

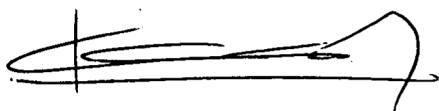
UNIVERSIDAD DE BARCELONA

FACULTAD DE BIOLOGIA

**COMPOSICION DE LOS GASES PULMONARES EN RELACION A DISTINTAS
TEMPERATURAS EN LA TORTUGA *Mauremys caspica***

Memoria presentada por
TERESA PAGES COSTAS para
optar al Grado de Doctor
en Biología.

El director de la Tesis:



Prof. Dr. Luis Palacios Raufast

Catedrático de Fisiología

Departamento de Bioquímica y Fisiología

Universidad de Barcelona

Barcelona, Abril de 1990

3. RESULTADOS

3.1. ADAPTABILIDAD PULMONAR (Compliancia)

3.1.1. DIAGRAMA VOLUMEN-PRESION (V-P)

Nuestro objetivo era comprobar si la mecánica ventilatoria del sistema total (pulmones + pared torácica) de la tortuga acuática *Mauremys caspica* se ajustaba al patrón establecido para otros reptiles sobre la curva presión-volumen para inflación y deflación además de analizar el ciclo y grado de histéresis.

Utilizando la técnica descrita en el apartado correspondiente de material y métodos, se comprobó que la curva de presión-volumen estática para la inflación y deflación del sistema total, para un peso de 340 g, describe un ciclo de histéresis, presentando una forma semejante al patrón dado para reptiles por Perry (1983) y Perry y Duncker (1978, 1980) (Figura 15). La curva se ha dibujado a partir de los valores medios de tres repeticiones en un mismo animal (S.E. \pm 0.078).

Esta diferencia en la trayectoria seguida para la inflación y deflación, significa que, en la fase de inflación, se requiere una mayor presión para llegar a un mismo volumen con respecto a la fase de deflación. Ello es debido a la fuerza dinámica de distensión de los tejidos que se produce durante la fase de inspiración, frente a las fuerzas pasivas de retorno a la posición inicial que actúan durante la espiración.

Por tanto, podemos afirmar que hay un marcado ciclo de histéresis, con un índice medio de 2.99 ± 0.15 cm (Figura 15) y calculado a partir de la fórmula:

$$H = [(V_i - V_e)^2 + (P_e - P_i)^2]^{1/2}$$

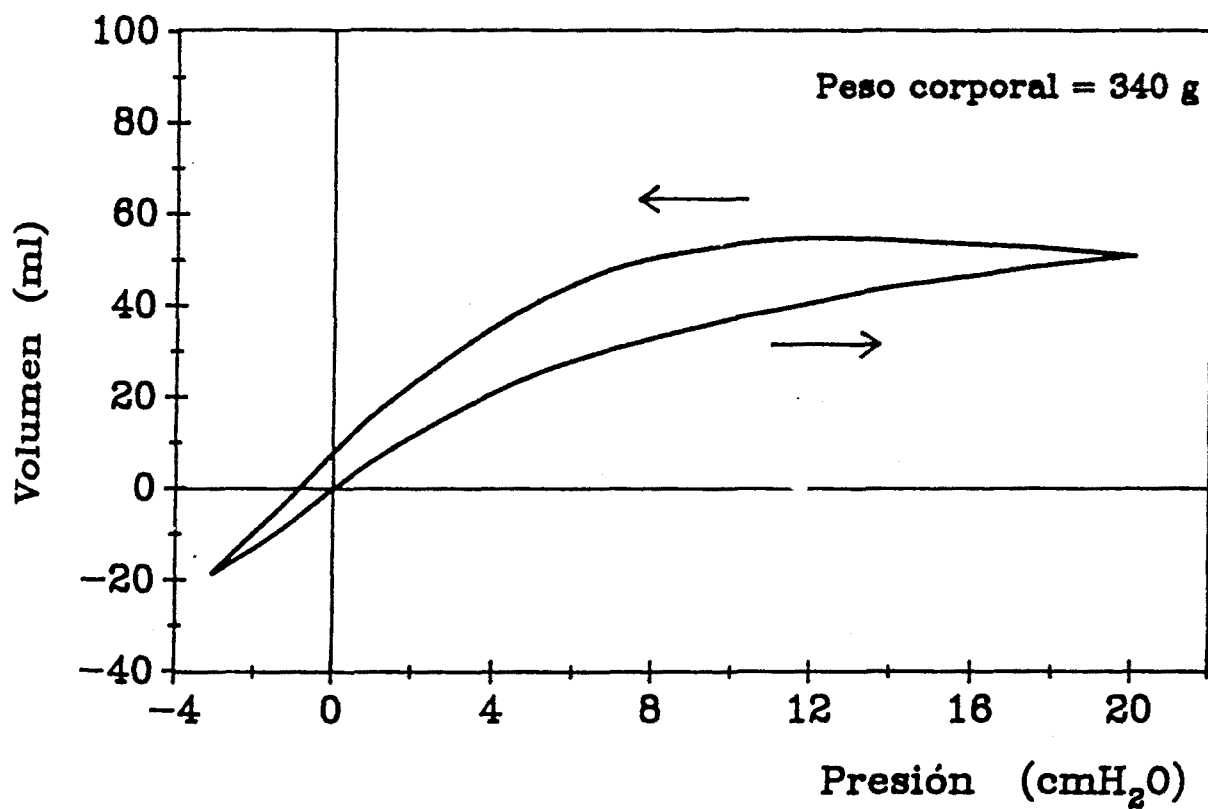
La dilatibilidad o compliancia (C) pulmonar estática, obtenida en animales "post mortem", tiene un valor medio de 3.56 ± 0.32 ml/cm H₂O, calculado a partir de:

$$C = \frac{V_2 - V_1}{P_2 - P_1}$$

La adaptabilidad así obtenida es la total, ya que se determinó sin extraer el pulmón del animal.

(Queda abierta la posibilidad de realizar nuevas experiencias con pulmón aislado).

FIGURA 15: Curva de presión-volumen del sistema total para una tortuga de 340 g. La dirección positiva de la flecha indica la inflación pulmonar. La dirección negativa indica la deflación.



En la Tabla 3 se muestran las compliancias estáticas derivadas de las pendientes de las porciones medias de varias curvas de inflación para tortugas con diferentes pesos corporales (entre 100 y 450 g), así como una estimación del grado de histéresis para el diagrama V-P.

Los valores medios de la compliancia del sistema total y de la histéresis estandarizados al peso corporal son respectivamente:

$$C_T = 15.39 + 2.51 \text{ ml} \cdot \text{cm H}_2\text{O}^{-1} \cdot \text{Kg}^{-1}$$

$$H = 11.60 + 2.24 \text{ cm} \cdot \text{Kg}^{-1}$$

Observando la Tabla 3 se deduce que existe una relación directa entre incremento de peso corporal con respecto a la adaptabilidad y grado de histéresis.

En relación a este último parámetro, observamos que hay un aumento entre 100 y 300 g, no así para pesos superiores, en que se aprecia una cierta disminución de este índice. Como consecuencia quizás de una mayor rigidez estructural, posiblemente relacionada con la edad, o con fuerzas de la pared corporal opuestas a la distensibilidad pulmonar.

En cuanto a la adaptabilidad, hay una tendencia a incrementarse con respecto al peso corporal (Tabla 3), lo que implicaría una mejora frente a la respiración, presentando unos pulmones más competentes o adaptables.

Si observamos la compliancia total y la histéresis total relativa al peso corporal en la Figura 16, se muestra una relación negativa entre estas razones y el tamaño del individuo ($p < 0.01$ para C_T/P_c y $p < 0.001$ para H_T/P_c).

TABLA 3: Valores medios de compliancia (C_T), e índice de histéresis (H_T) del sistema total y estandarizados al volumen de reserva espiratorio (V_{Lr}) para distintos pesos corporales. Valores medios \pm error estándar de la media.

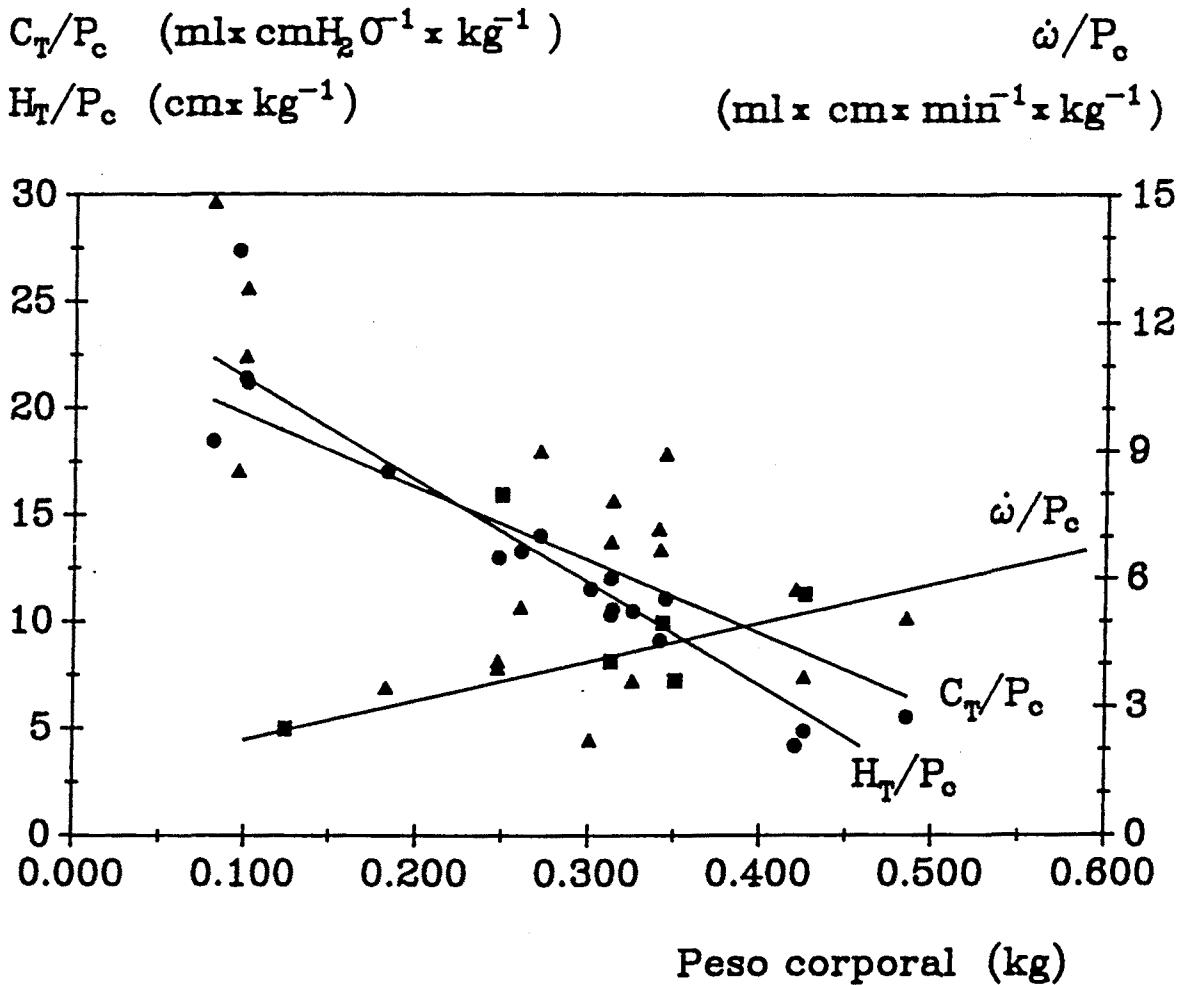
Tortugas	Peso (Kg)	C_T (ml·cmH ₂ O ⁻¹)	H_T (cm)	C_T/V_{Lr} (ml·cmH ₂ O ⁻¹ ·ml ⁻¹)	H_T/V_{Lr} (ml·ml ⁻¹)
n ≥ 3	0.100 ±0.012	2.20 ±0.20	2.28 ±0.14	0.080 ±0.006	0.083 ±0.007
n ≥ 3	0.250 ±0.007	2.56 ±0.62	3.46 ±0.19	0.045 ±0.011	0.059 ±0.002
n ≥ 3	0.325 ±0.007	4.75 ±0.32	3.43 ±0.10	0.058 ±0.007	0.046 ±0.001
n ≥ 3	0.450 ±0.021	4.29 ±0.57	2.16 ±0.27	0.047 ±0.006	0.023 ±0.002
\bar{x}	0.275	3.56	2.99	0.058	0.051
SE	±0.073	±0.32	±0.15	±0.0050	±0.001

FIGURA 16: Relación entre tamaño corporal y compliancia (C_T) e histéresis (H_T) del sistema total así como trabajo ventilatorio (w), estandarizados a peso corporal.

Nota: (\blacktriangle) C_T/P_c : $y = 23.11 - 34.31X$; $r = -0.60$; $p < 0.01$; $n = 20$

(\bullet) H_T/P_c : $y = 26.17 - 47.59X$; $r = -0.94$; $p < 0.001$; $n = 18$

(\blacksquare) w/P_c : $y = 1.47 + 8.87X$; $r = 0.89$; $p < 0.05$; $n = 5$



3.1.2. VOLUMENES PULMONARES

Se determinó el volumen máximo pulmonar (V_{\max}) para distintos niveles de peso corporal, inyectando sucesivos volúmenes conocidos de aire hasta llegar al punto de máxima tensión y previo al punto de rotura del parénquima pulmonar, así como el volumen pulmonar (V_L), volumen de reserva espiratorio (V_{Lr}), además del volumen corporal (V_c). Estos datos están recogidos en la Tabla 4. Todos estos parámetros presentan una relación directamente proporcional con el peso corporal ($p < 0.001$), mostrándose gráficamente en la Figura 17 esta relación para V_{\max} y V_L .

En la Figura 18 se observa que tanto el V_{\max} como el V_L relativos al peso corporal (V_{\max}/P_c , V_L/P_c), no parecen hallarse afectados por el aumento del tamaño del animal, al menos de forma significativa ($p < 0.1$).

En la Figura 19 se observa una relación lineal entre V_L y V_{\max} . El incremento de los cocientes entre estos dos valores ($\Delta V_{\max}/\Delta V_L$) disminuye ligeramente con el aumento de P_c siendo la pendiente igual a 0.70.

TABLA 4: Volumen pulmonar máximo (V_{Lm}), espiratorio de reserva (V_{Lr}), pulmonar en inspiración (V_L) y corporal (V_c) con respecto al peso corporal (P_c). Valores medios \pm error estándar de la media.

Tortugas	W_c (g)	V_{Lm} (ml)	V_{Lr} (ml)	V_L (ml)	V_B (ml)
$n \geq 3$	100	62.25	25.20	26.00	108.33
	± 12.44	± 5.89	± 1.13	± 2.00	± 16.67
$n \geq 3$	250	98.5	58.02	60.00	308.33
	± 6.94	± 8.58	± 3.50	± 0.58	± 28.36
$n \geq 3$	325	161.67	75.33	78.00	410.00
	± 6.96	± 27.98	± 0.53	± 3.50	± 7.50
$n \geq 3$	450	257.5	98.59	102.00	595.00
	± 20.88	± 48.37	± 0.35	± 8.50	± 62.50
\bar{x}	275.0	172.07	63.20	61.77	281.88
SE	± 73.15	± 33.86	± 5.25	± 7.79	± 62.42

FIGURA 17: Relación entre tamaño corporal y volumen pulmonar (V_L) y máximo (V_{Lm}) relativos al peso corporal.

