

Limitación térmica de la actividad en algunos anuros y reptiles como una estrategia ecológica (una revisión)

JAVIER MANJARREZ*

Introducción

Muchas de las características morfológicas, fisiológicas o conductuales de los organismos se interpretan como adaptaciones relacionadas a la depredación, ya sea porque incrementan la eficiencia depredadora o reducen la probabilidad de que el organismo sea depredado. Existe, entonces, una presión de selección coevolutiva entre depredador y presa (Pianka, 1974; Vermeij, 1982).

Los organismos que presentan metamorfosis comunmente son más vulnerables a la depredación en esta etapa de su vida. En anuros, los renacuajos poco ágiles son vulnerables a la depredación por las culebras (Wassersug y Sperry, 1977; Arnold y Wassersug, 1978).

La sincronía en la ovoposición, eclosión y rápida metamorfosis de los anuros se ha interpretado como una estrategia defensiva contra la depredación. Esa estrategia está conformada por varios mecanismos:

1. Incrementar la habilidad de los renacuajos para detectar y evadir depredadores por medio de conductas de alarma
2. Disminuir la probabilidad de que cada renacuajo sea atacado
3. Confundir al depredador en la selección individual de la presa dentro de un grupo de organismos (Calef, 1973; Arnold y Wassersug, 1978; Huey, 1980;

Brodie y Formanowicz, 1987). Tales estrategias pueden llegar a ser inadecuadas contra depredadores especializados que ingieren a los anuros en cualquier momento de su desarrollo larval (Drummond y Macías García, 1989).

En organismos poiquilotérmicos (aquellos cuya temperatura corporal fluctúa dentro de un ciclo día-

rio), esta relación depredador-presa y los comportamientos ecológicamente relevantes, como el forrajeo, parecen ser determinados por las condiciones térmicas del medio al momento de la interacción (Christian y Tracy, 1981; VanDamme et al., 1990). Sin embargo, este tipo de estudios son escasos y solamente reportados en algunas especies de lagartijas (*i.e.* Rand, 1964; Fox, 1978; Hertz et al., 1982; Goode y Duvall, 1989). Este trabajo es una revisión de la literatura más reciente al respecto, con el fin de analizar dentro de un contexto ecológico los mecanismos de influencia y las repercusiones de las fluctuaciones naturales de la temperatura de algunos anfibios y reptiles sobre los patrones de actividad diarios y anuales, como los de sobrevivencia, reproducción y forrajeo.

I. Antecedentes

Posiblemente la temperatura es uno de los factores más importantes en la determinación de la ecología, fisiología y comportamiento de los reptiles (Huey, 1982).

La mayor parte de los trabajos relacionados con la temperatura en anfibios y reptiles se refieren a sus efectos en la fisiología, intervalo de tolerancia de cada especie y algunos aspectos ecológicos de su

* El autor agradece a Hugh Drummond sus comentarios y sugerencias en el desarrollo del tema, a Laura Torrentera y Manuel Weher por sus comentarios a la primera versión del manuscrito, a Carmen Zepeda por su compañía y estímulo en el desarrollo del trabajo. Este escrito es resultado parcial del apoyo financiero otorgado por la UAEM (Convenio 779/92).

termorregulación (Ballinger y MacKinney, 1966; Hutchinson y Ferrance, 1970; Lillywhite, 1970; Seibel, 1970; Moore y Moore, 1980; Miller y Zoghby, 1986;

Peter. son, 1987). Sin embargo, poca importancia se le ha dado a la temperatura (Mushinsky *et al.*, 1980;

Noland y LJItsch, 1981; Blem *et al.*, 1986) como factor ambiental asociado a los periodos de reproducción y sobrevivencia de estos organismos.

II. Dependencia térmica en anuros

Diversos trabajos consideran que la temperatura es el factor medioambiental más crítico al que los anuros están expuestos durante su vida, principalmente durante la metamorfosis (Ballinger y McKinney, 1966;

Smith Gilí y Berven, 1979). Las temperaturas ambientales controlan la supervivencia y el comportamiento de los anuros como la ovoposición, emergencia, canto, etcétera (Brattstrom, 1963; Lillywhite, 1970; Seale, 1982).

