinematography recordings allowed recording the environmental and body temperatures as well as the variations in different parts of the animal body in function to the temperature of the environment. In this way, it was found that the cephalic temperature was maintained within the 33 – 37 range in spite of occasional visits, the coldest spot in the terrarium at 13°C to get food. Most frequently, the animals preferred to stay in 25-30°C regions, while maintaining a cephalic temperature of up to 10°C higher.

2. Introducción

2.1. Ley de Arrhenius efectos físico-químicos: Coeficiente Q10

La ley de Arrhenius considera la cinética de las reacciones químicas en relación con la temperatura.

Los enlaces químicos en las moléculas reactivas pueden ser deformados hasta el punto de ruptura con lo que las reacciones químicas tienen lugar. El grado de deformación depende de la energía cinética que posea la molécula: cuanto mayor sea el nivel energético, mayor es la energía cinética de sus átomos, mayores son las tensiones intramoleculares y mayor la probabilidad de que se rompan los enlaces con lo que la velocidad de las reacciones crece (Richard et al., 1992)

Arrhenius razonó que para que una molécula sufra una reacción determinada su nivel energético debe ser igual o exceder cierto nivel de umbral, que él denominó energía de activación. Arrhenius puntualizó que el nivel energético aproximadamente se duplica cuando la temperatura sube 10°C aunque la energía cinética media de todas las moléculas crezca sólo ligeramente. (Richard et al., 1992)

Al igual que en las moléculas inorgánicas, las reacciones bioquímicas de los seres vivos sufren profundos cambios en función de la temperatura. Se considera que los efectos de la temperatura sobre los seres vivos tienen su fundamento en la alteración de los procesos bioquímicos enzimáticos. (Peterson et al., 2007). La relación entre la temperatura y la tasa de un proceso biológico dado se puede modelar de diferentes maneras, pero comúnmente se utiliza el coeficiente Q10, que es el factor por el cual una tasa biológica se incrementa cuando la temperatura aumenta 10 ° C. El Q10 asume una relación de tipo Arrhenius entre las tasas biológicas y la temperatura y se basa en la cinética de las reacciones que controlan los fenómenos observados. En general, se espera que los procesos bioquímicos tengan un Q10 cercano a 2. (Bryan et al., 2008). Sin embargo, hay relativamente pocos ejemplos en los que los efectos de la temperatura sobre la fisiología y procesos bioquímicos hayan sido examinados simultáneamente. (Berges et al., 2002)

Estas consideraciones son de particular interés en los poiquiloterms en los que su tasa metabólica de reposo aumenta de forma aproximadamente exponencial con la temperatura corporal. Esta relación exponencial significa que la tasa metabólica se multiplica por un factor fijo con cada 10 grados de aumento en la temperatura. Por ejemplo, con un Q10 igual a 2 si la tasa metabólica fuese a 0°C de 0,5 cal/h, podría ser de 1,0 cal/h a 10°C, de 2,0 cal/h a 20°C y de 4,0 cal/h a 30°C.

Los valores de la Q10 para la tasa metabólica de reposo de los poiquiloterms normalmente tienden a estar próximos a 2, aunque se pueden encontrar, valores sustancialmente inferiores o superiores. Si la tasa metabólica fuese una función verdaderamente exponencial de la temperatura, entonces el Q10, sería constante en todos los rangos de temperatura, pero, normalmente, la tasa metabólica no es una función estrictamente exponencial de la temperatura. En este caso, el Q10 varía dependiendo del rango de temperatura que se considere. (Richard et al., 1974).

Igual que la tasa metabólica de reposo aumenta con la temperatura en los poiquiloterms, hay otras actividades fisiológicas, como la frecuencia cardíaca y la frecuencia respiratoria, cuyas velocidades muestran, generalmente, una dependencia térmica fuertemente positiva. Las actividades comportamentales también se ven afectadas en animales. Por ejemplo las ranas, los insectos y los peces, se mueven mucho más lentamente a bajas que altas temperaturas. (Richard et al., 1992)

2.2. Termorregulación y Termoconformismo

Como se ha dicho, la temperatura es un factor ambiental importante que afecta en el rendimiento de los vertebrados ectotérmicos y su capacidad para explotar ambientes térmicos novedosos. El término poiquiloterms (poikilos = “múltiples” o “diversificado”) hace referencia a la ausencia de constancia en su temperatura corporal. (Richard et al., 1992). También se utiliza el término “ectotermia”, para explicar que la temperatura corporal está determinada primariamente por las condiciones térmicas externas. Ambos términos son válidos. Aunque los poiquiloterms disponen de pocos mecanismos fisiológicos para controlar su temperatura corporal, no están totalmente desprovistos de mecanismos termorreguladores y, como los homeoterms, disponen de mecanismos capaces de compensar los cambios de temperatura ambiental por medio de modificaciones fisiológicas y, sobre todo, comportamentales que les permiten seleccionar el ambiente preferido (Richard et al., 1992). Con esto, muchos reptiles consiguen mantener la actividad en temperaturas ambientales incluso cuando están alejadas del óptimo. (Velázquez et al., 2010). A pesar de todo, su rango de actividad es más estrecho que los mamíferos. (Navas et al., 1999).

Aun así las temperaturas corporales pueden ser reguladas por mecanismos conductuales y fisiológicos que en el caso concreto de los lacértidos permiten mantener su temperatura corporal dentro del margen óptimo, con pequeñas oscilaciones entre niveles máximos y mínimos, que, a su vez, se deben a las variaciones diarias, estacionales y geográficas en la temperatura ambiental. Estos organismos pueden ganar calor por radiación directa del sol (heliotermia) o por contacto con algún sustrato caliente (tigmotermia). (Castilla et al., 1999). En estos casos, el animal consigue regular su temperatura corporal activamente. Por el contrario, cuando permanecen inactivos son termoconformistas obligados y su temperatura es variable en paralelo con la temperatura ambiental. (Méndez et al., 2006).

- Homeostasis y enantiostasis

Una característica distintiva de un sistema de control homeostático es la existencia de un valor predeterminado conocido como el "punto de ajuste" (Woods et al., 2007). La diferencia entre el punto de ajuste y la temperatura corporal real es el valor del error en el ajuste homeostático y este error se reintroduce en el sistema de regulación con el signo cambiado, lo que determina la retroalimentación negativa que pone en marcha los sistemas de ajuste, cuya actividad sólo desaparece cuando el error se hace cero (Cannon, 1932). Entre otras muchas funciones, la excitabilidad neuronal, las tasas de disparo neuronal y la función de la sinapsis están definidas homeostáticamente. (Rebekah. Mahoney et al., 2014)

La enantiostasis se define como el cambio en las propiedades fisicoquímicas del medio interno que se ajustan frente a un cambio al ambiente. A diferencia de la homeostasis en la que el organismo mantiene sus variables físicas constantes, la enantiostasis permite el cambio en el medio interno para conseguir que la función se mantenga. Le enantiostasis es

equivalente a la máxima “gatopardiana” que afirma la necesidad de cambiar todo lo que sea necesario para que todo siga igual (Lampedusa, 1988). Tal regulación protege contra las consecuencias del cambio ambiental. (Divakaran., 2006)