Nota: (○) V_{Lm} : $y = -5.64 + 0.56X$; $r = 0.84$; $p < 0.001$; $n = 13$

(●) V_L : $y = 14.48 + 0.18X$; $r = 0.95$; $p < 0.001$; $n = 13$

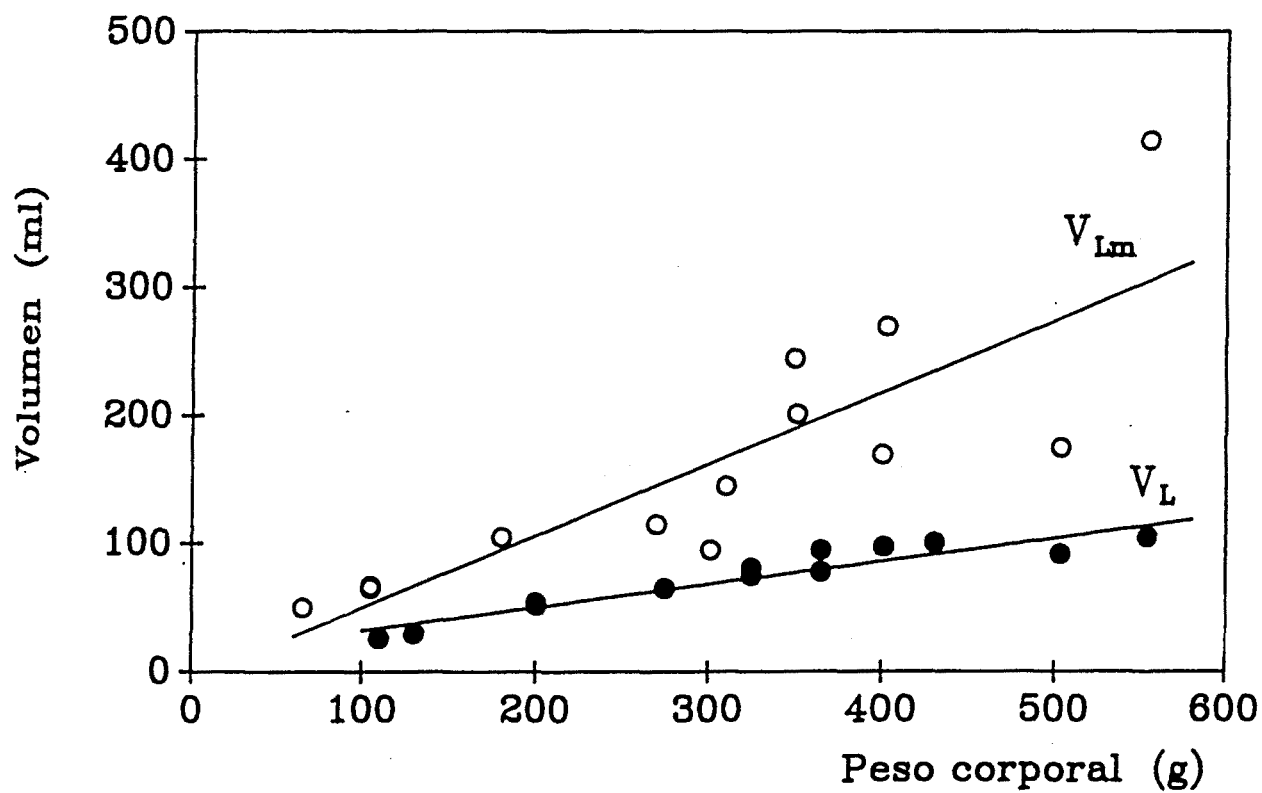


FIGURA 18: Correlación entre peso corporal (P_c) y valores medios de volumen pulmonar (V_L) y máximo (V_{Lm}).

Nota: (■) V_{Lm}/P_c : $y = 599.05 - 0.217X$; $r = -0.202$; $p < 0.1$; $n = 12$

(▲) V_L/P_c : $y = 264.57 - 0.089X$; $r = -0.47$; $p < 0.1$; $n = 12$

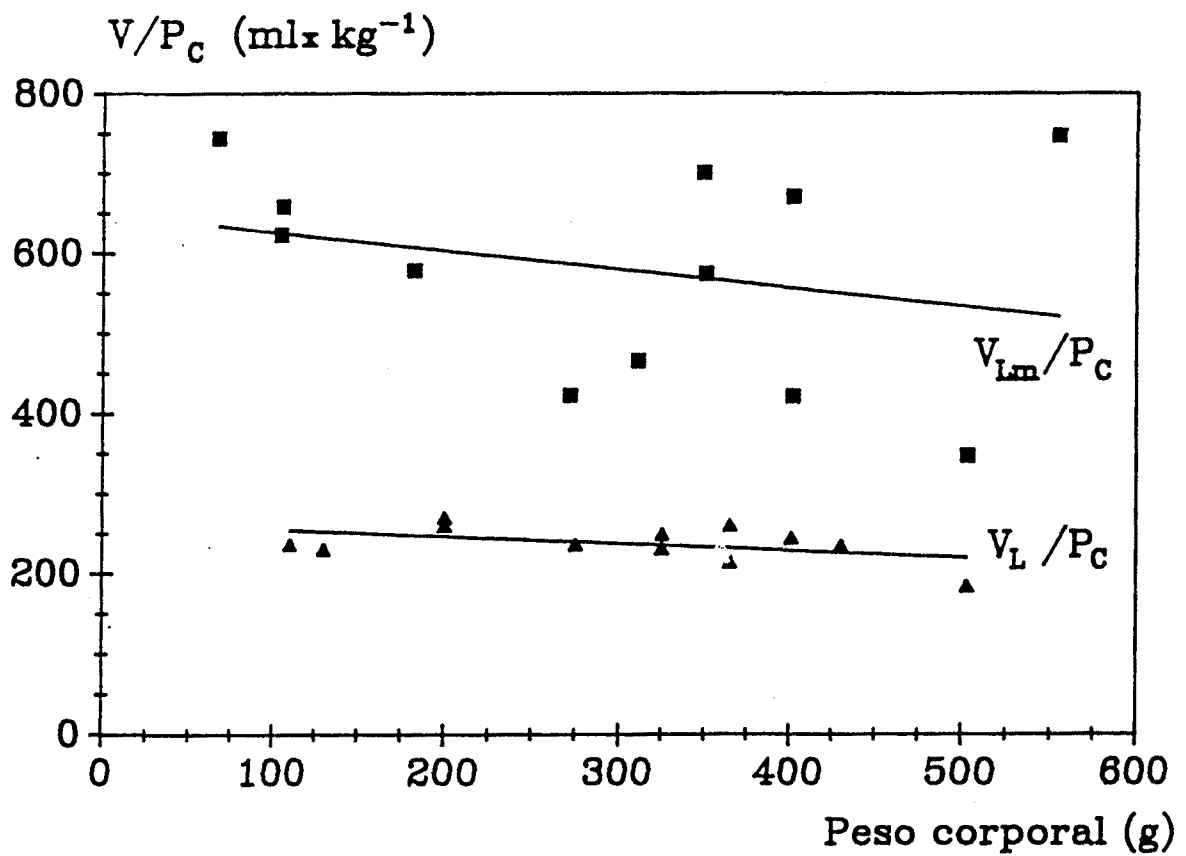
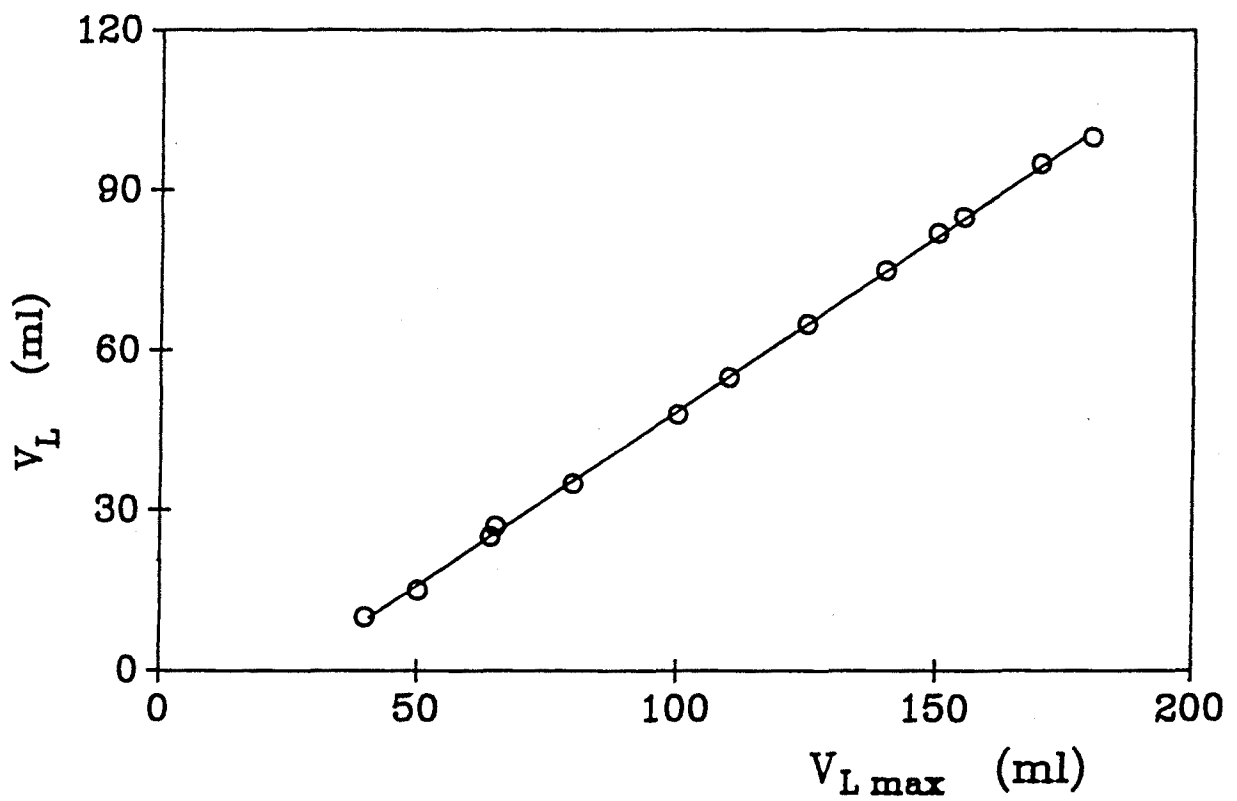


FIGURA 19: Correlación entre volumen pulmonar (V_L) y máximo (V_{Lm}).

Nota: $y = -23.58 + 0.70X$; $r = 0.992$; $p < 0.001$; $n = 13$



3.1.3. TRABAJO VENTILATORIO PULMONAR

En la Tabla 5 se muestran los datos del trabajo ventilatorio minuto (w) para pesos comprendidos entre 100 y 425 g. El valor medio es de $1.48 \pm 0.30 \text{ ml} \cdot \text{cm} \cdot \text{min}^{-1}$.

La razón entre w y P_c (w/P_c) presenta una relación positiva con respecto al tamaño del animal. Este cociente se ha representado en la figura 16 ($p < 0.05$).

Se ha calculado la razón entre w y \dot{V}_E obteniéndose así el trabajo minuto en términos de requerimientos del animal para desempeñar el trabajo ventilatorio. Este cociente (w/\dot{V}_E) expresa el trabajo elástico necesario por unidad de ventilación, proporcionándonos este dato una base para hacer comparaciones interespecíficas del w (Tabla 5).

Se ha calculado también el índice del patrón ventilatorio (f/V_T) que nos da una idea de la estructura general del pulmón. Este índice es de $0.58 \text{ ciclos} \cdot \text{Kg} \cdot \text{ml}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Valores numéricos altos indican un patrón con una alta frecuencia y un bajo V_T .

TABLA 5: Volumen corriente (V_T), trabajo respecto al tiempo (w) y trabajo respecto al volumen de aire espirado (w/V_E) en relación al peso corporal.

	Peso (Kg)	V_T (ml)	w (ml · cm · min ⁻¹)	w/V_E (g · cm · ml ⁻¹)
	0.095	0.61	0.25	0.10
	0.247	1.50	1.99	0.33
	0.313	1.90	1.30	0.17
	0.341	2.07	1.67	0.20
	0.344	2.09	1.26	0.15
	0.425	2.58	2.40	0.23
\bar{x}	0.295	1.80	1.48	0.19
SE	±0.045	±0.41	±0.30	±0.03

3.2. VENTILACION EN REGIMEN ESTABLE

3.2.1. DIAGRAMA O₂-CO₂ Y TEMPERATURA

Mediante el análisis de los gases pulmonares durante la respiración espontánea en *Mauremys caspica*, se ha obtenido el diagrama de O₂-CO₂ a distintas temperaturas fisiológicas (15, 25, 35°C) en la Figura 20a y extremas (5 y 40°C) en las Figuras 20b y 20c respectivamente.

La Figura 20 muestra estos análisis de gases pulmonares basándose en el citado diagrama P_{O₂}-P_{CO₂}. Esta representación corresponde a los períodos de apnea que caracteriza el modelo de ventilación discontinua de las tortugas.

La composición de gas pulmonar durante estos períodos de tiempo, para unas temperaturas corporales dadas, muestran un amplio rango de valores de P_{O₂} frente a muy pequeñas variaciones de P_{CO₂}. Como resultado, se obtienen unas curvas muy planas que casi no cambian en su forma (un poco más a 35 y 40°C) para cada una de las temperaturas, aunque si se diferencian bien entre cada una de ellas.

En el diagrama O₂-CO₂ el efecto de la temperatura viene indicado de forma general por un incremento en la P_{CO₂} y una disminución de la P_{O₂} al incrementarse la temperatura corporal, aunque a 5 y 40°C no se cumple esta regla. Los valores medios de P_{LO₂} para 15, 25 y 35°C son respectivamente 126.17, 116.78 y 108.20 torr, mientras que a 5 y 40°C son de 115.21 y 111.83 torr (Tabla 6). Al mismo tiempo, para una temperatura corporal fija, la P_{O₂} disminuye a lo largo del período de apnea. Las fluctuaciones de la P_{O₂} a lo largo de ésta, determinan un amplio rango de valores que

pueden ser mantenidos a cada temperatura. Este rango se amplía algo al incrementarse la temperatura corporal entre 5 y 25°C, pero no para valores superiores.

En el diagrama O₂-CO₂ se puede observar que los animales a bajas temperaturas (5°C) terminan sus apneas a valores altos de P_{O₂} y no usan su capacidad potencial de expandir el rango de estos valores durante los periodos de apnea, mientras que cuando se incrementa la temperatura corporal el rango de P_{O₂} tiende a expandirse.

Para trazar las curvas de la Figura 20 se han calculado las regresiones logarítmicas (Tabla 7) entre los valores decrecientes de P_{O₂} y los valores crecientes de P_{CO₂} durante los periodos de apnea. Esta regresión es opuesta a la encontrada para los valores del cociente respiratorio instantáneo R_t a distintos tiempos de apnea (Figura 21, Tabla 8).

TABLA 6: Concentraciones fraccionales y presiones alveolares de O₂ y CO₂ a varias temperaturas. Valores medios \pm error estándar de la media. n corresponde al número de individuos.

T (°C)	n	F _{ACO₂}	F _{AO₂}	P _{ACO₂} (torr)	P _{AO₂} (torr)
5	66	1.55 ± 0.04	15.37 ± 0.33	11.51 ± 0.27	115.21 ± 2.42
15	158	1.82 ± 0.03	17.08 ± 0.18	13.45 ± 0.18	126.17 ± 1.36
25	144	2.73 ± 0.04	16.01 ± 0.23	20.01 ± 0.28	116.78 ± 1.66
35	90	4.29 ± 0.08	15.23 ± 0.17	30.32 ± 0.53	108.20 ± 1.22
40	25	3.97 ± 0.17	15.84 ± 0.63	27.92 ± 1.16	111.83 ± 4.56

TABLA 7: Parámetros de las curvas de regresión del diagrama P_{ACO_2} - P_{AO_2} representado en la Figura 20.

$$P_{\text{ACO}_2} = a + b \log P_{\text{AO}_2}$$

T (°C)	n	a	b	r
5	66	44.97	-16.32	-0.61
15	158	61.29	-22.83	-0.68
25	144	57.96	-18.43	-0.50
35	90	195.55	-81.40	-0.82
40	25	125.89	-48.05	-0.81

TABLA 8: Parámetros de las ecuaciones de regresión para el cociente respiratorio instantáneo (R_i). Datos representados en la Figura 21.

$$y = a + b \log x ; \quad R_i = a + b \log P_{\text{AO}_2}$$

T _c (°C)	n	a	b	r
5	5	-0.87	0.47	0.85
15	5	-1.29	0.71	0.84
25	5	-1.40	0.78	0.79
35	4	-3.44	1.85	0.97
40	5	-1.18	0.65	0.83

FIGURA 20: Composición de gases pulmonares durante los períodos de apnea espontánea que caracteriza el patrón de ventilación discontinua de la tortuga *Mauremys caspica*, como una función de la temperatura. Los puntos de la derecha se han obtenido inmediatamente después de un ciclo ventilatorio. Los de más a la izquierda corresponden a progresivos períodos de apnea.