Generalmente las ranas, y sapos adultos pueden sobrevivir dentro de un intervalo de tolerancia de 4 a 34°C (*Bufo*, *Rana*, *Hyla*, spp.; Brattstrom, 1963), mientras que a temperaturas más bajas, los renacuajos pueden desarrollarse a 12 °C (Zweifel, 1968), y tolerar temperaturas máximas de hasta 40 °C (Brattstrom, 1963). Estos intervalos de tolerancia en anuros, presentan cierta variación ontogénica y geográfica, dependiendo de la adaptación latitudinal y altitudinal de las poblaciones (Brattstrom, 1963; Calef, 1973; Snider y Weathers, 1979). Por ejemplo, los renacuajos de *R. pipiens* presentan un cambio termal ontogénico del intervalo de tolerancia de los 38.5 a 40 °C en los estados de desarrollo 25-29 (estados según Gosner, 1960), disminuyendo a 37.5-39.2 °C en los estados 40-44.

Las temperaturas ambientales bajas (por ejemplo 18°C), pueden ocasionar algunas desventajas, como un aumento del tiempo de desarrollo de los renacuajos, con un mayor riesgo de depredación. Aun así, estas bajas temperaturas confieren también algunas ventajas como un mayor tamaño corporal al finalizar la metamorfosis (Smith-Gill y Berven, 1979). Aparentemente, la temperatura es un factor ambiental al que los anuros presentan adaptaciones ontogénicas y geográficas (plasticidad fenotípica), como una estrategia de su historia natural, sobreviviendo dentro de amplios intervalos de tolerancia a la temperatura.

III. Dependencia térmica de las culebras

Las culebras del género *Thamnophis* pueden permanecer fuera de sus madrigueras dentro de un intervalo de temperatura corporal de 20 a 30 °C, que tradicionalmente se ha definido como el “intervalo de

termoactividad” (Carpenter, 1956), sin embargo, este “intervalo de termoactividad” considera los registros de temperatura corporal de culebras capturadas durante su termorregulación fuera de sus madrigueras (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Brattstrom, 1965). En consecuencia, estos registros de temperatura corporal se obtienen sin considerar si los individuos están verdaderamente activos al momento de la lectura, realizando sus funciones vitales o de interacción coespecífica como el forrajeo, reproducción, etcétera.

De manera alternativa, otros estudios han definido el término de temperatura preferida bajo dos criterios. Primero, en el laboratorio, la temperatura preferida es la temperatura corporal seleccionada voluntariamente por el organismo bajo un gradiente térmico (Rubén, 1976b), y segundo, en condiciones naturales, la «temperatura preferida» representa la media de todos los registros obtenidos de temperatura corporal de animales que emergen y se retraen de sus madrigueras (Cowles y Bogert, 1944).

Es claro que la temperatura corporal seleccionada bajo condiciones naturales puede no ser la misma que la temperatura corporal seleccionada en un gradiente térmico bajo condiciones de laboratorio. En consecuencia, los términos de «intervalo de termoactividad» y «preferido» deben considerarse con cautela.

Dentro del intervalo de termoactividad de las culebras (20-30 °C), existen variaciones interespecíficas, las especies con un intervalo de temperatura corporal mas bajo se distribuyen y son activas en temporadas y áreas mas frías que las soportadas por las especies con mas altas preferencias térmicas (Brattstrom, 1965).

Como organismos poiquilotermicos, las culebras soportan cambios de temperatura corporal de 15 a 30°C durante el curso del día (Peterson, 1987), dependiendo de la temperatura ambiental, ya sea del aire, agua o madriguera. A bajas temperaturas ambientales las temperaturas corporales de las serpientes son relativamente mas altas, mientras que a altas tempera-



turas ambientales, la temperatura corporal es ligeramente mas baja (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Rubén, 1976a; Peterson, 1987). Durante el día las serpientes mantienen su temperatura corporal por medios conductuales al emerger y retraerse de sus refugios, con un intervalo de variación de 3 a 4 °C, respecto a la temperatura del medio (Cowles y Bogert, 1944). También durante el día las serpientes presentan temperaturas corporales diferentes a las temperaturas corporales preferidas (Huey, 1982).