Un descenso en la temperatura corporal implica que las moléculas de cada célula sufran una caída en su energía cinética. Así, uno de los problemas fundamentales que surgen es el de que las moléculas tienen menor probabilidad de alcanzar la energía de activación para una reacción dada y, por ello, las velocidades de reacción tenderán a bajar. Para amortiguar estos efectos, los poiquilotermos controlan las reacciones limitantes del metabolismo celular que son normalmente catalizadas por enzimas. Modificando la cantidad de enzimas o sus propiedades catalíticas, una célula puede evitar que un descenso en la temperatura ejerza un efecto demasiado grande en la velocidad de reacción, escapando así de la tiranía de la ley de Arrhenius. (Richard et al., 1992)

Los cambios en la concentración de enzimas tienen un papel importante en la aclimatación. Por ejemplo la aclimatación al frío induce aumentos en las actividades de las enzimas implicadas en la producción de ATP. Hay razones para creer que, en muchos casos, estos aumentos de actividad se deben a incrementos en la concentración enzimática. (Hebb et al., 1972)

Además de las diferencias en las concentraciones enzimáticas, los enzimas de las especies que viven en climas distintos presentan diferencias en la energía de activación. (Licht., 1964). En especies relacionadas que operan a temperaturas tisulares distintas han evolucionado formas diferentes de determinadas enzimas, de manera que las variantes que poseen las especies de tejidos fríos, están dotadas de energías de activación inferiores a las de las variantes que viven templados. (Richard et al., 1992)

2.3. Los primeros vertebrados terrestres: los reptiles

Como es bien sabido, la vida se originó en el agua y los primeros animales fueron poiquilotermos. En los poiquilotermos acuáticos, como las almejas, las estrellas de mar, los cangrejos de río o los peces, las temperaturas corporales están determinadas por las propiedades físicas del agua con la que es inevitable alcanzar un equilibrio conductivo y convectivo. (Moberly, 1968). Las reacciones metabólicas del animal, lógicamente, producen calor interno, Sin embargo, la alta conductividad térmica del agua y su elevado calor específico determinan que la diferencia entre la temperatura corporal y la acuática sea pequeña. (Bennett, 1971). Al contrario, la baja conductividad térmica del aire y su bajo calor específico permiten que en poiquilotermos terrestres, como la mayoría de los insectos y los reptiles, la temperatura corporal sea diferente de la temperatura del aire. La entrada de radiación procedente del sol, por ejemplo, puede elevar la temperatura corporal muy por encima de la temperatura del aire. Al contrario, la evaporación de agua desde el animal puede hacer descender dicha temperatura corporal por debajo de la ambiental. (Richard et al., 1992)

2.3.1. Evolución de la homeotermia

El mantenimiento de una temperatura corporal relativamente estable en un rango amplio de entornos requiere de dos condiciones básicas. En primer lugar, un sistema efector eficiente, es decir, alta producción de calor metabólico y un control sobre los medios que influyen en la pérdida de calor desde la superficie del cuerpo. (Sessler., 2008). En segundo lugar, la producción y pérdida de calor deben ajustarse de forma precisa y rápida en relación a los cambios en la temperatura corporal y el medio exterior, es decir, tiene que haber un medio sensible que integre los mecanismos efectores de la termorregulación. (Fei et al., 2012).

La evolución de homeotermia parece haber sido limitado principalmente por el desarrollo de una serie de sistemas efectores. Sólo los pájaros y los mamíferos tienen una producción de calor endógeno de magnitud suficiente para garantizar una temperatura estable que es muy superior a la del medio ambiente en hábitats fríos. (Norris et al., 2012). Al contrario, la producción de calor metabólico es mucho menor en los poiquiloterms y sus medios para regular la pérdida de calor están muy poco desarrollados. (Moberly., 1968). Además, la pérdida de calor en las aves y mamíferos se reduce gracias a un aislamiento térmico eficaz en la superficie del cuerpo, mientras que el control vaso-motor eficiente de la circulación superficial y el desarrollo de las glándulas sudoríparas o el jadeo en los mamíferos permite una mejor regulación de la pérdida de calor. (Norris et al., 2012).

En ausencia de sistemas eficientes termorreguladores, la existencia de mecanismos sofisticados de integración centrales sería inapropiada. Sin embargo, el área termosensitiva del hipotálamo de los reptiles modernos es probablemente el principal componente en la regulación de las reacciones de comportamiento relacionados con el mantenimiento de la temperatura preferida y también en el ajuste de algunos mecanismos reguladores fisiológicos. (Richard et al., 1974).

Es tentador especular que la región del cerebro termosensitiva se desarrolló en los reptiles primitivos, antepasados comunes de los reptiles modernos, las aves y los mamíferos, y que la evolución de la verdadera homeotermia en los dos últimos grupos, apareció como resultado del desarrollo de sistemas efectores más eficientes que se integraron con precisión por modificaciones más sofisticadas del área termosensitiva primitiva del reptil. (Richard et al., 1974).

2.3.2. Ajustes termorreguladores fisiológicos

En la transferencia de calor desde el núcleo del cuerpo para el medio ambiente intervienen cuatro procesos físicos: conducción, convección, radiación y evaporación. Ignorando el 5% perdido en la orina y las heces, la pérdida de calor tiene lugar por conducción, convección, radiación o la evaporación a través de la superficie de la piel y también por la evaporación a través de las vías respiratorias. (Franklin et al., 2003)

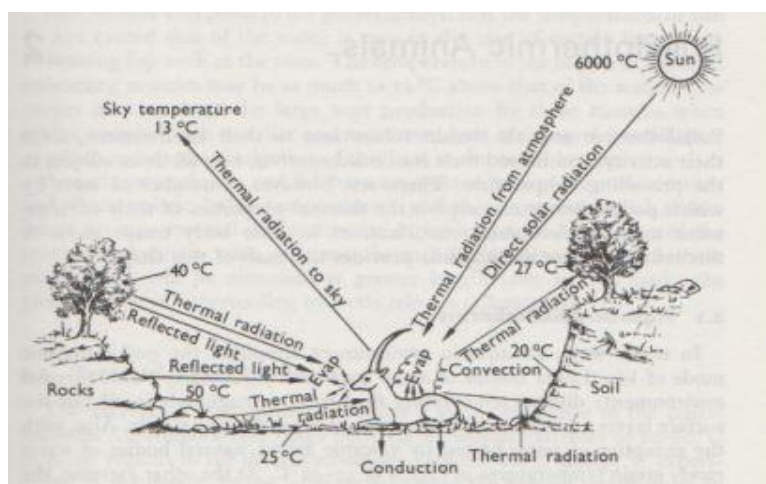


Figura 2.1. Representación cualitativa de los intercambios de energía entre un animal homeotermo y un ambiente moderadamente cálido. (Richard et al., 1974).

La pérdida de calor a través de la piel en los homeotermos es debida a que la temperatura del núcleo del cuerpo es normalmente superior a la del aire del ambiente. Por esta razón el calor interno se disipa al medio ambiente desde la superficie de la piel, que por lo tanto se enfría. Sin embargo, este gradiente de temperatura entre el núcleo y la superficie de la piel del cuerpo irá cambiado por alteraciones en la conductividad térmica de las capas subcutáneas. Esto se consigue gracias a los cambios en el flujo de sangre a través de estas regiones. (Bakken., 1974).

El flujo de sangre a las capas superficiales del cuerpo se encuentra severamente restringido en condiciones de temperaturas corporales bajas (hipotermia). Con esto, la transferencia de calor desde el núcleo hasta la superficie se reduce y la temperatura de la superficie de la piel disminuye, causando una reducción en la pérdida de calor por convección y radiación. (Norris et al., 2012).