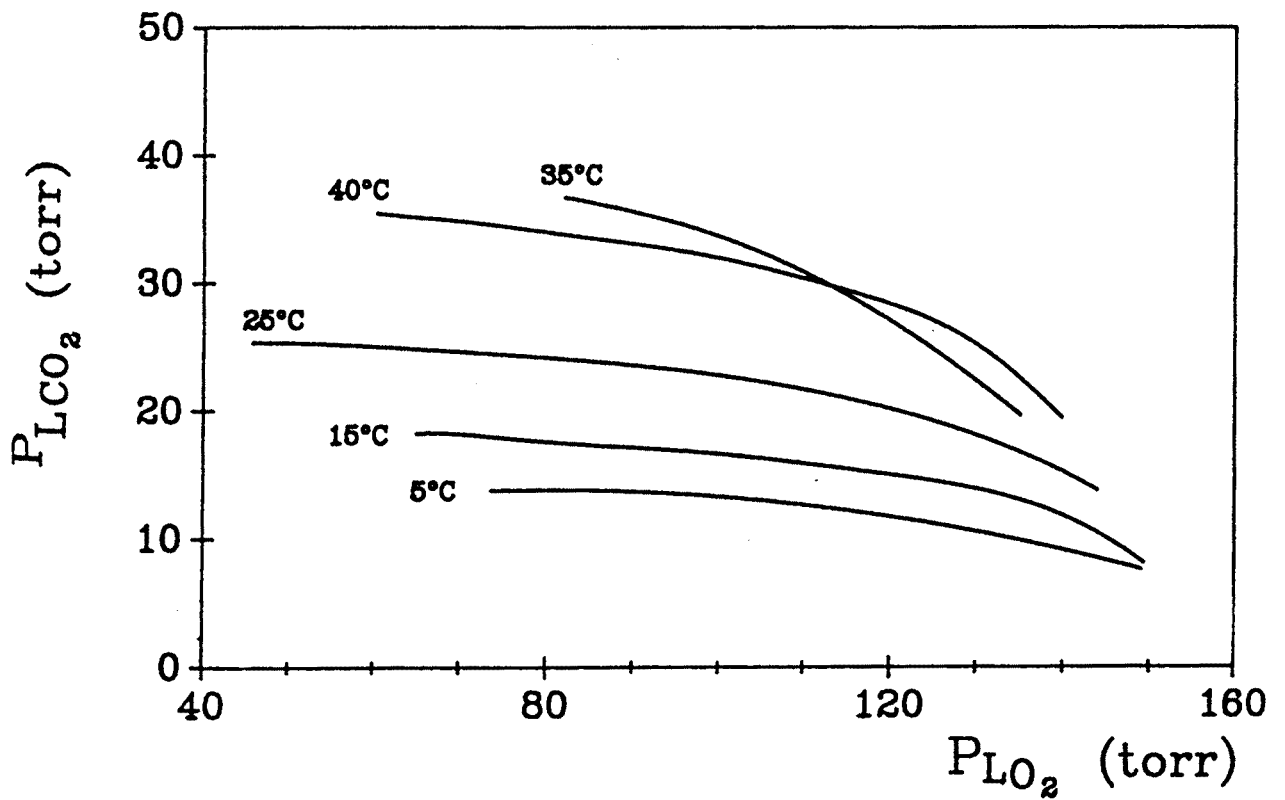


FIGURA 20a: Composición de gases pulmonares durante los períodos de apnea espontánea a 15, 25 y 35°C de temperatura.

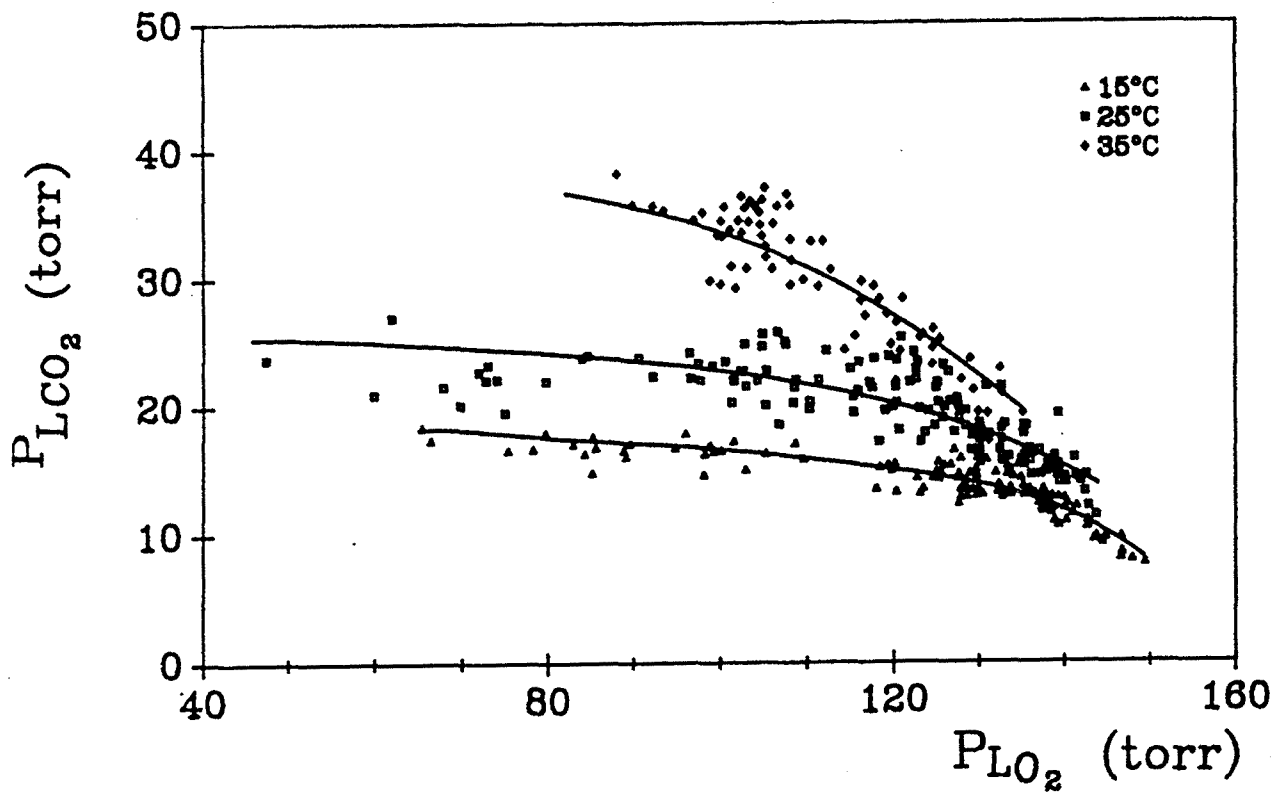


FIGURA 20b: Composición de gases pulmonares durante los períodos de apnea espontánea a 5, 15 y 25°C de temperatura.

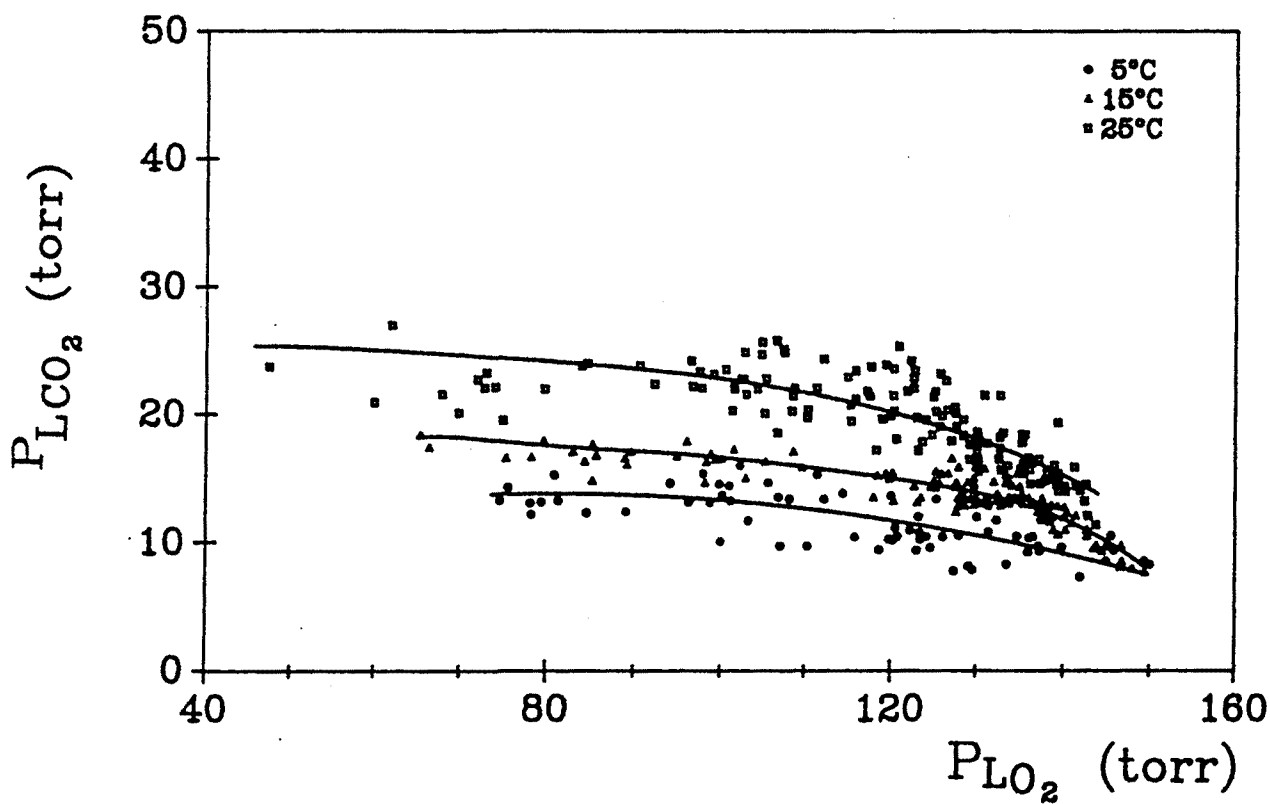


FIGURA 20c: Composición de gases pulmonares durante los períodos de apnea espontánea a 25, 35 y 40°C de temperatura.

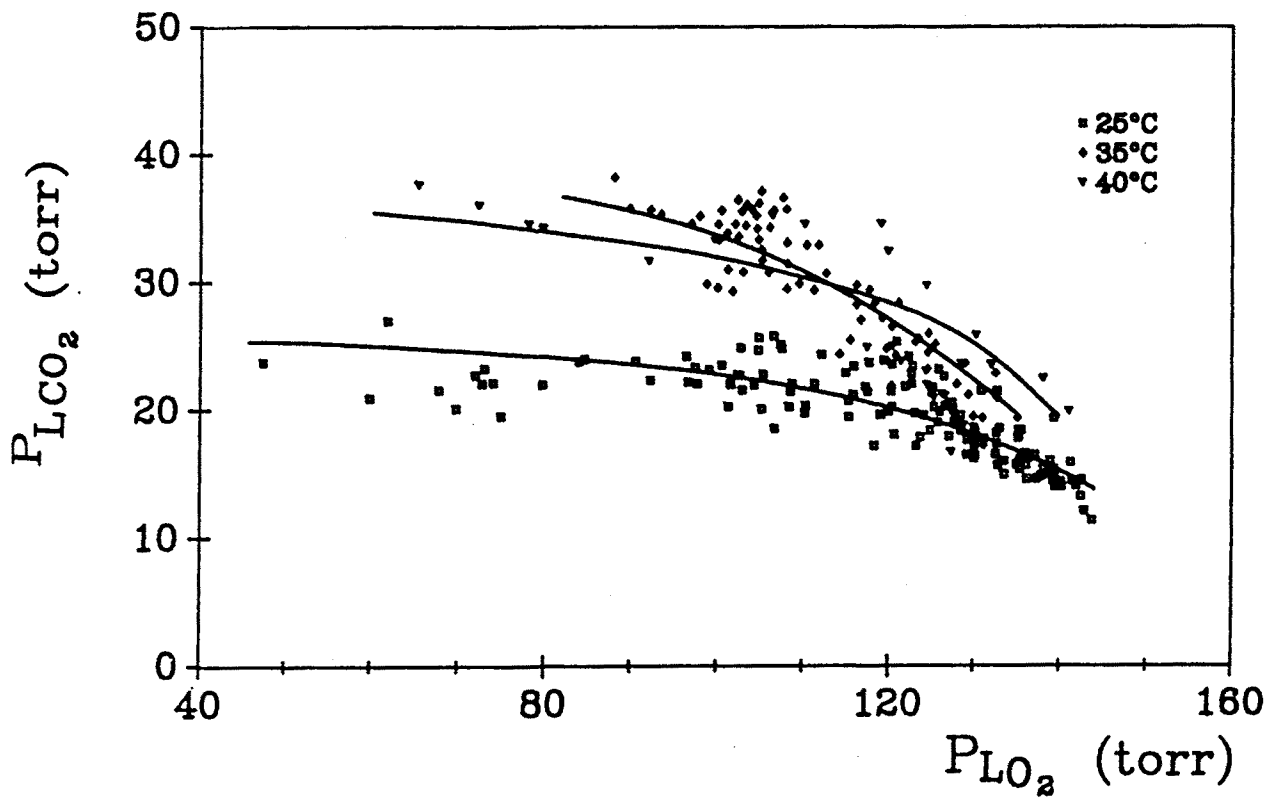
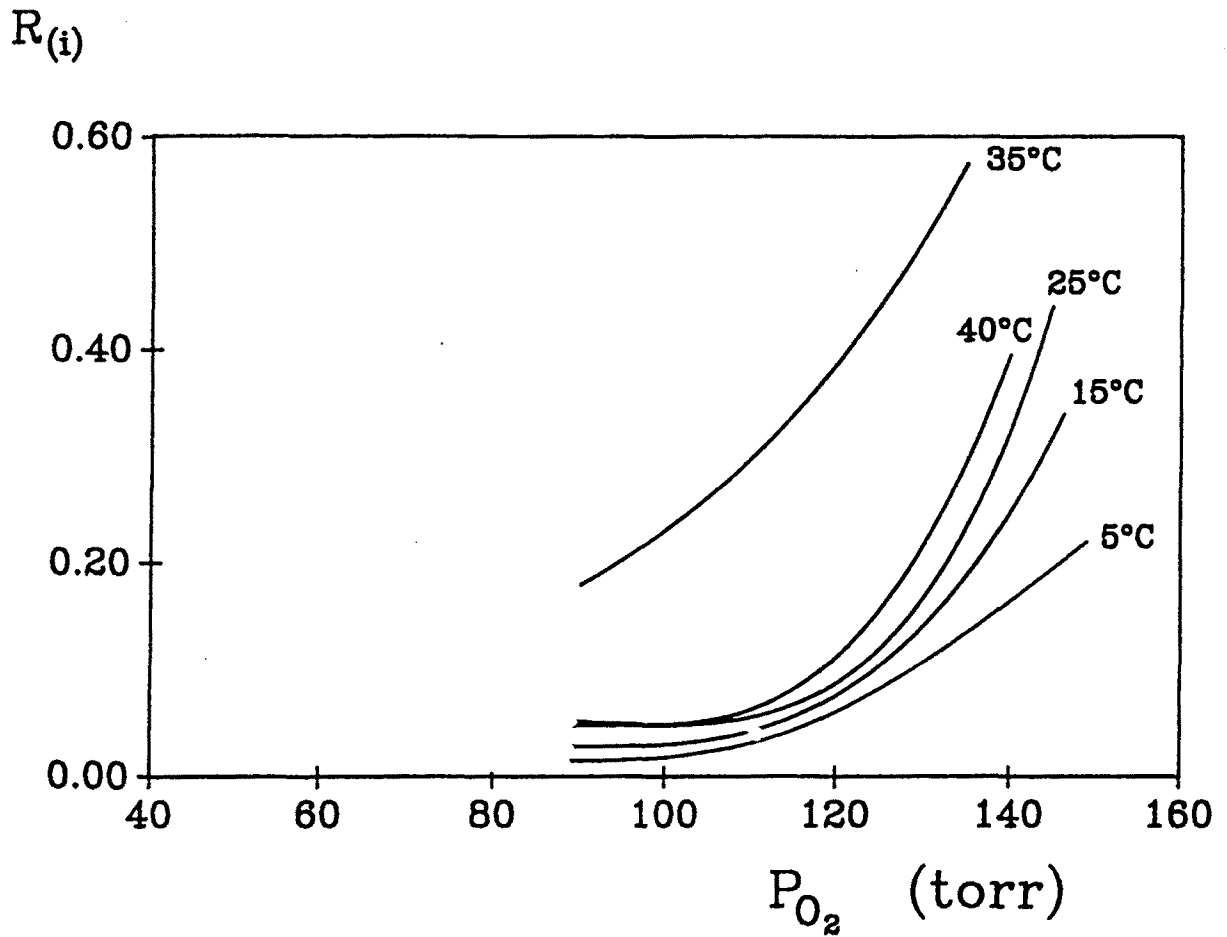


FIGURA 21: Variación de la $P_{A_{O_2}}$ con respecto al intercambio de gases instantáneo (R_i) durante los períodos de apnea correspondientes a las curvas del diagrama P_{CO_2} - P_{O_2} de la Figura 20.