En varias especies de serpientes, el estado fisiológico del individuo puede afectar la variación en los intervalos de temperatura corporal durante los ciclos diarios y anuales. En culebras del genero *Thamnophis*, la temperatura óptima para el proceso de digestión y durante el periodo de gravidez de las madres es mayor a la temperatura corporal óptima para los demás procesos fisiológicos (Regal, 1966; Peterson, 1987; Nakagawa y Stewart, *en prensa*). El tiempo de digestión en *Thamnophis* es más lento entre 10 y 19°C de temperatura corporal, y ligeramente mas rápido a los 20 °C, duplicándose su velocidad entre los 25 y 35°C (Stevenson *et. al.*, 1985). A temperaturas bajas, como 10 °C, las culebras regurgitan su presa de 6 a 14 días después de la ingestión (Stevenson *et. al.*, 1985). Por otra parte, se reporta que la culebra (*T. couchii*) durante el periodo de gravidez presenta temperaturas corporales de 2 °C mas altas que culebras no grávidas (Nakagawa y Stewart, *en prensa*).

Se sabe que cuando las culebras exceden su intervalo máximo de temperatura corporal tienden a la agresividad, falta de coordinación de sus movimientos e inactividad (Carpenter, 1956; Brattstrom, 1965; Stewart, 1965). Cuando en condiciones de laboratorio se somete a las culebras dentro de gradientes térmicos con altas temperaturas, alcanzando temperaturas letales, estas pueden sufrir alguna afección e incluso la muerte (Lueth, 1941; Bailey, 1949; Brattstrom, 1965; Stewart, 1965). Cuando las culebras se encuentran debajo de su límite térmico óptimo son estimuladas a

una total inactividad e hibernación (Lueth, 1941; Carpenter, 1956; Stewart, 1965). Las culebras *Nerodia* y *Thamnophis* en cautiverio sobreviven solo arriba de 0 °C de temperatura ambiental, aunque en condiciones naturales llegan a soportar hasta -2 °C dentro de sus madrigueras (Bailey, 1949; Bothner, 1963; McCartney *et. al.*, 1989).

IV. Dependencia térmica de la actividad

En los anfibios y reptiles los ciclos diarios y anuales de actividad (por ejemplo el forrajeo, reproducción, etc.) están determinados principalmente por las fluctuaciones térmicas (Huey, 1982). Dentro de sus ciclos diarios de actividad, las culebras permanecen activas fuera de su madriguera, por unas cuantas horas al día, la mayor parte del tiempo diario permanecen inactivas bajo sus rocas o sitios de retracción (Huey, 1982; Huey *et. al.*, 1989).

Su ciclo de actividad diaria puede ser afectado por el estado fisiológico durante el periodo de gravidez, muda o digestión, durante los cuales las serpientes aparentemente no emergen de sus sitios de retracción, aun en días soleados (Huey, 1982). La culebra *T. elegans* emerge por la mañana con una temperatura corporal de 4 °C, durante la primavera, y de hasta 18 °C durante el verano, siendo capaz de calentarse rápidamente y mantener su temperatura corporal entre un intervalo de 28 a 32 °C durante el resto del día, enfriándose después durante la noche, hasta una temperatura corporal de 4 a 18 °C (Peterson, 1987).

Anualmente *Thamnophis sirtalis* emerge de su periodo de hibernación sólo cuando la temperatura del aire es mayor a los 15 °C (Aleksiuk y Gregory, 1974). *T. sirtalis* puede iniciar el cortejo y cópula a partir de temperaturas de 10 °C (Hawley y Aleksiuk, 1975).

Parece ser que la temperatura determina el éxito o fracaso de la actividad forrajera y depredadora de las culebras. Pocos trabajos relacionan la temperatura con la actividad de las culebras; sólo algunos han realizado aproximaciones al observar la dependencia entre la temperatura corporal y las funciones conductuales y fisiológicas relacionadas con la actividad. La capacidad locomotora dentro del agua de la culebra *T. elegans*, esta limitada por la temperatura del agua en laboratorio. *T. elegans* es capaz de forrajear en busca de anfibios y peces a temperaturas tan bajas como 13 °C (Scott, 1978; en Stevenson *et. al.*, 1985).

Las culebras alcanzan su máxima actividad dentro del agua (como lengüetear e incrementar su locomoción), dentro de un intervalo de temperatura corporal de 25 a 35 °C (Stevenson *et. al.*, 1985). Esto implica que las culebras pueden tener más posibilidades de capturar a sus presas y escapar de sus depredadores



dentro de este intervalo de temperatura corporal. Cuando las culebras exceden los 35 °C de temperatura corporal, estas funciones declinan rápidamente, mientras que a temperaturas de 5 °C las culebras permanecen inmóviles (Stevenson *et. al.*, 1985); en condiciones de laboratorio pueden dejar de alimentarse cuando la temperatura ambiental es menor de 15°C (Lueth, 1941).