En hipertermia es necesario aumentar la pérdida de calor a través de la piel. En estos casos, se han registrado aumentos de flujo de hasta 100 veces por encima del mínimo. Bajo estas circunstancias, la diferencia térmica entre el núcleo del cuerpo y la superficie se reduce al máximo y la transferencia de calor desde la superficie de la piel por convección y radiación. (Norris et al., 2012).

La pérdida de calor de la piel se reduce al mínimo mediante la restricción del flujo sanguíneo a través de vasos superficiales. La mayor parte de la sangre pasa por anastomosis venosas profundas (canales de baja resistencia entre arterias y venas formados por paredes relativamente gruesas y con poco intercambio metabólico). (Sessler et al., 2008)

Los cambios en el patrón del flujo sanguíneo a través de las capas superficiales están controlados en gran medida por la actividad de los nervios de la división simpática del sistema nervioso autónomo. (Sessler et al., 2008)

Hay tres mecanismos en la vasodilatación. En primer lugar la actividad de los nervios del sistema simpático colinérgico hace que los vasos sanguíneos cutáneos se dilaten. En segundo lugar, existen otras sustancias vasodilatadoras, como, por ejemplo, la bradicinina, que se

forma a partir de lisis de proteínas tisulares por una enzima producida por las glándulas sudoríparas, que a su vez se activan por medio de los nervios simpáticos sudomotores. La actividad de estas dos vías simpáticas está regulada por centros hipotalámicos. (Grigg et al., 2006). Por último, las fibras musculares lisas de los esfínteres precapilares se relajan por una acción directa de la temperatura y activan la circulación cutánea

- La conducción y convección.

La tasa de pérdida de calor por conducción depende de la diferencia de temperatura entre la piel y el medio ambiente y en el área de contacto. Normalmente es el menos importante de los cuatro caminos de la pérdida de calor, debido a la baja conductividad térmica del aire y el área limitada de contacto entre el cuerpo y el medio ambiente sólido. En circunstancias especiales, tales como el contacto con un objeto frío, suelo frío o la inmersión en agua, la pérdida de calor por conducción se vuelve más significativa. (Fei et al., 2012).

Mucho más importante es la convección, debido a que el bajo calor específico del aire permite que el aire en contacto con la piel al ser calentado rápidamente es menos denso y se eleva y es reemplazado por aire más frío, estableciendo así las corrientes de convección y mantener el gradiente de temperatura entre la piel y el aire adyacente. (Fei., 2013).

- Radiación.

El calor radiante se transmite por ondas electromagnéticas, que se convierte en calor cuando caen sobre los objetos más fríos los cuales absorben dichas ondas. Del mismo modo, un objeto caliente puede perder calor mediante la emisión de energía radiante. La cantidad de calor irradiado depende de la diferencia de temperatura entre la piel y el medio ambiente sólido y sobre el área de la piel expuesta. El mecanismo fisiológico principal que determina la pérdida de calor radiante vuelve a ser la regulación del flujo sanguíneo a través de la piel y por lo tanto de la temperatura de la piel. (López-Alcaide et al., 2011).

- La evaporación.

Cada gramo de agua evaporada de la superficie de la piel a temperatura ambiente implica la pérdida calor alrededor del cuerpo de 540 calorías. La pérdida de calor por evaporación se puede dividir en dos categorías: pérdida insensible de agua de la piel y el tracto respiratorio y la pérdida regulada por la sudoración y jadeo. (Tattersall et al., 2006)

La sudoración ofrece claramente un medio de enfriamiento del cuerpo incluso cuando la temperatura ambiente excede la del cuerpo. ¿Qué mecanismos están disponibles en los reptiles, animales en los que las glándulas sudoríparas son escasas o ausentes? La pérdida de calor por evaporación en estos animales es provocada por el aumento de movimiento de aire sobre las superficies mucosas húmedas de la boca y el tracto respiratorio superior. (Tattersall et al., 2006).

En reptiles el enfriamiento por evaporación en la superficie interior de la boca, lo que se conoce como jadeo, posee una eficacia de transferencia de calor capaz de mantener una baja temperatura cefálica a pesar de que la temperatura ambiente sea elevada. (Tattersall et al., 2010).

Con la excepción de la evaporación, la tasa de transferencia de calor a lo largo de estas vías es proporcional al gradiente de temperatura, la diferencia entre la piel y la temperatura ambiental. De ello se deduce que a medida que se eleva la temperatura ambiental, la pérdida de calor por conducción, convección y radiación disminuirá, hasta que no se pierda calor por estas vías y de hecho el flujo de calor se puede invertir. En estas condiciones la evaporación proporciona el único medio de la pérdida de calor. (Parker., 2014).

El sistema nervioso simpático es de importancia fundamental como una vía por la que la pérdida de calor puede ser controlada. Es la mayor influencia en el flujo sanguíneo de la piel y por lo tanto de la temperatura de la piel, y también controla la sudoración térmica. (Richard et al., 1974).

3. Objetivos e hipótesis

El propósito de este trabajo fue estudiar el comportamiento de un animal ectotermo en una situación de conflicto en la que debería abandonar la zona de confort térmico para conseguir alimento si éste estaba situado en una zona fría. (Cabanac. 1985).

Este objetivo se intentó conseguir situando el animal en un terrario con en el que existiera una amplia variación en la temperatura de sus diferentes regiones. De esta forma, el animal podría seleccionar la región en la que la temperatura fuera más próxima a su temperatura de confort. Si embargo, el animal debería abandonar esta región para conseguir alimento si éste se situaba en una región fría, con una temperatura alejada de la temperatura de confort.

El estudio se realizó por medio de cinematografía termográfica intervalométrica que permitió registrar las temperaturas del medio y de diversas partes del cuerpo del animal. De este modo, se pudo registrar su temperatura corporal y su conducta a la hora de decidir alimentarse.

4. Materiales y métodos

4.1. Descripción de la especie estudiada

La *Gallotia galloti* es un lagarto endémico en la isla de Tenerife, en donde ocupa los más variados hábitats, desde la costa hasta las cumbres más altas (se han observado ejemplares en el pico del Teide por encima de los 2000 metros de altitud).

En cuanto al comportamiento regulador de esta especie, parece ser que practican tanto una conducta heliotérmica (más importante en la mañana) como tigmotérmica (más importante por la tarde), dadas las características del sustrato rocoso de su medio. (Báez., 1985).

Gallotia galloti es una especie diurna de tamaño medio La especie presenta dimorfismo sexual. Los machos son de un tamaño mayor que las hembras, (longitud promedio hocico-cloaca en los machos es de 107 mm y en las hembras es de 88 mm) con una cabeza relativamente robusta. Las hembras presentan una coloración críptica, mientras los machos

sexualmente maduros tienen una serie de manchas de color azul brillante en los lados de la cabeza y el tronco. (Huyghe et al., 2005)

El presente estudio hizo uso de 10 individuos machos de ambos sexos del lacértido *Gallotia galloti* capturados en su ambiente natural (Tenerife, Guimar) con permiso de la consejería de Medio Ambiente de la Comunidad Autónoma de las Islas Canarias. El estudio fue autorizado por la comisión Ética de la Universitat de les Illes Balears. Los individuos presentaban un peso medio de $60,26 \pm 8,44$ gr. Desde su traslado a la UIB los animales fueron mantenidos en terrarios a 22 ± 2 °C durante el día y a 18 ± 2 durante la noche. La fuente de calor a la vez determinaba los ciclos de 12/12 h de luz y oscuridad.