En la Figura 22 y dentro del diagrama O_2 - CO_2 , se muestran las gráficas de apneas a las cinco temperaturas estudiadas, después de la traslación del eje al punto de aire inspirado para unificar las líneas del cociente respiratorio (R_E) referido al punto de aire inspirado. Los parámetros de las regresiones de estas curvas se hallan en la Tabla 9.

Los cocientes respiratorios para 5, 15, 25, 35 y 40°C son respectivamente 0.38, 0.54, 0.61, 0.71 y 0.91. La regresión lineal y los coeficientes de correlación se muestran en la Tabla 10. En la Figura 22a se muestra la intersección de R con las curvas P_{CO_2} - P_{O_2} para temperaturas entre 15-35°C, consideradas como fisiológicas, mientras que en las Figuras 22b y 22c se da la representación para temperaturas corporales extremas de 5 y 40°C.

La intersección de estos valores de R_E con sus correspondientes curvas de P_{CO_2} - P_{O_2} , nos ofrecen el valor medio de gas alveolar para cada temperatura, además de permitir el cálculo de los valores de \dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} de ventilación alveolar relativa (Tabla 11, Figura 23), disminuyendo ésta al incrementarse la temperatura corporal hasta 35°C, sufriendo un ligero aumento a 40°C. En esta misma gráfica se ha contrastado la ventilación alveolar relativa con la frecuencia respiratoria que se ha representado a partir de los valores medios para cada temperatura estudiada (Tabla 11) pudiéndose observar que la frecuencia ventilatoria mantiene una relación directamente proporcional con la temperatura. Los registros de estas frecuencias los tenemos en la Figuras 24 y 25. En ellas se observa el típico modelo dado para reptiles en que se presentan períodos de ventilación interrumpidos por períodos de apnea, que son tanto más cortos cuanto mayor es la temperatura corporal (20 minutos a 5°C y 0.5 minutos a los 40°C). En la Figura 25, la amplitud de cada fase ventilatoria del ciclo, no es indicadora del

volumen corriente sino que en este caso corresponde más bien a las condiciones de amplificación del registro, correspondiendo esta figura a un detalle ampliado del registro de la frecuencia respiratoria de la Figura 24.

TABLA 9: Parámetros de las regresiones de P_{ACO_2} - P_{AO_2} después de la traslación al punto de aire inspirado de la Figura 20. Datos representados en la Figura 22.

$$P_{ACO_2} = a + b \log (P_{IO_2} - P_{AO_2})$$

T(°C)	n	a	b	r
5	66	1.38	6.38	0.65
15	158	0.13	9.31	0.82
25	144	2.41	11.58	0.71
35	90	-25.15	34.51	0.91
40	25	2.93	17.05	0.88

TABLA 10: Parámetros de las ecuaciones de regresión del cociente respiratorio (R) para cada temperatura. Datos representados en la Figura 22.

$$y = bx; \quad P_{CO_2} = b (P_{IO_2} - P_{O_2})$$

T _c (°C)	n	b	r	R _E
5	10	0.34	0.98	0.38
15	5	0.49	0.97	0.54
25	7	0.56	0.98	0.61
35	5	0.66	0.96	0.71
40	4	0.89	0.95	0.91

TABLA 11: Ventilación alveolar (\dot{V}_A) en ml/Kg/h, alveolar relativa (\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2}) en mlBTPS/mlSTPD, alveolar por unidad de O_2 consumido (\dot{V}_A/\dot{V}_{O_2}) en mlBTPS/mlSTPD, frecuencia ventilatoria (f) en ciclos/min y coeficiente de capacitancia del CO_2 (β_{CO_2}) en mlSTPD/mlBTPS·torr, en aire, correspondientes a la intersección de las líneas R con las curvas de apnea experimentales de las figuras 22 y 23.

T	n	β_{CO_2}	f	RT	\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2}	\dot{V}_A/\dot{V}_{O_2}	\dot{V}_A
5	66	1.29	0.95	774.23	67.27	38.35	84.76
15	158	1.25	1.99	802.8	59.63	32.34	305.31
25	144	1.21	3.54	829.93	41.48	28.22	1011.29
35	90	1.17	4.46	857.78	28.29	20.76	912.92
40	25	1.15	6.07	871.71	31.22	27.33	1625.00

FIGURA 22: Líneas del cociente de intercambio respiratorio (R) para cada temperatura y composición de gases pulmonares correspondientes al diagrama O₂-CO₂ de la Figura 20, después de la traslación del eje de abscisas al punto de aire inspirado (I) para unificar las líneas del cociente respiratorio (R).

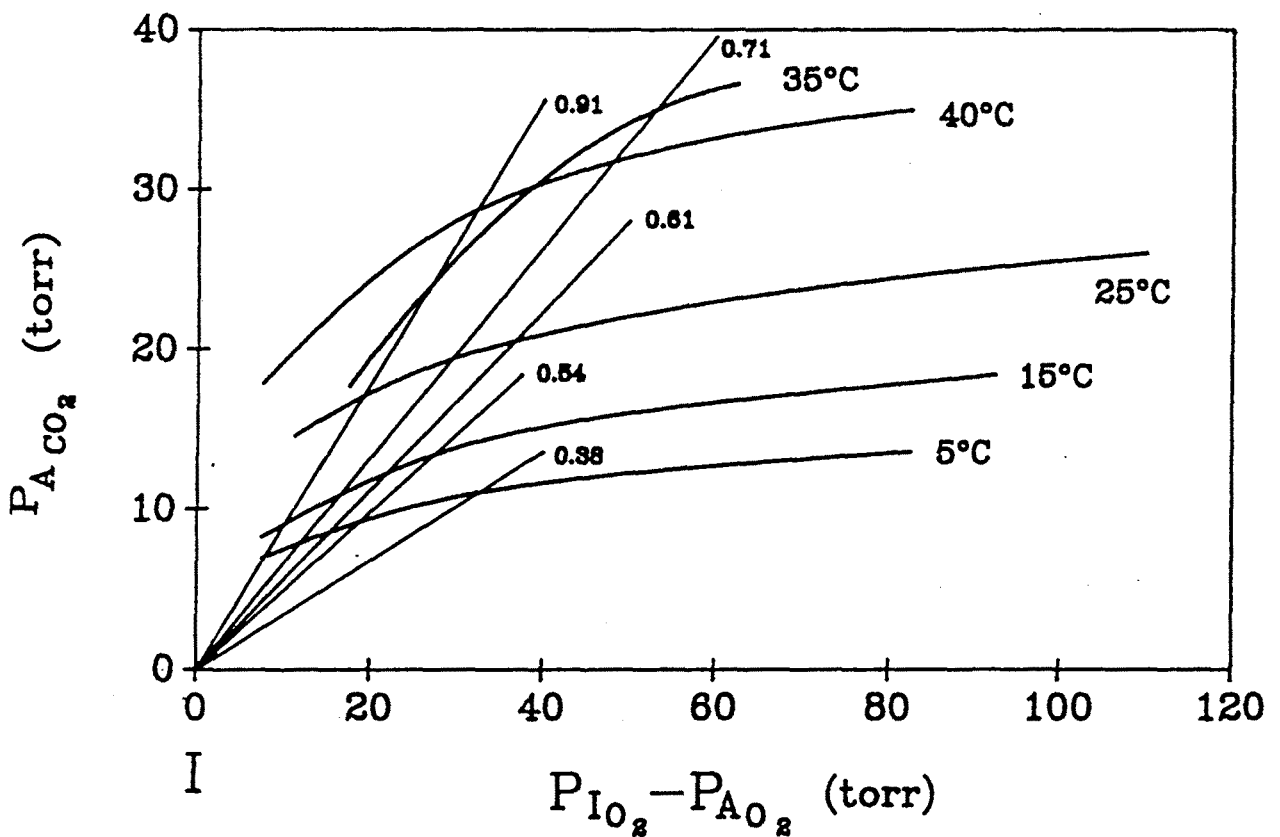


FIGURA 22a: Líneas del cociente de intercambio respiratorio y composición de gases pulmonares para 15, 25 y 35°C.

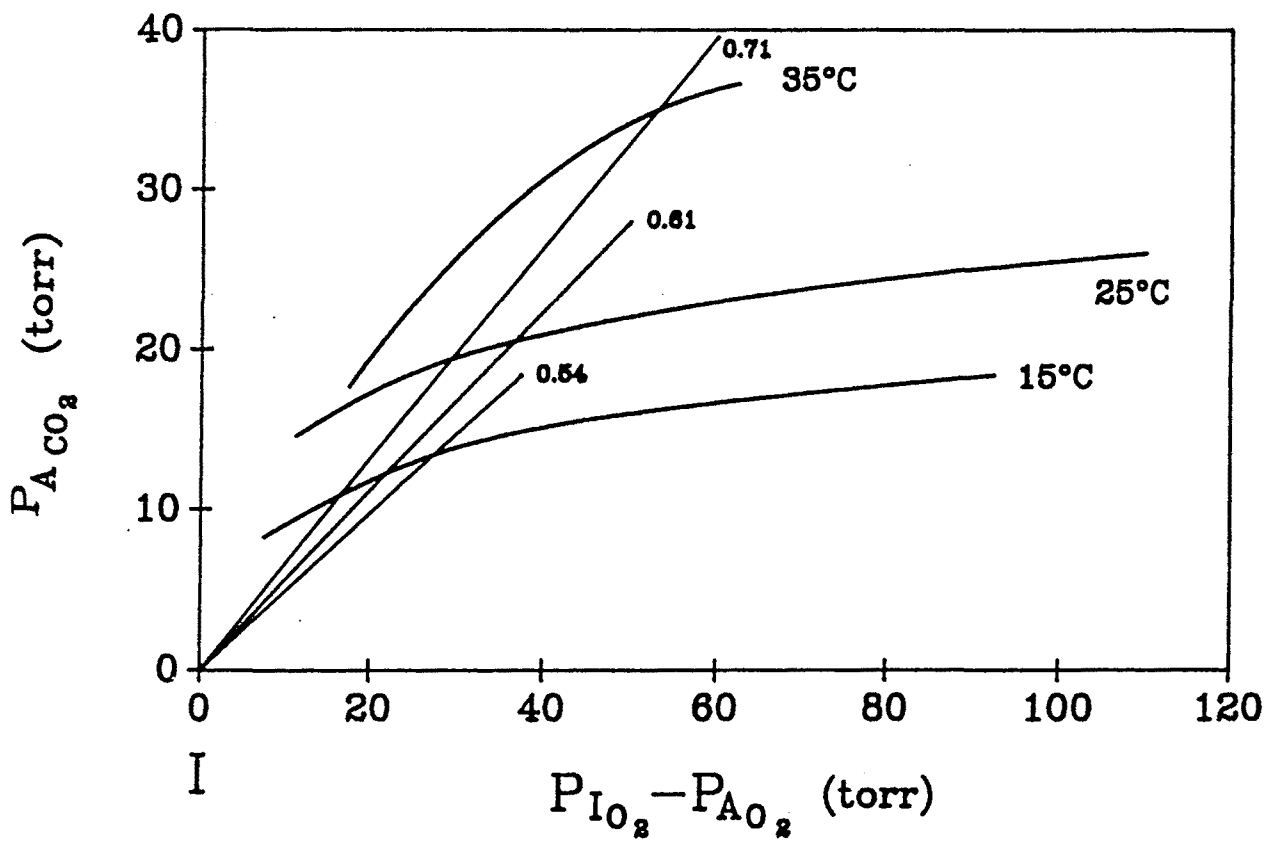


FIGURA 22b: Líneas del cociente de intercambio respiratorio y composición de gases pulmonares para 5, 15 y 25°C.

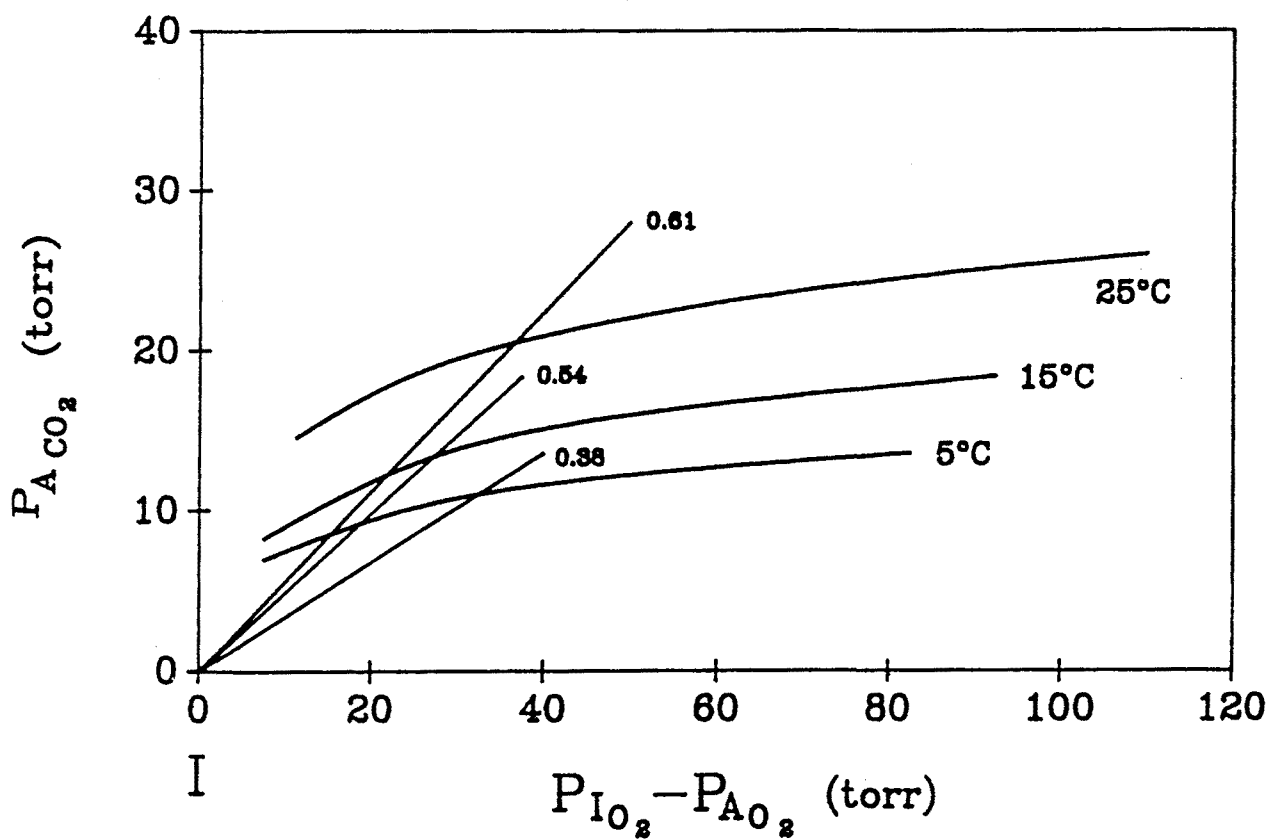


FIGURA 22c: Líneas del cociente de intercambio respiratorio y composición de gases pulmonares para 25, 35 y 40°C.