La dependencia térmica para la captura de presas se demostró en la culebra *Pituophis catenifer*, donde se observó que la culebra tuvo mayor éxito de captura y menor tiempo de manipulación de sus presas a una temperatura alta (27 °C) que a una temperatura mas baja (18 °C; Greenwaid, 1974).

En condiciones naturales se ha observado que la culebra *Thamnophis melanogasterinicensis* su actividad depredatoria a partir de una temperatura media del agua de 19 °C y declina su actividad dentro del agua al rebasar la temperatura media de los 26 °C (Manjarrez, 1993).

En reptiles se ha observado que la temperatura corporal puede influenciar la intensidad de la depredación. Por ejemplo, se ha observado en las iguanas recién nacidas, que la habilidad para escapar de su depredador depende de su temperatura corporal, que las hace más o menos ágiles frente a las situaciones de evasión (Christian y Tracy, 1981). Algunos trabajos con lagartijas también muestran una relación indirecta entre la temperatura corporal y la capacidad para evitar al depredador en el campo (*i.e.* Rand, 1964; Fox, 1978; Hertz *et al.*, 1983; Goode y Duvall, 1989).

Conclusiones

Posiblemente la temperatura es un factor que determina dónde y cuándo los anfibios y reptiles pueden forrajear, y su éxito o fracaso durante el forrajeo. Sin embargo, su papel como limitante de la actividad forrajera no ha sido estudiado, sobre todo en condiciones naturales. También posiblemente la temperatura repercute en la plasticidad fenotípica con implicación en el ciclo de vida de las especies y su variación en la adaptación a los diferentes intervalos de tolerancia a la temperatura como estrategia de supervivencia. Por otra parte, su papel dentro de la interacción depredador-presa es aún ambiguo, debido a la escasez de estudios sobre ésta relación.

Por lo tanto, es necesario realizar más estudios que asocien la temperatura ambiental y su relación con la temperatura corporal, así como sus repercusiones con aquellas conductas involucradas en la sobrevivencia y reproducción, misma que, en consecuencia, son ecológicamente relevantes en la biología de las especies de anfibios y reptiles. •



BIBLIOGRAFÍA

- Aleksiuik, M., y P. T. Gregory (1974). *Regulación of seasonal mating behavior in Thamnophis sirtalis parietalis*. Copeia, 1974(3): 681-689.
- Arnold, S. J., y R. J. Wassersug (1978). "Differential predation on metamorphic anurans by garter snakes: Social behavior as a posible defense". *Ecology*, 59(5): 1014-1022.
- Bailey, R. M. (1949). "Temperature toleration of garter snakes in hibernation". *Ecology*, 30(2): 238-242.
- Ballinger, R. E., y C. O. McKinney. (1966). *Developmental temperature tolerance of certain anuran species*. J. Exp. Zool. 161(1): 21-28.
- Blem, C. R., C. A. Ragan, y L. S. Scott (1986). *The thermal physiology of two sympatric treefrogs Hyla cinerea and Hyla chrysoscelis*. Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol. 85(3): 563-570.
- Bothner, R. C. (1963). *A hibernaculum of the short-headed garter snake Thamnophis brachystoma* Cope. Copeia, 1963(3): 572-573.
- Brattstrom, B. H. (1963). "A Preliminary review of the thermal requirements of amphibians". *Ecology*, 44(2): 238-255.
- (1965). *Body temperatures of reptiles*. Am. Midl. Nat. 73:376-422.
- Brodie, E. D., Jr, y D. R. Formanowicz Jr (1987) "Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals". *Herpetologica* 43(3):369-373.
- Calef, G. W. (1973). "Natural mortality of tadpoles in a population of *Rana aurora*". *Ecology*, 54(4): 741-758.
- Carpenter, C. C. (1956). "Body temperatures of three species of *Thamnophis*". *Ecology*, 37(1): 732-735.
- Christian, K. A., y C. R. Tracy. (1981). "The Effect of the thermal environment on the ability of hatching Galápagos land iguanas to avoid predation during dispersal". *Ecology* (Berl), 49(2): 218-223.