4.2 Diseño experimental

El experimento se realizó introduciendo animales de uno en uno durante tres días consecutivos en un terrario de 100x30 cm el cual, dispone de una placa conductora de la temperatura situada en la su base. La placa se encuentra en contacto con un calefactor en un extremo y por un refrigerador en el otro extremo, para crear un gradiente de temperaturas que iban desde los 13°C en el punto más frío de la placa hasta 45°C en el otro extremo. En el punto más frío se instaló un recipiente comedero de 8 cm de diámetro donde se depositó el alimento en forma de papilla de frutas.



Figura 4.1. Terrario en el que se realizó la experimentación. Podemos observar en la imagen el comedero de metal situado en la parte fría de la plataforma conductora y al otro extremo del terrario se encontraba la parte caliente.

Sobre el terrario se instaló una cámara termográfica (IRISYS 4000 Series imager) conectada a un ordenador con su software previamente instalado para ir registrando los datos de las temperaturas del medio en el que se movía el animal y la temperatura corporal del individuo en cuestión. La cámara se instaló a una altura aproximada de 1,9 m. Además, se instalaron luces Led (Light Emitting Diode), que suministraban luz fría, conectadas a un reloj, el cual, controlaba el apagado y el encendido de las luces cada 12h (de las 8h a las 20h). La cámara se programó para que realizara capturas de imagen cada 60 segundos durante 3 días para cada individuo estudiado.

4.3 Tratamiento de datos

El experimento tuvo una duración de 3 días por cada lacértido, por lo tanto, el registro total de los diez animales ocupó 30 días de experimentación. Durante los 3 días de registro en cada individuo, la cámara termográfica fue capturando imágenes cada 60 segundos; es decir, se obtuvieron 4320 termofotografías por cada animal (72h x 60 min). Las imágenes almacenadas mostraban los rangos de temperaturas mediante una gama de colores y se muestrearon eligiendo solamente aquellas en las que se observaba un cambio en la situación del animal dentro del terrario. De esta forma, las imágenes en las que el animal permaneció inmóvil fueron descartadas. Una vez muestreadas todas las termofotografías, se registraron las temperaturas del animal y de varios lugares del terrario mediante el software (IRISYS 4000 Series imager) que disponía de cursores capaces de dar las temperaturas exactas de cualquier punto determinado. Se tomaron tres cursores de temperatura en cada fotografía; temperatura de la cabeza del animal, el dorso, el suelo adyacente al animal y el comedero. Por otra parte, mediante un software adecuado (Image J), se calcularon las distancias de la cabeza del animal respecto al comedero. El programa era capaz de hacer una conversión de píxeles a centímetros siempre y cuando en la imagen hubiera un objeto de referencia de medida conocida, en nuestro caso, el comedero, que poseía un diámetro de 8 cm. De este modo se pudo hacer la conversión y calcular las distancias exactas de la cabeza del animal respecto al comedero.

4.4 Análisis de los datos

Los resultados fueron analizados por el programa Origin50, mediante el cual se calculó la frecuencia de las distancias existentes entre el animal y el comedero, cada minuto, tanto durante el día como la noche. También se calculó la temperatura de la cabeza y el dorso del animal, así como la del comedero que siempre fue el punto más frío del terrario tanto durante el día como la noche.

Por otro lado se registró la temperatura de la placa con el uso de unos botones térmicos (Ibutton®, Maxim, Dallas). De esta forma se pudo conocer la temperatura de diferentes regiones del terrario y sus fluctuaciones durante los días de experimentación.

Una vez calculadas las temperaturas y las distancias, se elaboraron las gráficas más representativas de la temperatura de la cabeza respecto a la distancia del comedero, de la presencia del animal en las diferentes secciones del terrario y la temperatura de la cabeza del animal durante el día y durante la noche.

5. Resultados

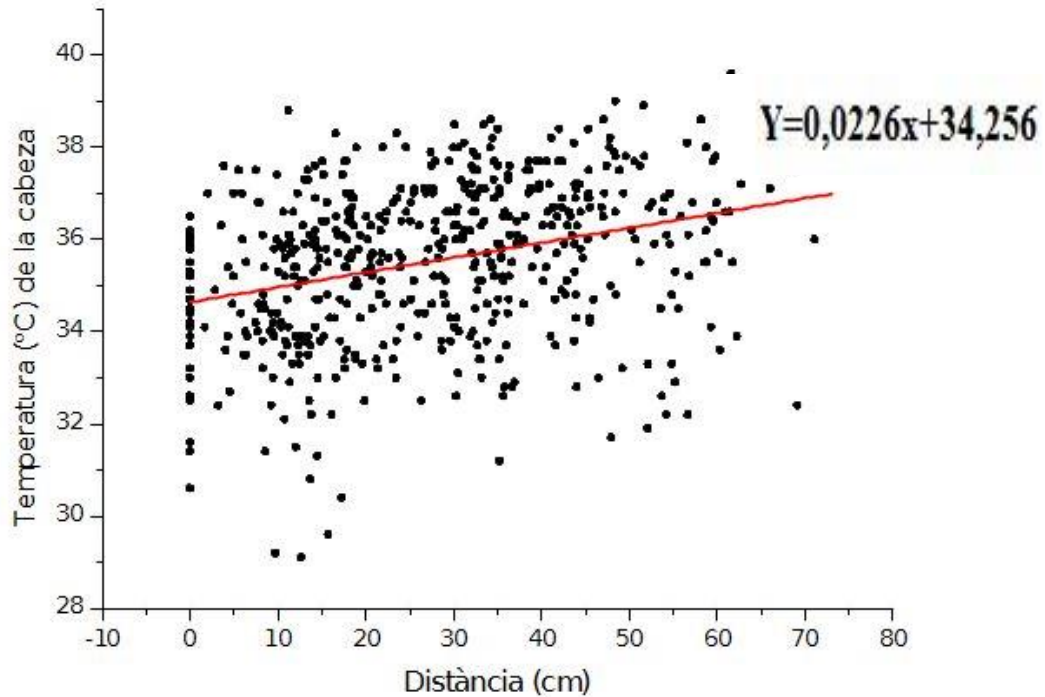


Figura 5.1. Temperatura de la cabeza respecto a la distancia del comedero. Podemos observar que a medida que el animal se va alejando del comedero va aumentando la temperatura de la cabeza del individuo en cuestión. Sin embargo y a pesar de que la temperatura del comedero algunas veces fue inferior a los 13°C, la temperatura cefálica nunca fue inferior a los 29 °C y raramente bajó de los 33°C