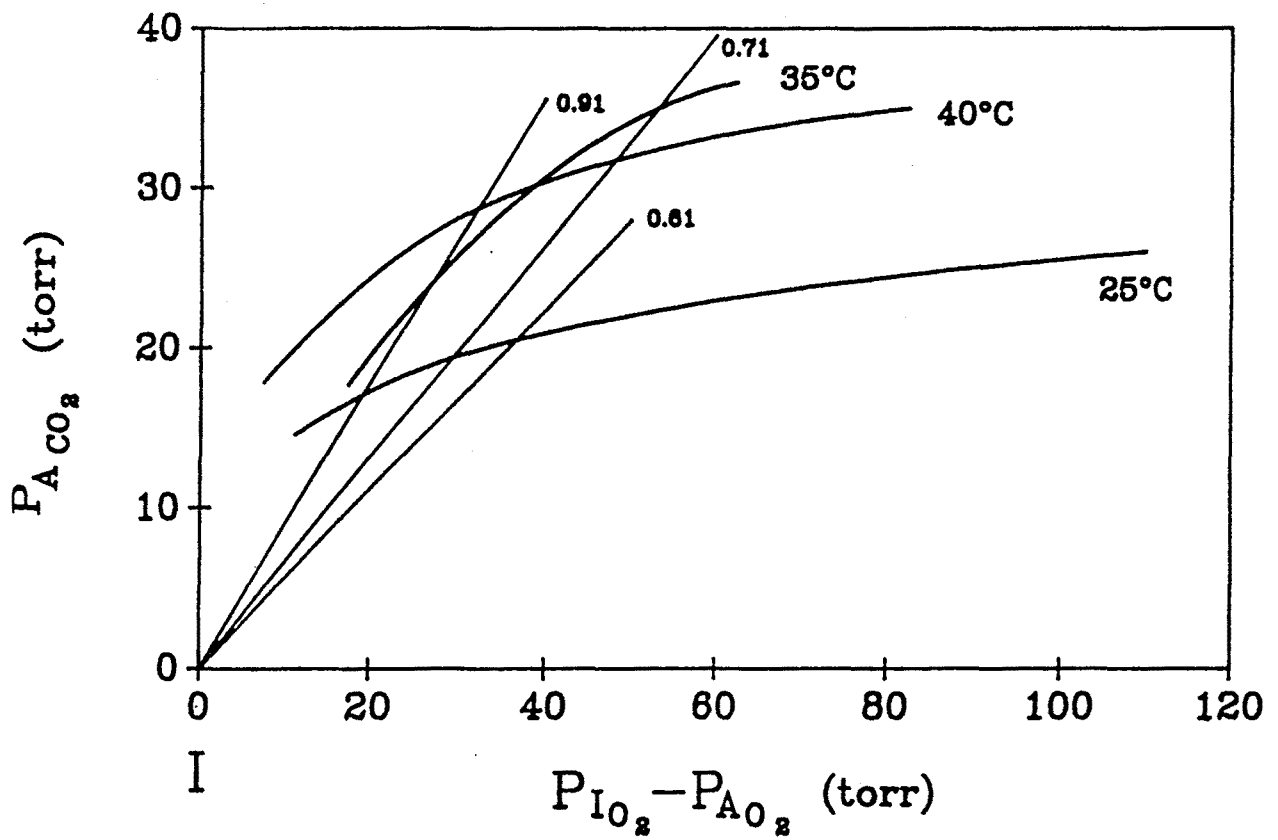


FIGURA 23: La gráfica de la izquierda nos da el valor de la ventilación alveolar relativa (\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2}) calculada a partir de la intersección de las líneas R con las curvas del diagrama O₂-CO₂ unificadas al punto de aire inspirado para las diferentes temperaturas corporales. Los valores de la ventilación alveolar relativa decrecen con el incremento progresivo de la P_{ACO₂} al aumentar la temperatura corporal (menos a 40°C). La gráfica de la derecha, relaciona el incremento de la frecuencia con la temperatura respecto al decrecimiento de la \dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} .

$$\dot{V}_A / \dot{V}_{CO_2}$$

(ml BTPS/ml STPD)

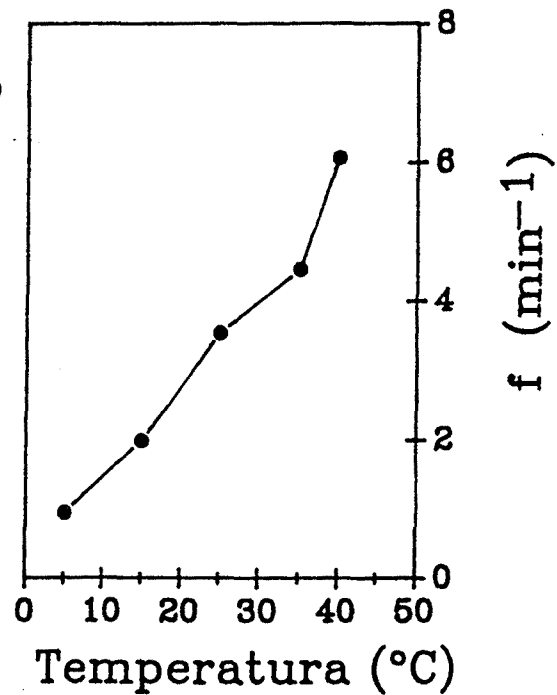
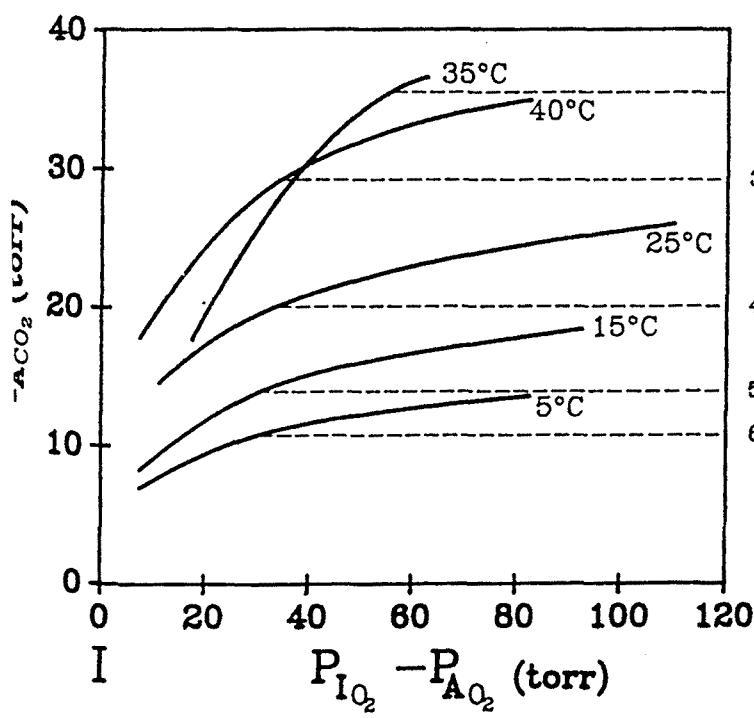


FIGURA 24: Registro de las frecuencias respiratorias para cada temperatura.

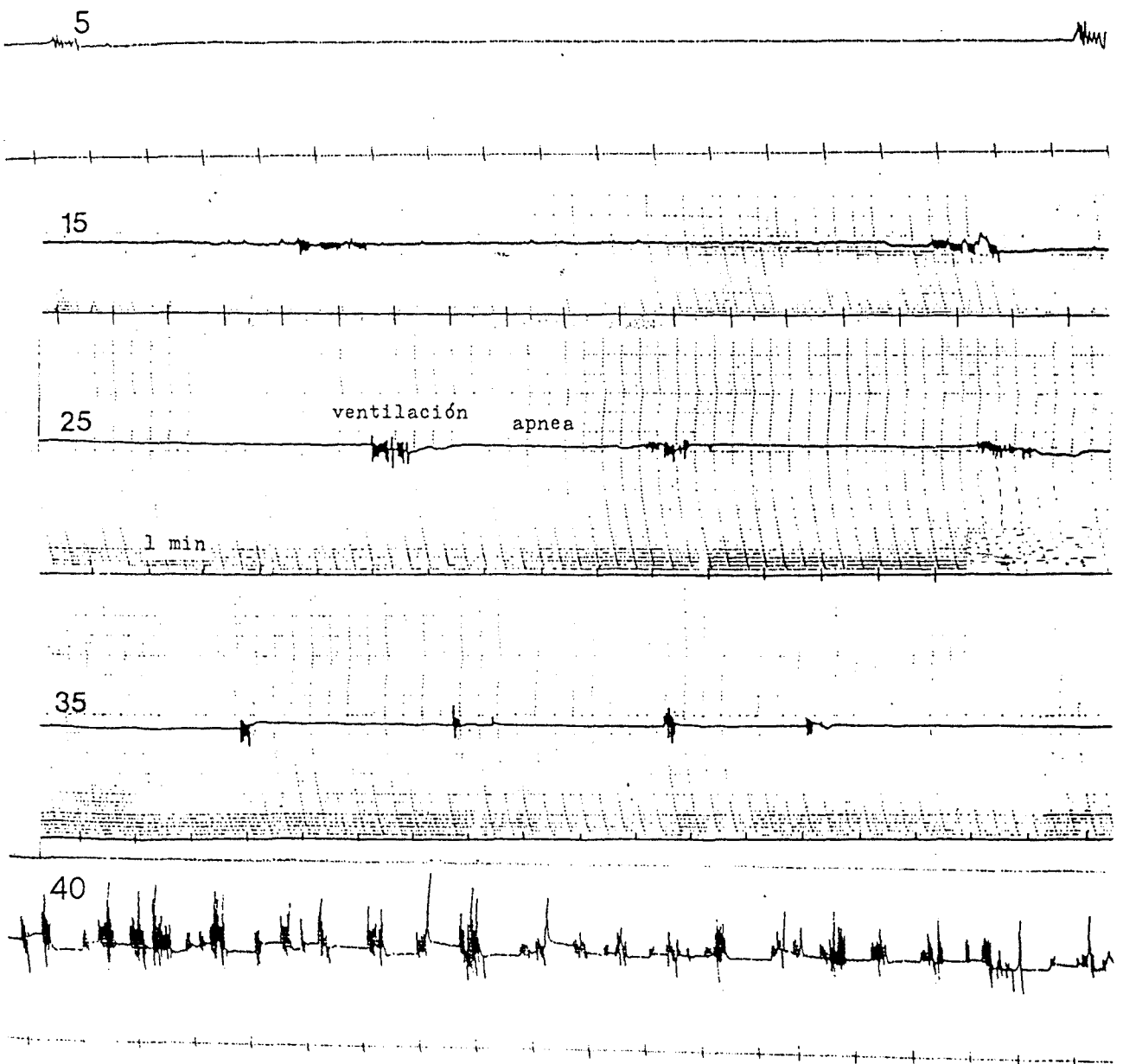
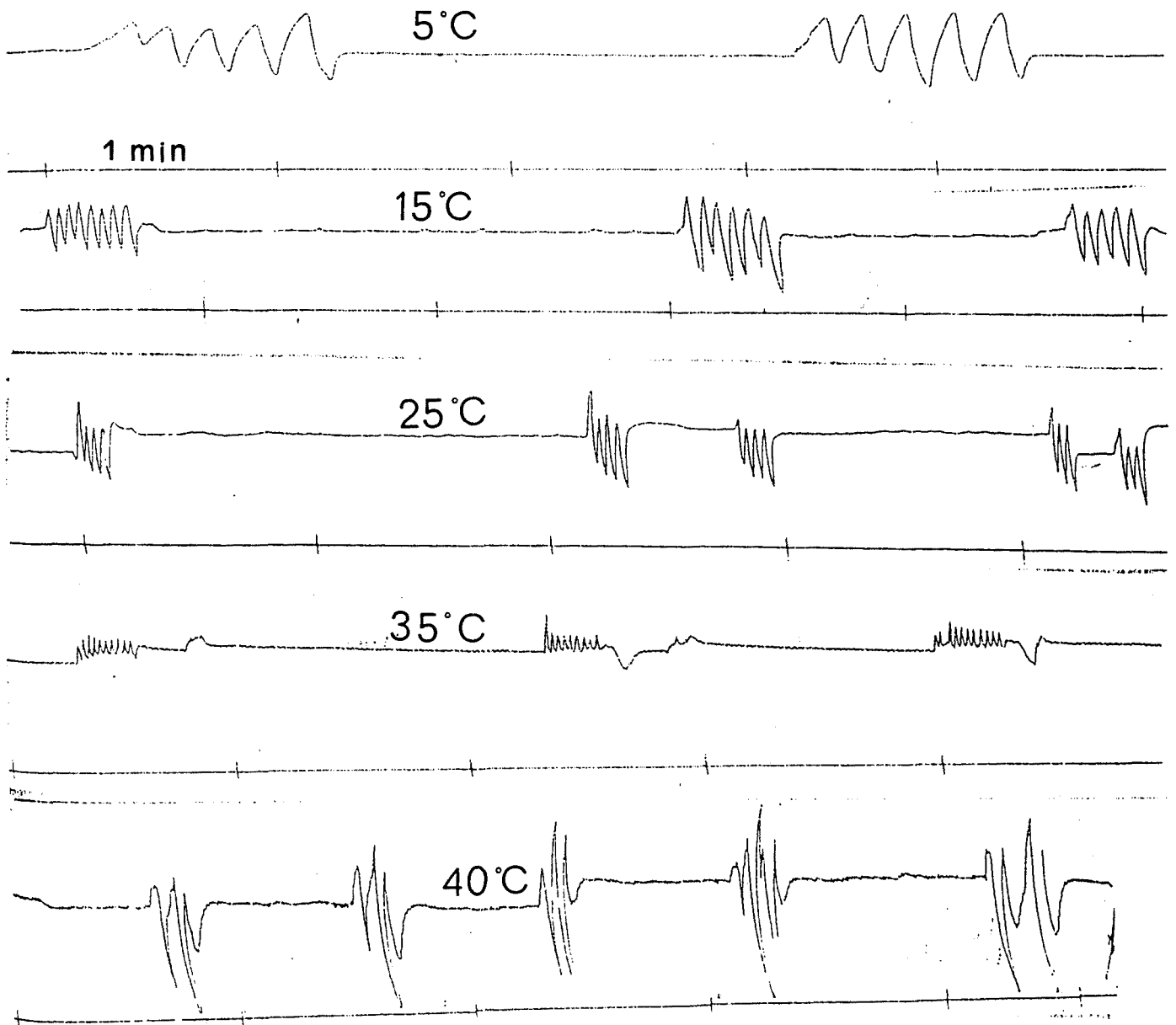


FIGURA 25: Detalle aumentado de las fases ventilatorias de cada ciclo correspondientes a la Figura 24.



En la Tabla 6 y Figura 26, se muestran los valores medios registrados para $P_{A_{CO_2}}$ y $P_{A_{O_2}}$ a lo largo de todos los períodos de apnea y para cada temperatura. Se puede observar que $P_{A_{CO_2}}$ mantiene una relación directamente proporcional con la temperatura entre 5 y 35°C con valores comprendidos entre 11.51 y 30.32 torr, mientras que a 40°C es de 27.92 torr.

En el caso de los valores medios de $P_{A_{O_2}}$ con respecto a la temperatura, hay una disminución entre 15 y 35°C (de 126.17 a 108.20 torr), pero a 5 y 40°C no se mantiene esta relación, siendo los valores de $P_{A_{O_2}}$ a 5°C más bajos que a 15°C, mientras que a 40°C hay una ligera subida con respecto a 35°C.

La P_{CO_2} alveolar ($P_{A_{CO_2}}$) está relacionada con la ventilación alveolar (\dot{V}_A) mediante la ecuación:

$$\dot{V}_A = RT \times \dot{V}_{CO_2} / P_{A_{CO_2}}$$

o lo que es lo mismo:

$$\frac{\dot{V}_A}{\dot{V}_{CO_2}} = \frac{RT}{P_{A_{CO_2}}}$$

Los valores medios de $P_{A_{CO_2}}$ obtenidos de la Tabla 6, se parecen a los que se han usado para calcular la ventilación alveolar relativa (Tabla 11). En ella y tal como habíamos indicado anteriormente, se puede observar que la relación $\dot{V}_A / \dot{V}_{CO_2}$ decrece desde 67.27 mlBTPS/mlSTPD a 5°C hasta 28.29 a 35°C, aumentando a 31.22 a 40°C. Esto es consistente con el incremento de los valores medios de $P_{A_{CO_2}}$ de 5 a 35°C y posterior decrecimiento a 40°C ($p < 0.01$) (Figuras 26 y 27).