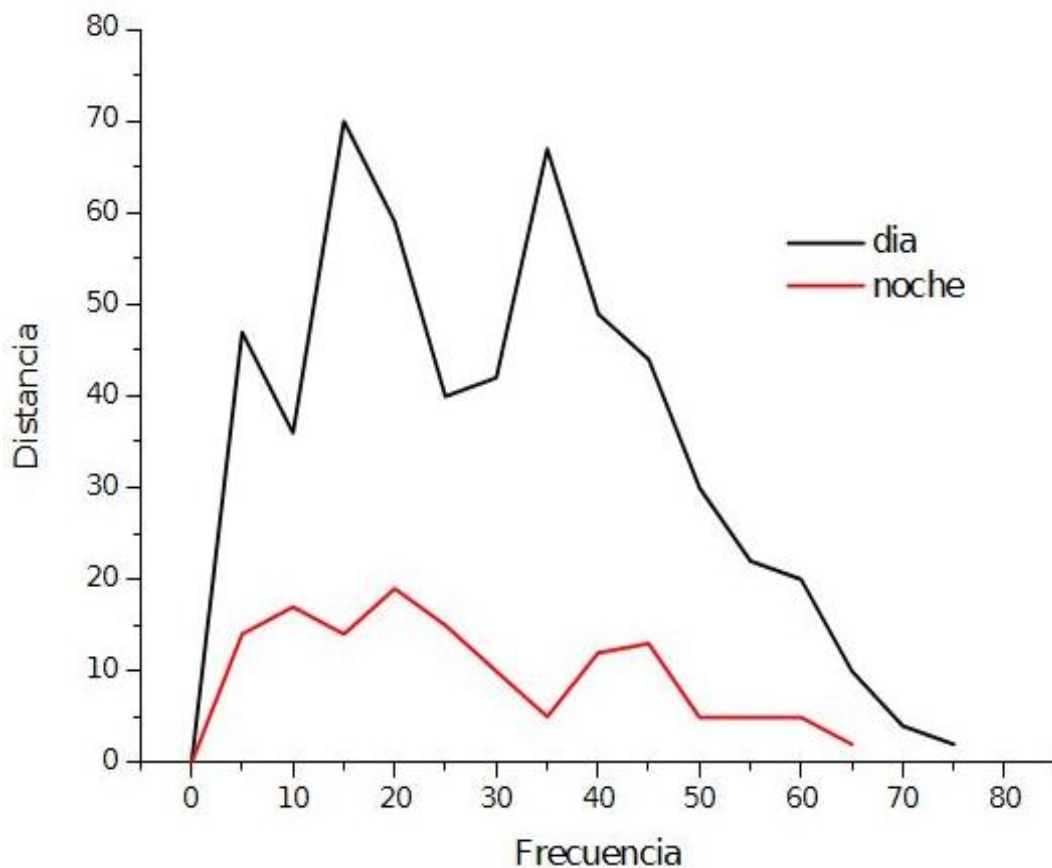


Figura 5.2. Distribución de la frecuencia con la que los animales se situaron en los diferentes lugares del terrario durante el día y la noche. Se observa que el animal se mueve más durante el día que durante la noche. También se observa la presencia de 3 picos en la gráfica que representan los 3 sectores del terrario con más visitas durante el día. Los picos más importantes estuvieron en torno a los 20 y los 70 cm de distancia del comedero, lo que indica que la preferencia térmica del animal estuvo situada entre los 25 y los 35°C. El primer pico, correspondiente a una distancia aproximada de 5 cm se corresponde con las visitas al comedero el cual, como se señala en los métodos, tenía un diámetro de 8 cm.

T° día	Fr t° cabeza día	T° noche	Fr t° cabeza noche
29,5	3	29,5	2
30,5	3	30,5	3
31,5	8	31,5	10
32,5	24	32,5	10
33,5	68	33,5	39
34,5	79	34,5	27
35,5	113	35,5	25
36,5	123	36,5	13
37,5	90	37,5	5
38,5	29	38,5	2
39,5	2		
cm	Fr distancia día	cm	Fr distancia noche
2	0	0	0
3	47	5	14
10	36	10	17
10	70	15	14
39	59	20	19
27	40	25	15
25	42	30	10
13	67	35	5
5	49	40	12
2	44	45	13
2	30	50	5
3	22	55	5
10	20	60	5
10	10	65	2
39	4		
27	2		

Tabla 1. En esta tabla se presentan los datos numéricos correspondientes a la figura 5.2. Puede comprobarse que en la mayor parte de los casos los animales eligieron mantener una temperatura cefálica situada en torno a los 36°C durante el día, pero que durante la noche la temperatura preferida descendió a los 33-34°C. Por otra parte, se observa que durante el día el animal hizo cerca de 50 visitas al comedero (a una distancia de 5cm de su centro), mientras que de noche el número de visitas se redujo a 14.

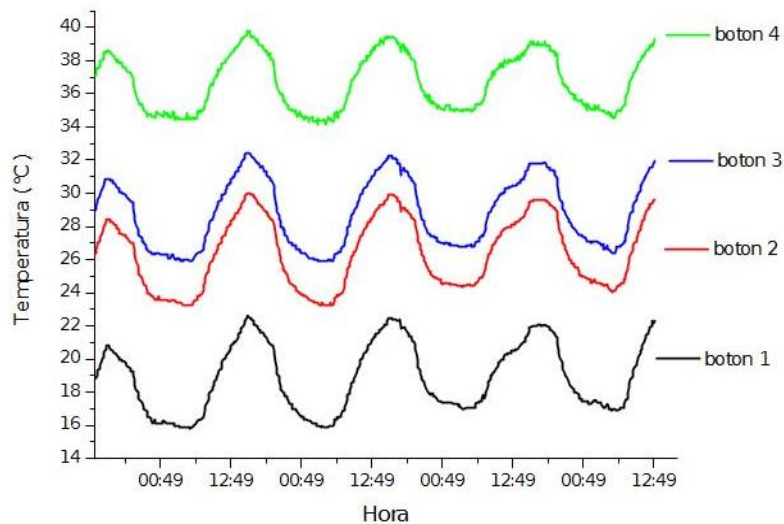


Figura 5.3. Oscilaciones diurnas en la temperatura de los diferentes sectores de la plataforma registradas por medio de los “Ibuttons”. Se dispusieron 4 unidades en lugares regularmente espaciados en el terrario. Se observa una clara fluctuación diaria de más de 5°C en la temperatura del terrario.

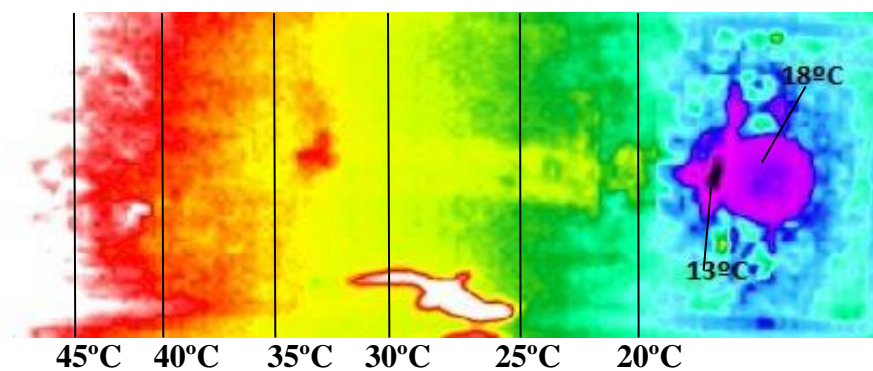


Figura 5.4. Distribución aproximada de las temperaturas en el suelo del terrario. Se han dibujado líneas isotermas (aproximadas) entre los 20 y los 45 °C. En el extremo frío (derecha), la temperatura más baja (13°C) se situó en los bordes del comedero

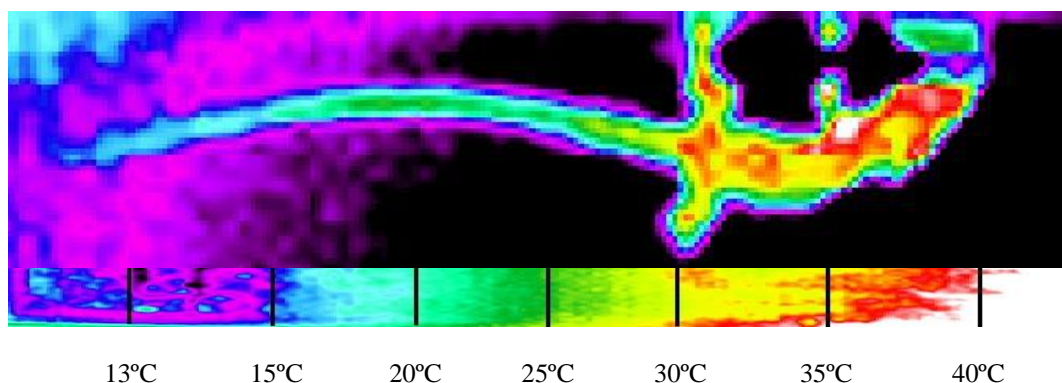


Figura 5.5. Termofotografía del animal en la que se observa la distribución de temperaturas en el cuerpo del animal. La temperatura cefálica es la máxima y la de la cola es mínima, con valores intermedios en la zona abdominal.

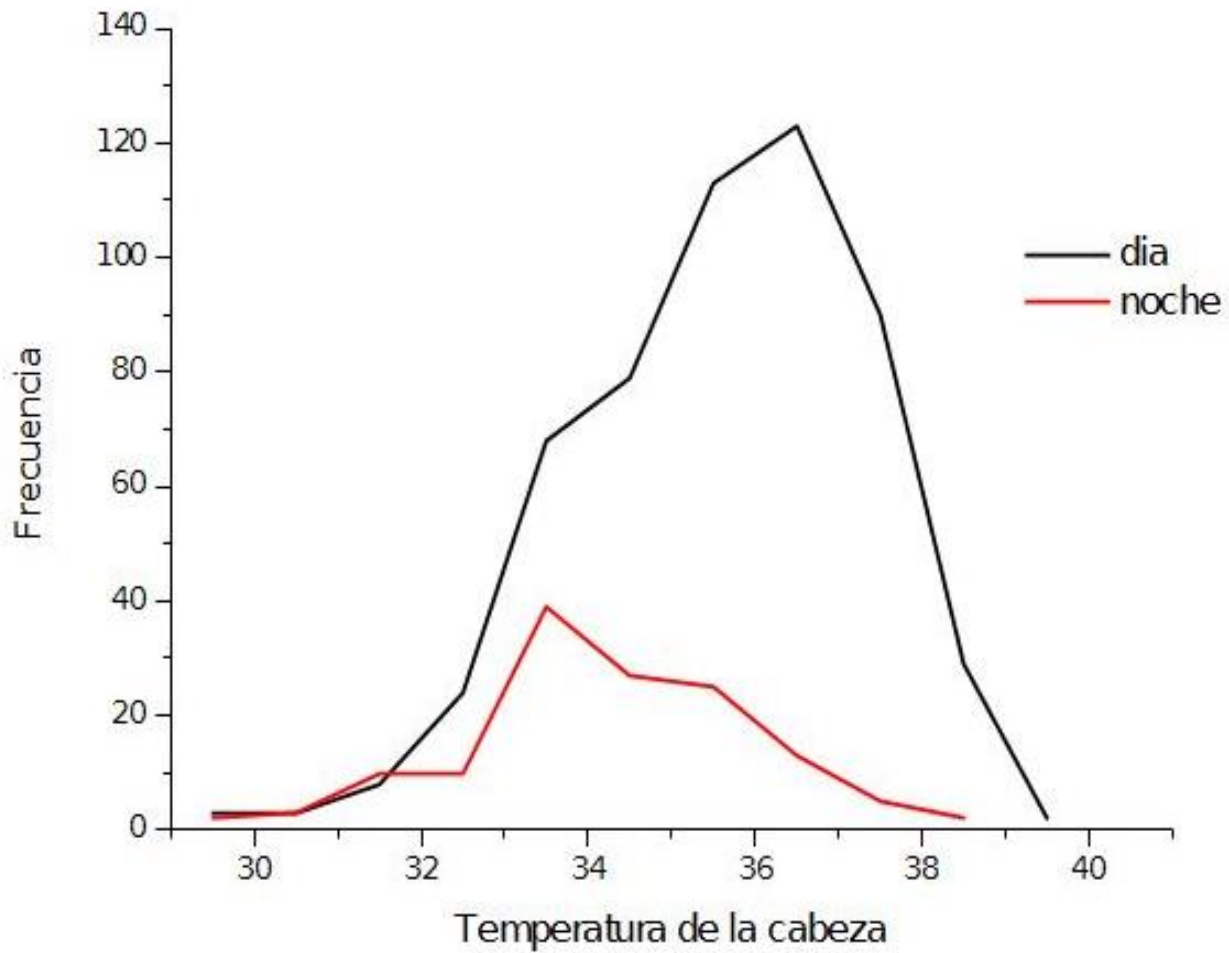


Figura 5.6. Variaciones en la temperatura cefálica durante el día y la noche. La línea negra señala que durante el día, en la mayor parte de las ocasiones la temperatura cefálica fue de 37°C. Por el contrario, la temperatura cefálica nocturna más frecuente fue de 33.5°C, más de tres grados inferior a la diurna.

6. Discusión

6.1. Metodología

El propósito de este trabajo fue comprobar la respuesta de un animal poiquilotermo ante una situación de conflicto entre la termorregulación y el hambre. Para conseguir este objetivo, se diseñó el terrario descrito en los métodos, en el que las diferentes zonas del mismo presentaban un gradiente térmico importante entre un extremo con una temperatura elevada (45°C) y otro extremo con temperaturas frías, ambas lejos de la zona de confort generalmente reconocida para la especie (González et al, 1986). Por otra parte, en el extremo frío se dispuso el alimento que forzosamente se mantuvo a una temperatura alejada del óptimo de la especie.

Es sabido que las temperaturas corporales próximas a la temperatura de confort revisten particular importancia en los poiquilotermos, dado que a temperaturas frías la digestión se detiene, de tal forma que si la situación se mantiene durante un tiempo excesivo, los alimentos entran en putrefacción y el animal se enfrenta a un riesgo grave de sepsis. En esta situación, muchos reptiles recurren al vómito, con lo que consiguen merma nutricional. No hay datos en la bibliografía de que la *G. galloti* recurra a este extremo. Probablemente, el vómito no ocurre en este animal debido a las características de su ambiente natural en la isla de Tenerife. Sin embargo, en las condiciones impuestas en los experimentos del presente trabajo, esta posibilidad hubiera podido aparecer si los animales no hubieran tenido la posibilidad de volver a las zonas más cálidas del terrario.

Por otra parte, los animales se han mantenido activos y todos los resultados indican que mantuvieron un estado adecuado de salud. En particular, las visitas al comedero indican que se alimentaron y, dada la composición semilíquida del alimento suministrado, mantuvieron un equilibrio hídrico satisfactorio. Las variaciones en el peso corporal, no han sido descritas en los resultados porque, dada la corta duración de los experimentos (3 días) difícilmente se hubieran registrado variaciones significativas.

Por todo lo anterior, cabe suponer que los datos obtenidos con la metodología utilizada tienen fiabilidad suficiente y pueden corresponder a una situación correcta dentro de los límites fisiológicos.