FIGURA 26: Valores medios para la P_{AO_2} y P_{ACO_2} en relación a la temperatura. Se ha representado el error estándar de la media cuando es apreciable.

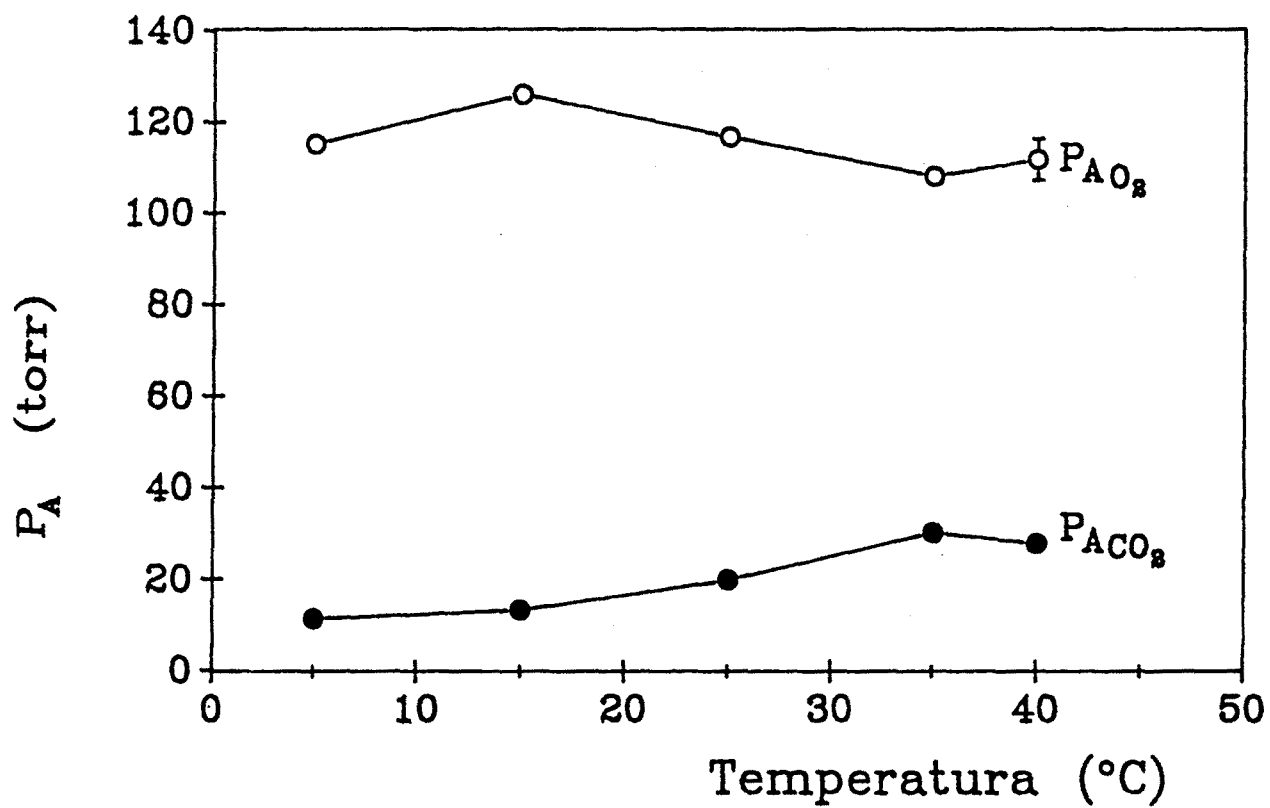
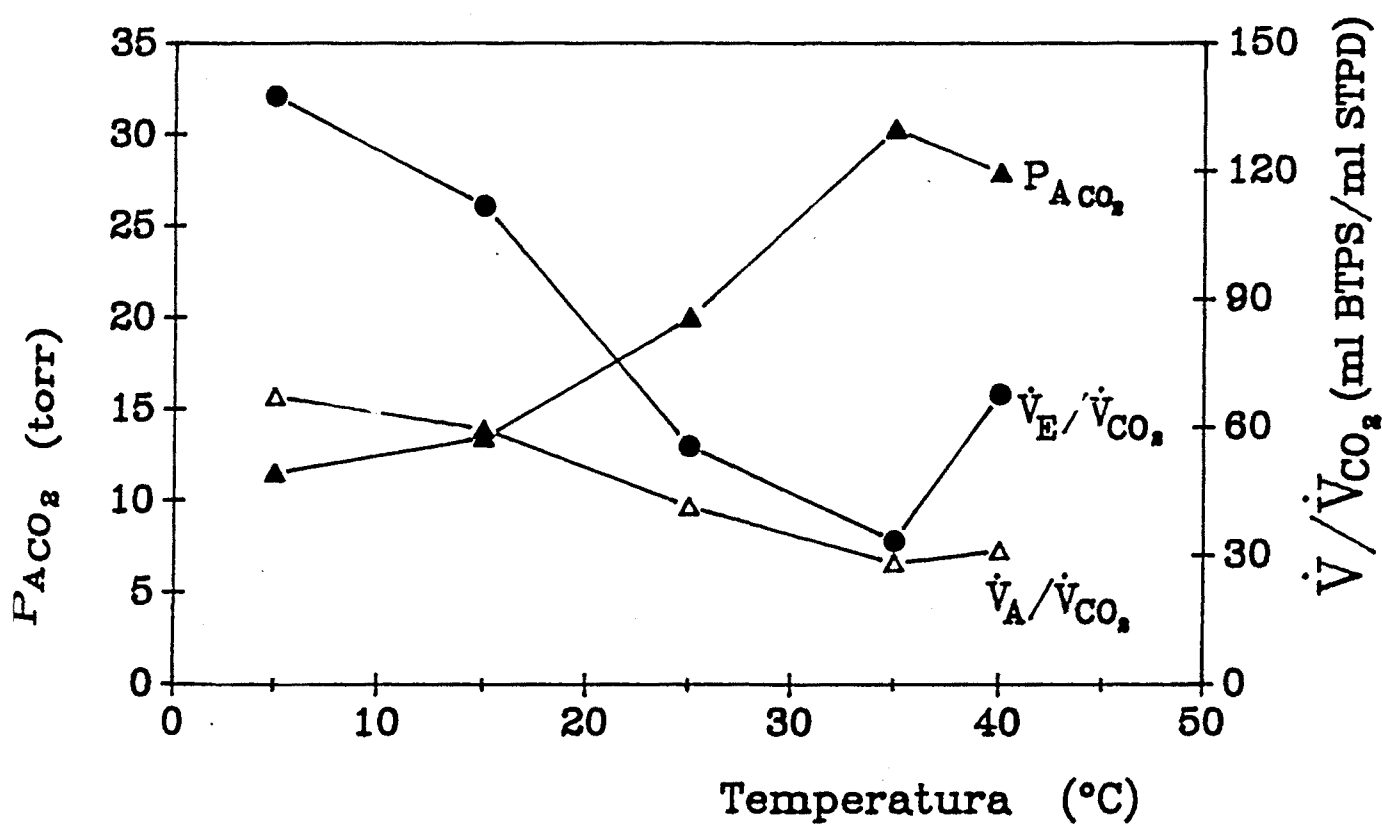


FIGURA 27: Efecto de la temperatura sobre la $P_{A\text{CO}_2}$ y ventilación alveolar ($\dot{V}_A/\dot{V}_{\text{CO}_2}$) y total ($\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{CO}_2}$) relativas a la producción de CO_2 .



3.2.2. GASES ESPIRADOS FRENTE A CAMBIOS DE TEMPERATURA

En la Tabla 12 y en la Figura 28 se observa que el volumen minuto espirado (\dot{V}_E) aumenta proporcionalmente con respecto a la temperatura corporal. Este incremento es muy marcado a los 40°C ($p < 0.05$) sobre todo con respecto al volumen corriente, mientras que a los 35°C hay una ligera tendencia a la estabilización, no reflejándose esto si se expresa la ventilación en términos de intercambio de O_2 y CO_2 a nivel pulmonar (\dot{V}_{O_2} y \dot{V}_{CO_2}), tal como se puede observar en la Figura 29. Para cada temperatura, estos valores normalizados al peso corporal, se incrementan desde 5 a 40°C, mientras que la ventilación relativa a \dot{V}_{CO_2} y \dot{V}_{O_2} (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2} y \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) varía inversamente con la temperatura desde 5 a 35°C, no así a 40°C en que se produce un aumento de esta tasa ($p < 0.05$) (Figura 30).

Al aumentar la temperatura corporal, se produce un desigual incremento en los valores medios de \dot{V}_E y \dot{V}_{O_2} reflejándose en una disminución de la relación \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} . Esta relativa hipoventilación conduce a una elevación en los valores de P_{ACO_2} . El incremento de \dot{V}_E debido a un ascenso de la temperatura se debe principalmente al acortamiento de los períodos de apnea como consecuencia de un aumento de frecuencia respiratoria, compensando el incremento de consumo de O_2 , y produciendo a su vez un aumento del volumen corriente (V_T) que influye en los valores de \dot{V}_E . Todos los datos con los valores medios y errores estándar de gases espirados están expuestos en la Tabla 12.

Los valores medios de la frecuencia ventilatoria aumentan con respecto a un incremento de la temperatura aproximadamente entre 1-1.5 veces, mientras que V_T muestra una variación algo superior (de 2 a 2.5 veces) (Figura 31), manteniendo una dependencia significativa con la ventilación total (\dot{V}_E) (Tabla 13 y Figura 28).

TABLA 12: Ventilación total (\dot{V}_E) en ml/Kg/h, consumo de O_2 (\dot{V}_{O_2}) en ml/Kg/h, producción de CO_2 (\dot{V}_{CO_2}) en ml/Kg/h, equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) en mlBTPS/mlSTPD y ventilación relativa (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2}) en mlBTPS/mlSTPD, para diferentes temperaturas. Valores medios \pm error estándar de la media. n corresponde al número de animales utilizados para cada temperatura.

T (°C)	n	\dot{V}_{O_2}	\dot{V}_{CO_2}	\dot{V}_E	\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}	\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2}
5	10	2.21 ± 0.71	1.26 ± 0.39	173.35 ± 44.92	78.43 ± 25.49	137.57 ± 25.72
15	5	9.44 ± 2.17	5.12 ± 0.39	571.92 ± 67.92	60.58 ± 5.98	111.80 ± 17.90
25	7	39.02 ± 12.98	26.55 ± 6.57	1475.53 ± 676.67	37.82 ± 10.35	55.58 ± 9.87
35	4	43.98 ± 17.38	32.27 ± 12.15	1079.60 ± 403.00	24.55 ± 7.81	33.45 ± 3.83
40	4	59.47 ± 18.78	52.05 ± 14.83	3528.00 ± 1125.40	59.32 ± 22.67	67.78 ± 19.36

FIGURA 28: Valores medios del volumen corriente (V_T) y volumen espirado (\dot{V}_E) total con respecto a la temperatura. El incremento de \dot{V}_E y de V_T entre 35 y 40°C tiene una $p < 0.05$.

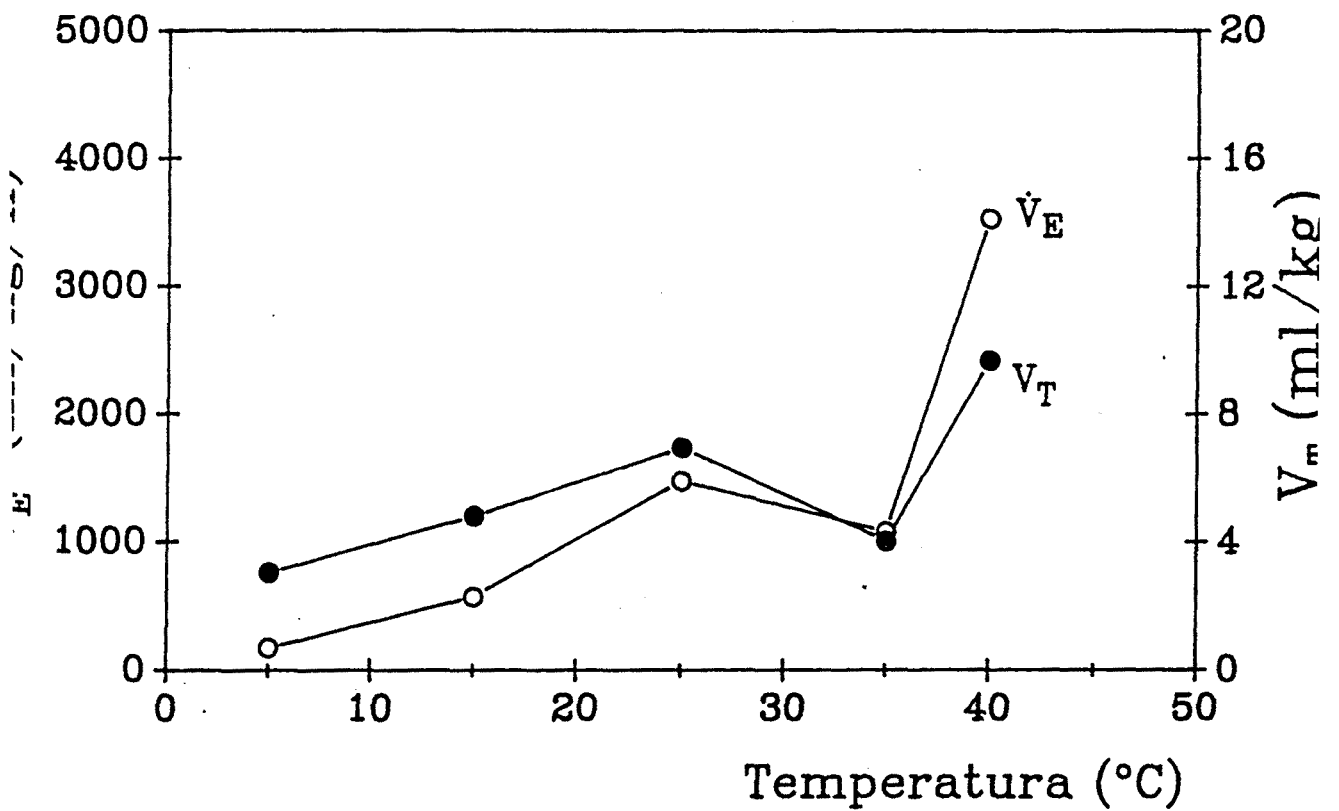


FIGURA 29: Efecto de la temperatura sobre la producción de CO_2 (\dot{V}_{CO_2}) y consumo de O_2 (\dot{V}_{O_2}). Están representados los valores medios y el error estándar de las medias, cuando es apreciable.