6.2. Temperatura cefálica respecto a la distancia del comedero

Según los resultados, podemos observar que la temperatura cefálica del animal va aumentando a medida que se va alejando del comedero. No obstante, con independencia de que la temperatura del comedero algunas veces descendía hasta los 13°C, la temperatura cefálica del animal nunca fue inferior a los 29 °C y raramente bajó de los 33°C. (**Figuras 5.1 y 5.6**). La figura 5.1 es particularmente interesante porque muestra que, si bien la temperatura cefálica varía en proporción a la distancia del comedero (o lo que es lo mismo, a la temperatura del terreno) la pendiente de la línea de regresión (en rojo) es pequeña y mucho menor a la unidad, lo que, si hubiera sido el caso, significaría un termoconformismo absoluto. Por el contrario, la pendiente es muy reducida y se aproxima a una pendiente cero (horizontal) que hubiera indicado una termorregulación perfecta. La reducida pendiente ($b=0,0226$) registrada señala que el animal tiene recursos fisiológicos para ajustar relativamente bien su

temperatura cefálica, a pesar de las variaciones mucho más importantes en la temperatura corporal.

6.3 Conflicto entre termorregulación y alimentación

Según M. Cabanac (1985) toda sensación tiene tres dimensiones: modalidad, intensidad y valor hedónico. La modalidad se refiere al tipo de receptor que la capta, visión, tacto, solido, etc. La intensidad es la cantidad de energía física que posee el estímulo y el valor hedónico califica el placer o el disgusto registrado por el cerebro al percibir la sensación. Igualmente, M. Cabanac explica que el valor hedónico representa la distancia entre el estado homeostático del organismo y el estímulo sensorial. Por ejemplo, una temperatura ambiente cálida tiene un valor hedónico positivo si la temperatura corporal es baja, pero este valor cambia y se vuelve negativo si la temperatura corporal es elevada. Pero, de acuerdo con esto, ¿cómo es posible que el organismo elija entre dos estímulos simultáneos si ambos tienen unos valores hedónicos positivos? En el presente trabajo, se ha observado que la temperatura de 36°C en el ambiente es la temperatura preferida del animal, es decir, esta temperatura posee el valor hedónico máximo. Pero a la vez, el animal alejado de la comida, debió sufrir un incremento progresivo en su hambre, lo cual debió significar un valor hedónico negativo. Con esto, el conflicto quedó establecido entre la temperatura de confort con y el hambre. Según Cabanac, el placer es la moneda común que permite comparar las diferentes sensaciones y, con su comportamiento, todos los organismos intentan maximizar el placer. En el caso de los lagartos, el placer de una temperatura agradable se debió restar del malestar del hambre. Cuando el malestar superó al placer, el animal se vio obligado a buscar alimento. Entonces se enfrentó a un nuevo conflicto: el comer el alimento frío le producía menos placer. Por lo tanto minimizó el malestar del alimento frío reduciendo el tiempo que permanecía junto al placentero alimento. Esto es exactamente lo que los resultados del presente trabajo ha demostrado. A pesar de que su temperatura corporal se reducía, el animal decidió ir a alimentarse cuando sus niveles nutricionales descendieron por debajo de un mínimo aceptable. Pero a la vez, el animal dispuso de recursos fisiológicos para mantener la temperatura cefálica casi constante a pesar de haber ingerido un alimento muy lejos de la temperatura preferida.

6.4. Distribución de la presencia del animal en los diferentes sectores

Los resultados muestran que el animal se movió más durante el día que durante la noche. También en la gráfica (**Figura 5.2.**) Se muestran 3 picos, los cuales representan los tres sectores en los que hubo más vistas por parte del lacértido. Los picos más importantes se encuentran situados a 20 y a 70 cm del comedero, lo que demuestra que la preferencia térmica del animal se encuentra en torno a 25 y 30°C.

El primer pico, muestra la frecuencia con la que el animal se mantuvo a una distancia de 5 cm respecto al comedero, esta distancia significa que el animal se estaba alimentando, ya que el comedero posee un diámetro de 8 cm, y la distancia se medía desde el centro del comedero. Con estos resultados podemos comprobar que el animal es mayormente diurno, por otro lado, se puede comprobar que el animal emplea la mayor parte de su tiempo en la zona de confort de la de la plataforma conductora del terrario, por el proceso descrito anteriormente de tigmotermia. Sólo cuando está lo suficientemente caliente decide desplazarse hasta el comedero, descendiendo su temperatura corporal, pero manteniendo la temperatura cefálica en valores estables. Y de este modo el animal obtiene su recompensa alimentaria, pagando el precio del descenso de la temperatura corporal.

La temperatura cefálica sufrió variaciones significativas al comparar el día y la noche. La **figura 5.6** demuestra que durante la mayor parte del día el animal mantuvo una temperatura cefálica de 37°C. Por otro lado durante la noche mantuvo una temperatura en torno a 33,5°C más de tres grados inferior a la diurna. Las variaciones entre el día y la noche están bien documentadas en la literatura sobre la termorregulación en los animales poiquiloterms y de hecho se ha demostrado que el mantenimiento de una temperatura constante en los terrarios tiene consecuencias negativas para la salud y el bienestar de los animales.

En el presente trabajo, se observó que la temperatura del terreno sufrió oscilaciones entre el día y la noche. Las oscilaciones se comprobaron gracias a la colocación de 4 “Ibuttons” en 4 sectores diferentes del terrario. Es interesante observar que las oscilaciones en el extremo cálido (34-38°C) fueron mayores que las del extremo frío (16-23) (**Figura 5.3**). Esto fue debido a limitaciones en el sistema de refrigeración (elemento Peltier) que se sumaron a las oscilaciones térmicas de la habitación donde se dispuso el terrario en la que el ajuste de los sistemas de calefacción-refrigeración no permitió un control de la temperatura suficientemente estable.

7. Conclusiones

1. Durante la mayor parte del tiempo, el animal estuvo situado en regiones de terrario en las que la temperatura del terreno estuvo situada entre los 25 y los 30°C
2. A pesar de lo anterior y durante la mayor parte del tiempo la temperatura cefálica media de los animales se mantuvo en los alrededores de 36.5°C, es decir, más de 5°C por encima de la del lugar donde se situaba. Esto indica que el animal regula la temperatura cefálica con independencia de la del resto del cuerpo.
3. La temperatura cefálica ha sufrido variaciones de pequeña magnitud en función de la temperatura del lugar donde se situaba en cada momento, lo que indica que utilizó mecanismos reguladores que impidieron el termoconformismo.
4. La temperatura preferida de los animales, determinada por su temperatura cefálica, sufrió oscilaciones circadianas significativas, entre 33°C y 37°C durante el día y alrededor de los 33.5 durante la noche

8. Agradecimientos

El presente trabajo no podría haberlo realizado sin la tutela y gran implicación mostrada por el Dr. Mourad Akaair El Ghourri, el cual estuvo en todas las etapas del trabajo desde el diseño, el desarrollo del mismo así como los numerosos análisis a realizar. También quiero agradecer al Rubén Víctor Rial su ayuda en las primeras etapas de registro en las cuales me ayudó con los muchos problemas de carácter técnico que se presentaron.

9. Bibliografía

Báez, M. 1985. Datos sobre la termoregulación de *Gallotia galloti* (Sauria, Lacertidae). *Bonner Zoologische Beiträge*. 36:557-562.

Bakken, G. S. 1976. A heat transfer analysis of animals: unifying concepts and the application of metabolism chamber data to field ecology. *Journal of Theoretical Biology*. 60: 337-384.

Balasko, M., and Cabanac, M. 1998. Behavior of Juvenile Lizards (*Iguana iguana*) in a conflict between temperature regulation and palatable food. *Brain, Behavior and Evolution*. 52: 257-262.

Bennett, A. F. 1972. A comparison of activities of metabolic enzymes in lizards and rats. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*. 42: 637-647.

Berges, J. A., Varela, D. E., and Harrison, P. J. 2002. Effects of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (*Bacillariophyceae*). *Marine Ecology Progress Series*, 225:139-146.

Bligh, J. O. H. N., and Johnson, K. G. 1973. Glossary of terms for thermal physiology. *Journal of Applied Physiology*, 35: 941-961.

Cabanac, A and Cabanac M. 2000. Heart rate response to gentle handling of frog and lizard. *Behavioural Processes*. 52: 89-95.

Cabanac, M. 1985. Strategies adopted by juvenile lizards foraging in a cold environment. *Physiological zoology*. 58:262-271.

Cabanac, M and Bernieri, C. 2000. Behavioural rise in body temperature and Tachycardia by handling of a turtle (*Clemmys insculpta*). *Behavioural Processes*. 49:61-68.

Cannon, W. B. 1932. Homeostasis. The wisdom of the body. Norton, New York. Bruce.

Castilla, A. M., Van Damme, R., & Bauwens, D. I. R. K. 1999. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura croatica*. 8: 253-274.

Divakaran, S. 2006. Taurine: An amino acid rich in fish meal. *Avances en Nutrición Acuícola*. VIII Simposium Internacional de Nutrición Acuícola, 15-17.

Franklin, C. E., and Seebacher, F. 2003. The effect of heat transfer mode on heart rate responses and hysteresis during heating and cooling in the estuarine crocodile *Crocodylus porosus*. *Journal of experimental biology*. 206: 1143-1151.

Fei, T. 2013. Modelling the response of lizards to thermal Landscape (No. 231). *University of Twente Faculty of Geo-Information and Earth Observation*.

- Fei, T., Skidmore, A., and Liu, Y. 2012. Mapping Thermal Habitat of Ectotherms Based on Behavioral Thermoregulation in a Controlled Thermal Environment. *ISPRS-International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*.1: 255-258.
- Garrick, D. 2008. Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. *Biohorizons*. 1: 10.1093.
- Grigg, G. C., and Alchin, J. 1976. The role of the cardiovascular system in thermoregulation of *Crocodylus johnstoni*. *Physiological Zoology*. 49: 24-36.
- Gonzalez, J. G., & Porcell, L. V. 1986. Physiological thermoregulation of the Canary lizard *Gallotia galloti*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 83(4), 709-713.
- Hebb, C., Stephens, T. C and Smith, M. W. 1972. Effect of environmental temperature on the kinetic properties of goldfish brain choline acetyltransferase. *Biochem. J.* 129: 1013-1021.
- Holtzman, D. A., Harris, T. W., Aranguren, G., and Bostock, E. 1999. Spatial learning of an escape task by young corn snakes, *Elaphe guttata guttata*. *Animal Behaviour*. 57: 51-60.
- Huyghe, K., Vanhooydonck, B., Scheers, H., Molina- Borja, M., and Van Damme, R. 2005. Morphology, performance and fighting capacity in male lizards, *Gallotia galloti*. *Functional Ecology*, 19: 800-807.
- Lampedusa, Giuseppe. El gatopardo. Editorial Andres Bello, 1988.
- Licht, P. 1964. The temperature dependence of myosin-adenosinetriphosphatase and alkaline Phosphatase in Lizards. *Comparative biochemistry and physiology*. 12: 331-340.
- López-Alcaide, S and Macip-Ríos, R. 2011. Effects of Climate Change in Amphibians and Reptiles. *Biodiversity Loss in a Changing Planet*. 978-953-307-707-9.
- Martínez, G. 2009. Regulación circadiana del comportamiento: diferencias entre especies diurnas y nocturnas. *Universitas Psychologica*. 8: 487-496.
- Méndez, J. G. E., Correa-Sánchez, F., and Ayala, R. M. 2006. Ecología tèrmica de una población de la lagartija *Sceloporus grammicus* (*iguanidae: Phrynosomatinae*) Que ocurre en la zona centro-oriente de la Ciudad de México. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa México. *Acta Zoológica Mexicana*. 22: 137-150.
- Navas, C. A., James, R. S., Wakeling, J. M., Kemp, K. M., and Johnston, I. A. 1999. An integrative study of the temperature dependence of whole animal and muscle performance during jumping and swimming in the frog *Rana temporaria*. *Journal of Comparative Physiology*. 169: 588-596.
- Norris, A. L., & Kunz, T. H. 2012. *Effects of solar radiation on animal thermoregulation*. INTECH Open Access Publisher. 51: 978-953.

- Parker, S. L. 2014. Physiological ecology of the ground skink, *scincella lateralis* in south Carolina: thermal biology, metabolism, water loss, and seasonal patterns. *Herpetological Conservation and Biology*, 9: 309-321.
- Peterson, M.E., Daniel, R.M., Danson, M.J and Eisenthal, R. 2007. The dependence of enzyme activity on temperature: determination and validation of parameters. *Biochem.J.* 402: 331–337.
- Rebekah, E., Mahoney. Rawson, J.M and Benjamin, A.E. 2014. An Age- Dependet Change in the set point of synaptic homeostatic. *The journal of Neuroscience.* 34: 2111-2119.
- Reyes-DelaTorre, A., Riesgo-Escovar, J. R., and Peña-Rangel, M. T. 2012. Carbohydrate metabolism in *Drosophila*: reliance on the disaccharide trehalose. *INTECH Open Access Publisher.* 244393-4412.
- Reyes, B. A., Pendergast, J. S., and Yamazaki, S. 2008. Mammalian peripheral circadian oscillators are temperature compensated. *Journal of biological rhythms.* 23: 95–98.
- Richard, N., Hardy. 1974. Temperature and Animal life. The institute of Biology's Studies in Biology.
- Richard, W., Gordon, A., Wyse. 1992. Fisiología Animal. Segunda Edición.
- Sessler, D. I. 2008. Temperature monitoring and perioperative thermoregulation. *Anesthesiology.* 1009: 318-338.
- Tattersall, G. J., Cadena, V., and Skinner, M. C. 2006. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. *Respiratory physiology & neurobiology,* 154: 302-318.
- Tattersall, G.J., Cadena, V. 2010. Insights into animal temperature adaptations revealed through thermal imaging. *The Imaging Science Journal.* 58: 261-268.
- Van Damme, R., Bauwens, D., Castilla, A.M and Verheyen, R.F. 1990. Comparative thermal ecology of the sympatric lizards *Podarcis tiliguerta* and *Podarcis sicula*. *Acta Ecologica.* 11: 503-512.
- Velázquez, J., González, L.A., 2010. Thermal Ecology and Activity Pattern Lizard *Tropidurus hispidus* (Sauria: Tropiduridae) in the East of Venezuela. *Acta biol. Colomb.* 15: 25-26.
- Vidal, M. A., Ortiz, J. C., and 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.
- Villavicencio, H. J., Acosta, J. C., Blanco, G. M., and Marinero, J. A. 2012. Ecología térmica de la lagartija endémica *Liolaemus eleodori* (Iguania: Liolaemidae) en el Parque Nacional San Guillermo, San Juan, Argentina. *Multequina,* 21: 17-23.
- Walter R., Moberly. 1968. The Metabolic Responses of the Common Iguana, *Iguana Iguana*, to activity under Restraint. *Comp. Biochem. Physiol.* 27: 1-20.

Woods, S. C., and Ramsay, D. S. 2007. Homeostasis: beyond curt Richter. *Appetite*, 49: 388-398.