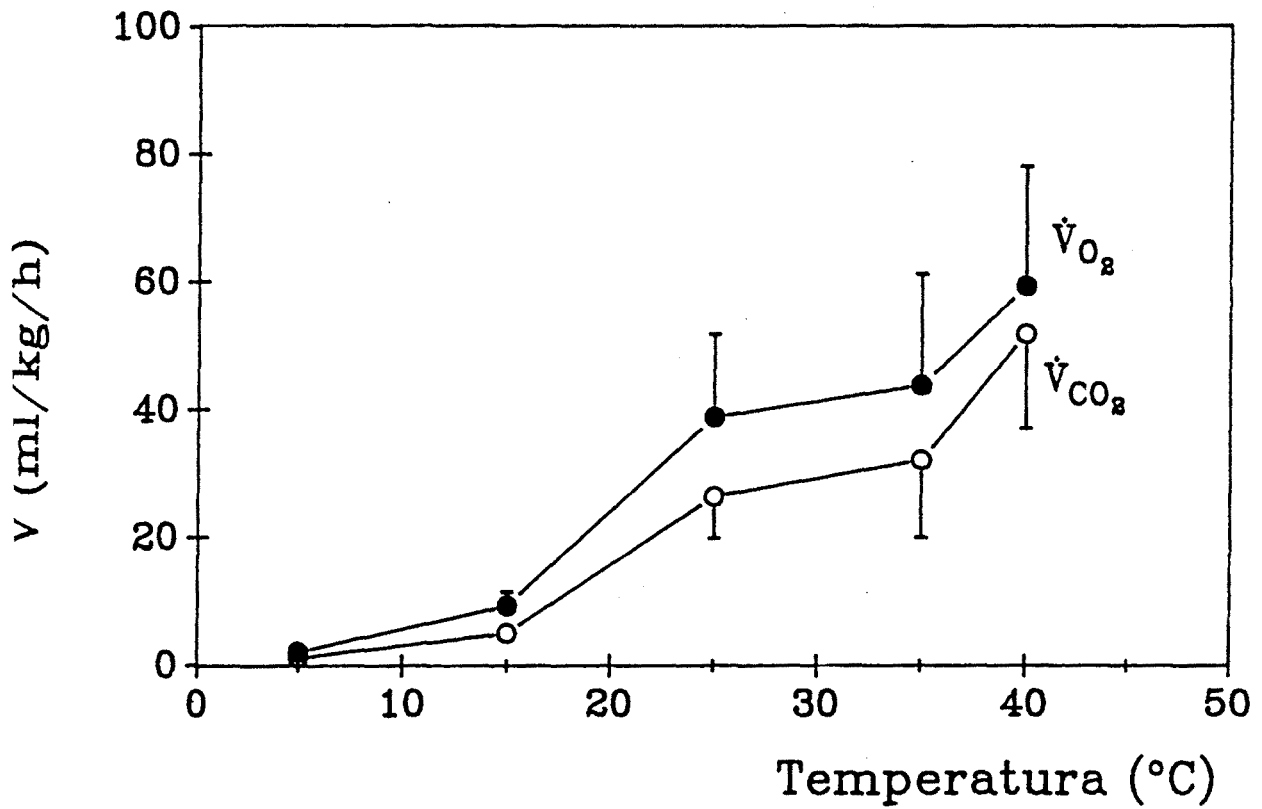


FIGURA 30: Valores medios del equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) y ventilación relativa (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2}) para cada temperatura. (Valores medios \pm error estándar de las medias). El incremento para cada gráfica entre 35 y 40°C son significativos ($p < 0.05$).

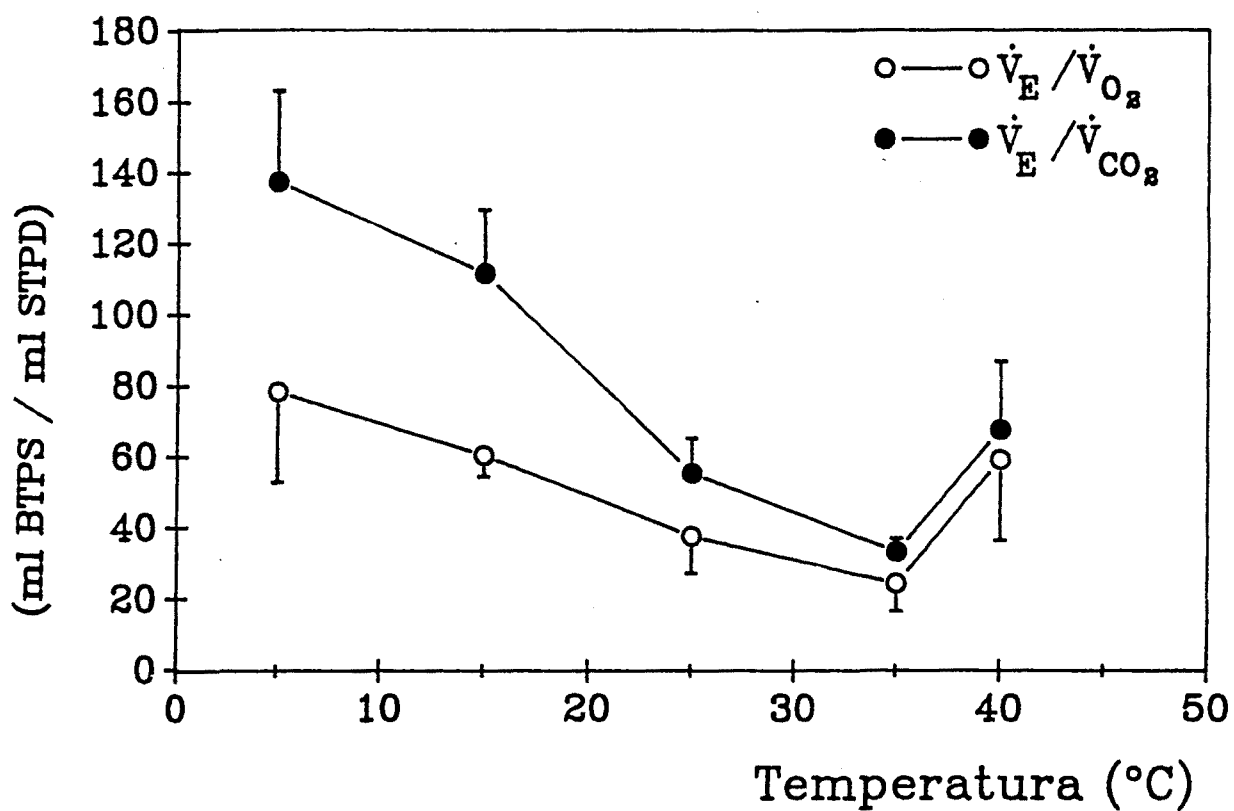
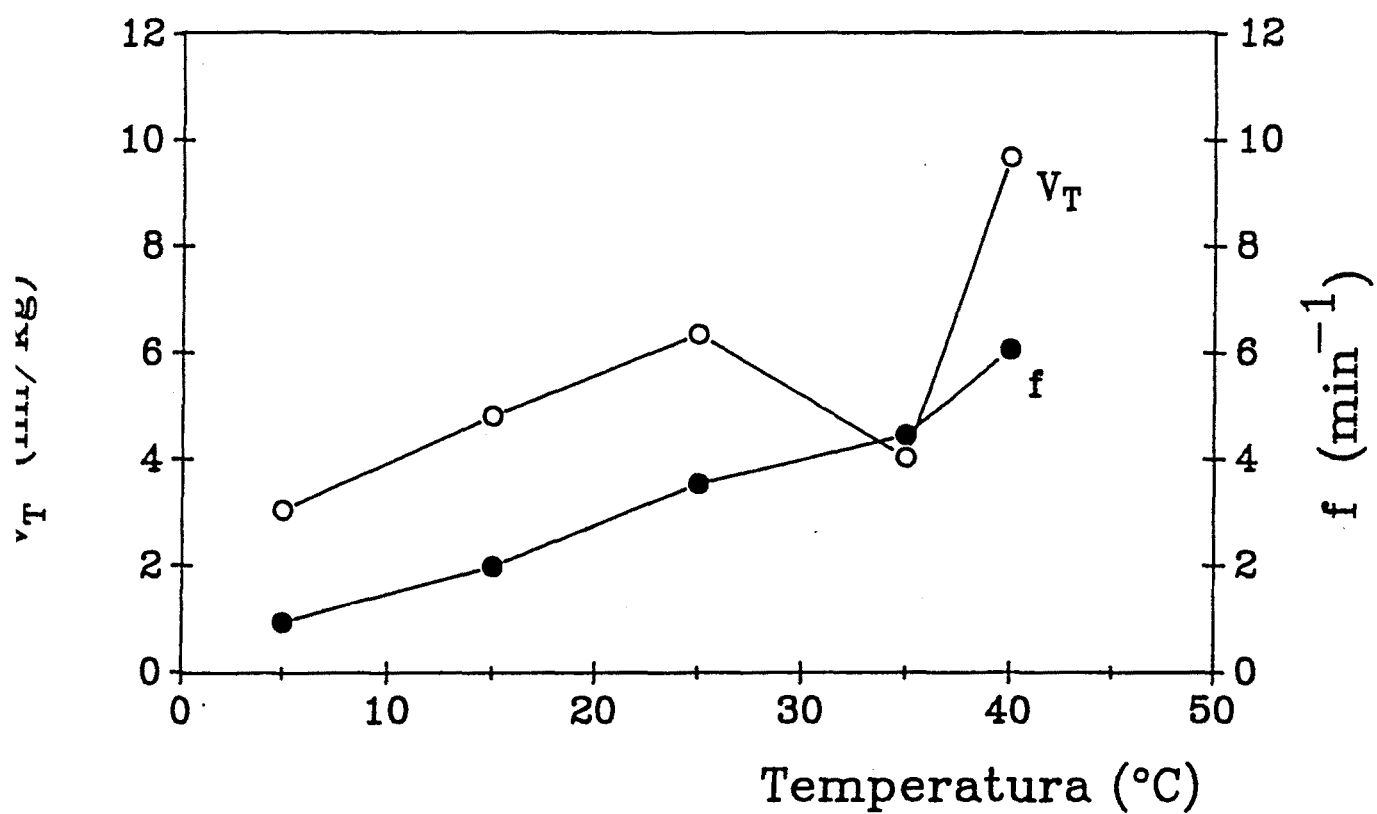


FIGURA 31: Variación del volumen corriente (V_T) y de la frecuencia con respecto a la temperatura.



Si comparamos \dot{V}_E con \dot{V}_A (Figura 32), se observa que la relación entre los dos valores se mantiene más o menos constante, con un ligero descenso entre 5-35°C, lo que implicaría que el espacio muerto fisiológico (V_D) apenas varía dentro de este rango de temperaturas manteniéndose con unos valores comprendidos ente 2.02 y 2.3 ml/Kg, mientras que a 40°C la diferencia entre \dot{V}_E y \dot{V}_A aumenta considerablemente arrojando un V_D de 5.04 ml/Kg.

Este V_D ha sido calculado a partir de la relación

$$V_D = \frac{\dot{V}_E - \dot{V}_A}{f}$$

La contribución del espacio muerto anatómico sobre el V_D fisiológico total es de 0.54 ml/Kg determinado según el método descrito en el apartado correspondiente de material y métodos. Estos valores se hallan resumidos en la Tabla 14. Según la ecuación de Bohr (V_D/V_T), para que exista una ventilación efectiva debe mantenerse constante este cociente, o como mucho, sufrir una ligera disminución. Esta definición se cumple en nuestro caso para un rango de temperaturas comprendidos entre 5 y 35 °C, pero no para 40°C en que la razón V_D/V_T aumenta (Figura 33, Tablas 13 y 14), denotando una ventilación poco efectiva.

Así mismo y corroborando lo anterior, se han representado en la misma Figura 33 y también en la Figura 34 la media de valores de P_{CO_2} , observándose que aumentan de 5 a 35°C (entre 11.51 y 30.32 torr). No así para 40°C que disminuye a 27.92 torr,

mientras que los requerimientos de convección de aire o equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) disminuye entre 5 y 35°C (78.43 a 24.55 ml/Kg·h), incrementándose en forma considerable a 40°C (59.32 ml/Kg·h). Esta notable hiperventilación estaría de acuerdo con el incremento de V_T (Figura 35). La tendencia de este incremento ventilatorio sobre la P_{ACO_2} es menor de lo que cabría esperar, lo cual podría indicar que hay un intercambio menos efectivo de O_2 y CO_2 a nivel alveolar. Por último, se ha calculado el coste ventilatorio oxidativo ($\% \dot{V}_{O_2}$) como porcentaje de la tasa metabólica obtenida a partir de la fórmula deducida por Kinney y White (1977) en *Pseudemys scripta* :

$$\% \dot{V}_{O_2} = \frac{\dot{V}_E \times 0.0047}{\dot{V}_{O_2}} \times 100 = 0.47 \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}$$

siendo:

$$\frac{0.0047 \text{ ml } O_2}{\text{ml gas ventilado}} \quad \text{el factor de coste}$$

Los valores están recopilados en la Tabla 15 pudiéndose observar una relación inversa con respecto a la temperatura corporal de 5 a 35°C en que el coste relativo está respectivamente entre el 37 y 11 % del \dot{V}_{O_2} . Sin embargo, a 40°C se incrementa el coste oxidativo a 27.88 %, debido quizá a la disminución hallada en los valores de P_{CO_2} pulmonar a esta temperatura.

TABLA 13: Valores medios de distintos parámetros ventilatorios a varias temperaturas: frecuencia (f), volumen corriente (V_T), ventilación total (\dot{V}_E), y presiones espiradas de O_2 y CO_2 (P_{EO_2} , P_{ECO_2}). n corresponde al número de animales utilizados para cada temperatura.

T (°C)	n	f (min ⁻¹)	V_T (ml/Kg)	\dot{V}_E (ml/Kg·h)	P_{ECO_2} (torr)	P_{EO_2} (torr)
5	10	0.95	3.04	173.35	4.76	142.83
15	5	1.99	4.81	571.92	9.29	137.83
25	7	3.54	6.95	1475.53	12.86	131.11
35	4	4.46	4.03	1079.60	26.73	122.85
40	4	6.07	9.68	3528.00	10.99	131.80

TABLA 14: Valores medios del volumen del espacio muerto fisiológico, (V_{Df}), alveolar (V_{Dalv}), razón entre (V_{Df}/V_T) y volumen corriente (V_T) para cada temperatura. Los valores de V_{Dfis} , V_{Dalv} y V_T entre 35 y 40°C presentan diferencias significativas ($p < 0.05$).

T	V_{Dfis}	V_{Dalv}	V_{Df}/V_T	V_T
(°C)	(ml/Kg)	(ml/Kg)		(ml/Kg)
5	2.05	1.51	0.67	3.04
15	2.02	1.48	0.42	4.81
25	2.30	1.76	0.33	6.95
35	0.78	0.24	0.19	4.03
40	5.04	4.50	0.52	9.68

TABLA 15: Valores medios de varios parámetros ventilatorios en relación al coste oxidativo (% O₂).

T _c	\dot{V}_{O_2}	\dot{V}_E	\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}	% \dot{V}_{O_2}
(°C)	ml/Kg/h	ml/Kg/h	(mlBTPS/mlSTPD)	
5	2.21	173.35	78.43	38.86
15	9.44	571.92	60.58	28.47
25	39.02	1475.00	37.82	17.78
35	43.98	1079.60	24.55	11.54
40	59.47	3528.00	59.32	27.88

FIGURA 32: Cambios de la ventilación total (\dot{V}_E), alveolar (\dot{V}_A) y $P_{A_{CO_2}}$ con la temperatura. Se han representado los valores medios. Las diferencias entre 35 y 40°C para cada gráfica son significativas ($p < 0.05$).

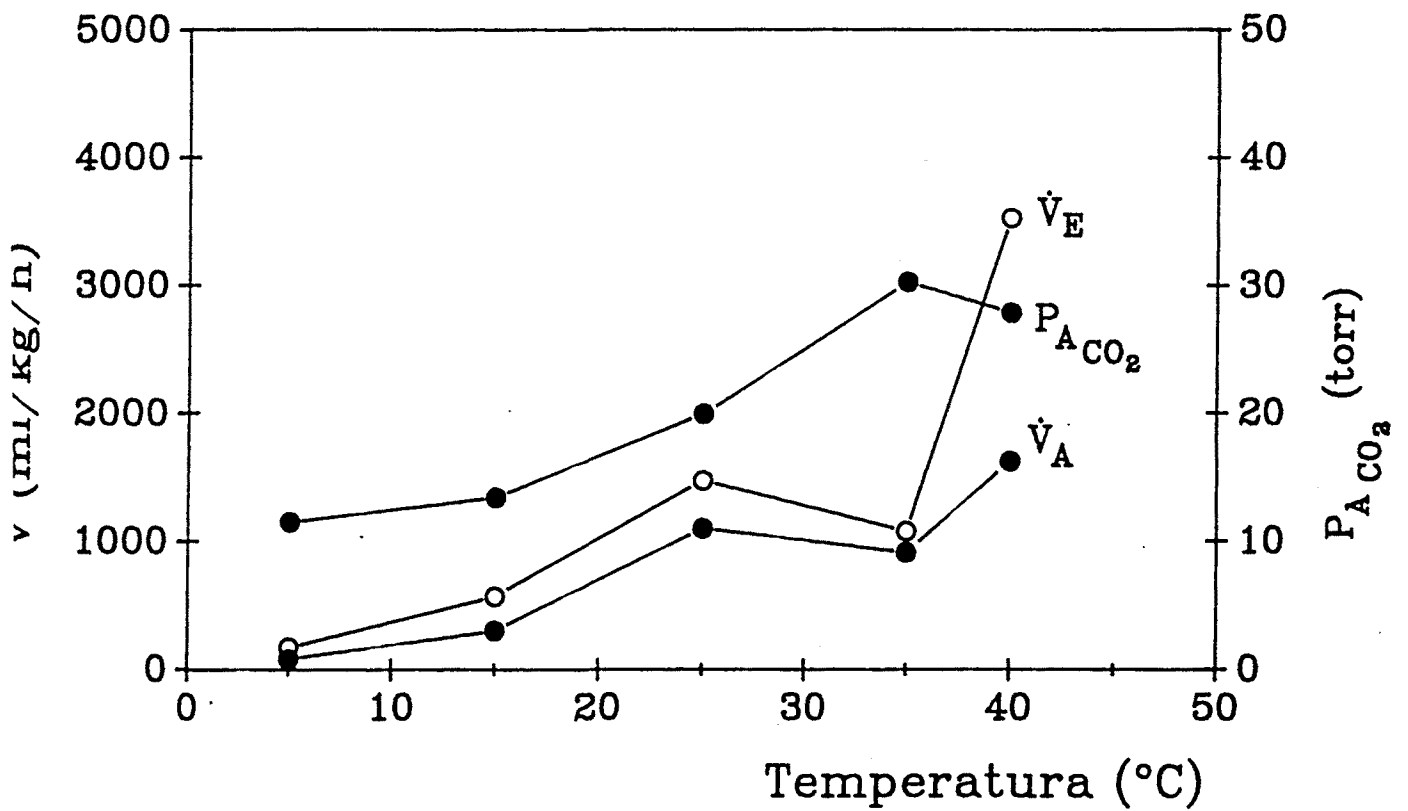


FIGURA 33: Relación entre P_{ACO_2} , volumen corriente (V_T) y volumen del espacio muerto fisiológico (V_{Df}) con respecto al incremento de temperatura. (Se han representado los valores medios). Las diferencias entre 35 y 40°C tienen una $p < 0.05$.

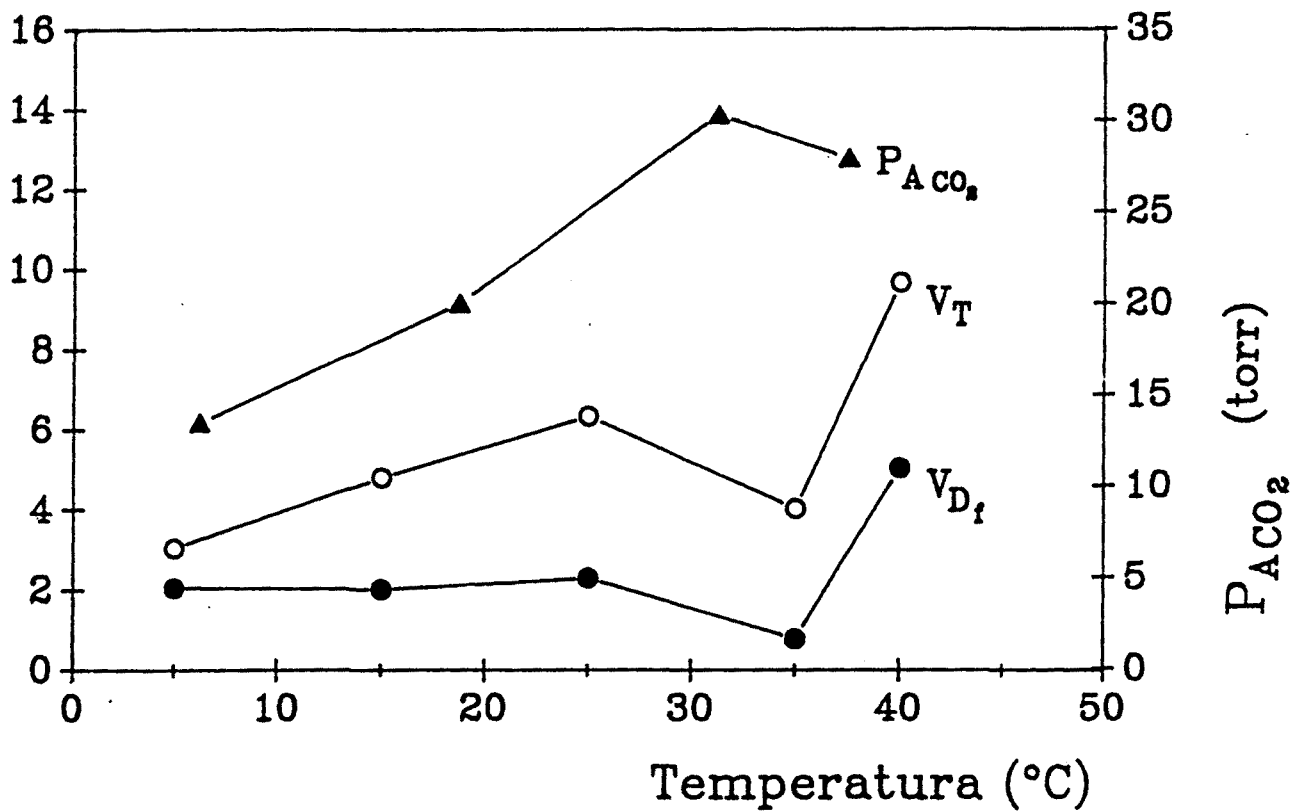


FIGURA 34: Cambios en el equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) y $P_{A CO_2}$ con la temperatura. Representación de los valores medios y el error estándar de las medias, cuando son apreciables.

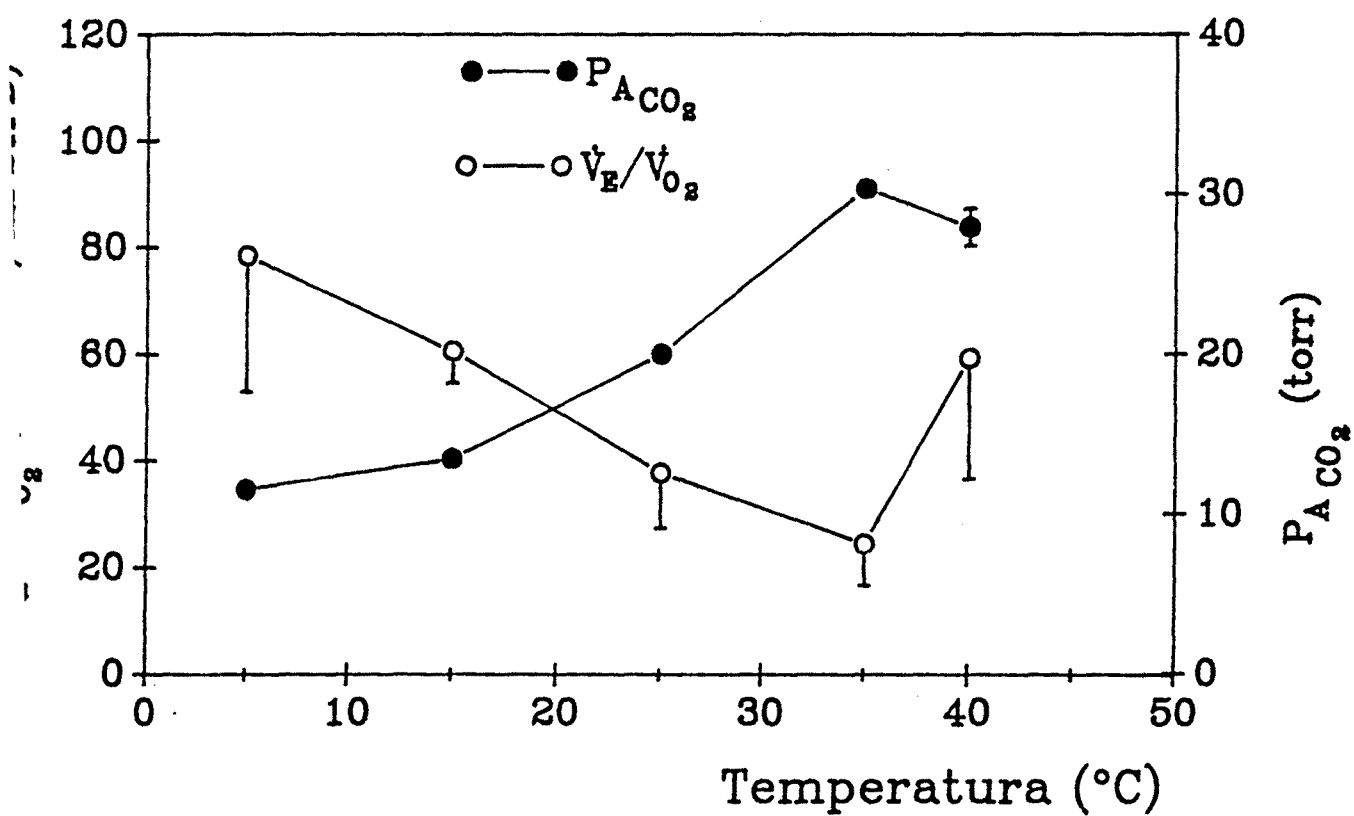
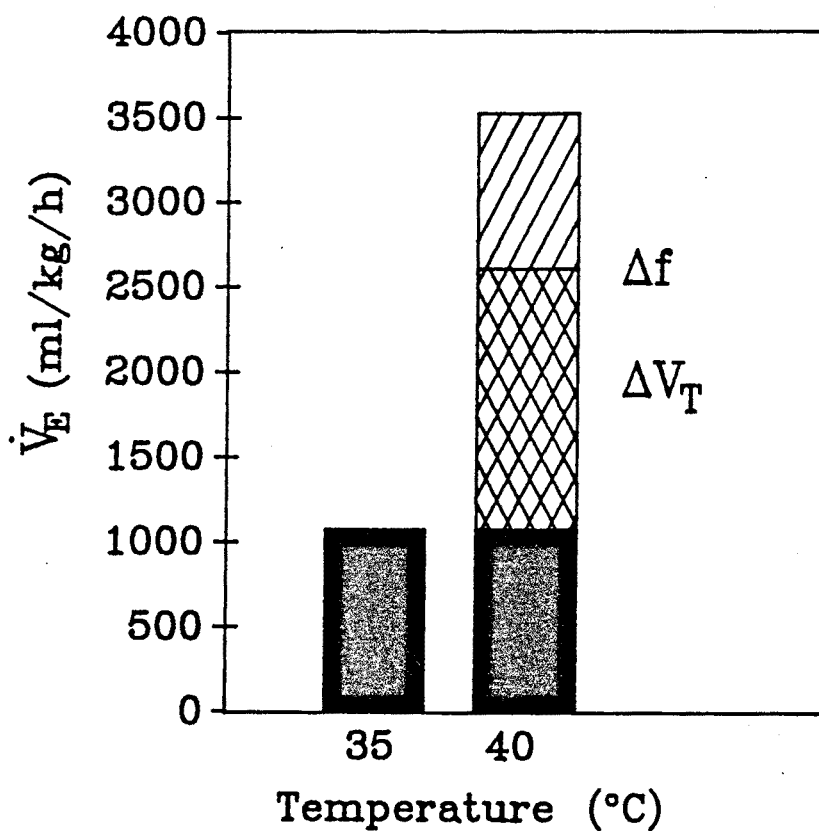


FIGURA 35: Diagrama de barras mostrando el incremento de la ventilación total (\dot{V}_E) entre 35 y 40°C con indicación de los valores correspondientes al incremento del volumen corriente (V_T) y al incremento de la frecuencia (f).



3.3. VENTILACION EN REGIMENES TRANSITORIOS TERMICOS

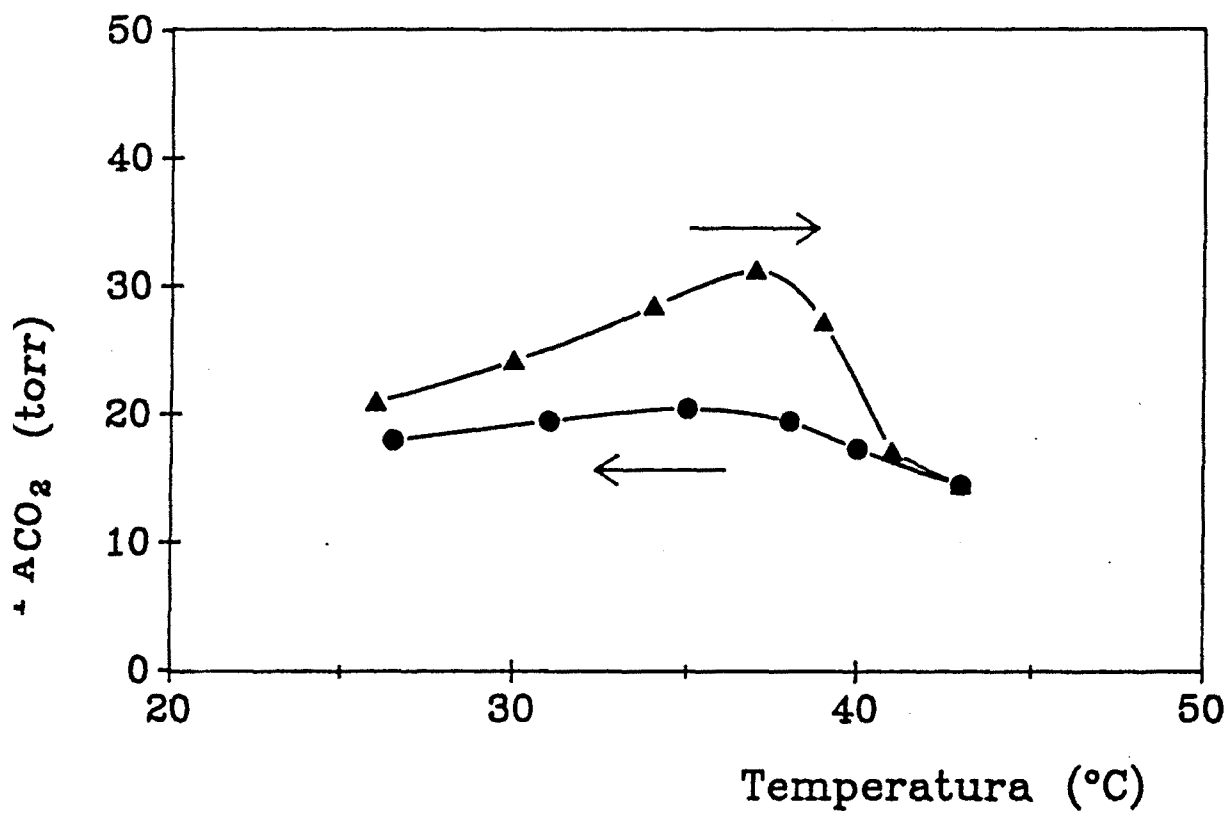
3.3.1. VARIACION DE LA P_{Aco_2} CON LA TEMPERATURA: CICLO DE HISTERESIS

En la Figura 36 se ha representado el ciclo de histéresis correspondiente a la variación de los valores de P_{Aco_2} frente a un progresivo calentamiento y posterior enfriamiento entre dos temperaturas determinadas (25-43°C). Según este diagrama, se puede afirmar que los valores medios de P_{Aco_2} para tres animales, durante el ciclo de calentamiento, son superiores a los hallados en la fase de enfriamiento, teniendo un valor máximo de 31 torr en fase de calentamiento y 20 torr en la de enfriamiento, situado en ambos casos entre los 35-37°C. A partir de esta temperatura y hasta los 43°C, los valores de la P_{Aco_2} caen rápidamente hasta situarse en valores inferiores a los hallados al comienzo del experimento.

Estos valores máximos de P_{Aco_2} a los 35-37°C podrían tener relación con el termopreferendum de esta especie que se sitúa alrededor de los 30°C, mientras que la temperatura crítica correspondería aproximadamente a 38-40°C. A partir de aquí, adoptaría mecanismos de regulación extremos, como jadeo e hiperventilación, para conseguir mantener la temperatura corporal por debajo de la temperatura máxima crítica (TMC).

Los valores más bajos de P_{co_2} alveolar durante el enfriamiento, implican unos niveles de ventilación distintos con respecto al calentamiento. Los ajustes térmicos en ésta especie, descritos en otro apartado, indican que su capacidad o tasa de enfriamiento es mayor que la de calentamiento para un mismo peso corporal.

FIGURA 36: Variación de la P_{ACO_2} durante el calentamiento (flecha hacia la derecha) y enfriamiento (flecha hacia la izquierda) desde 25 a 45°C. (n = 3).



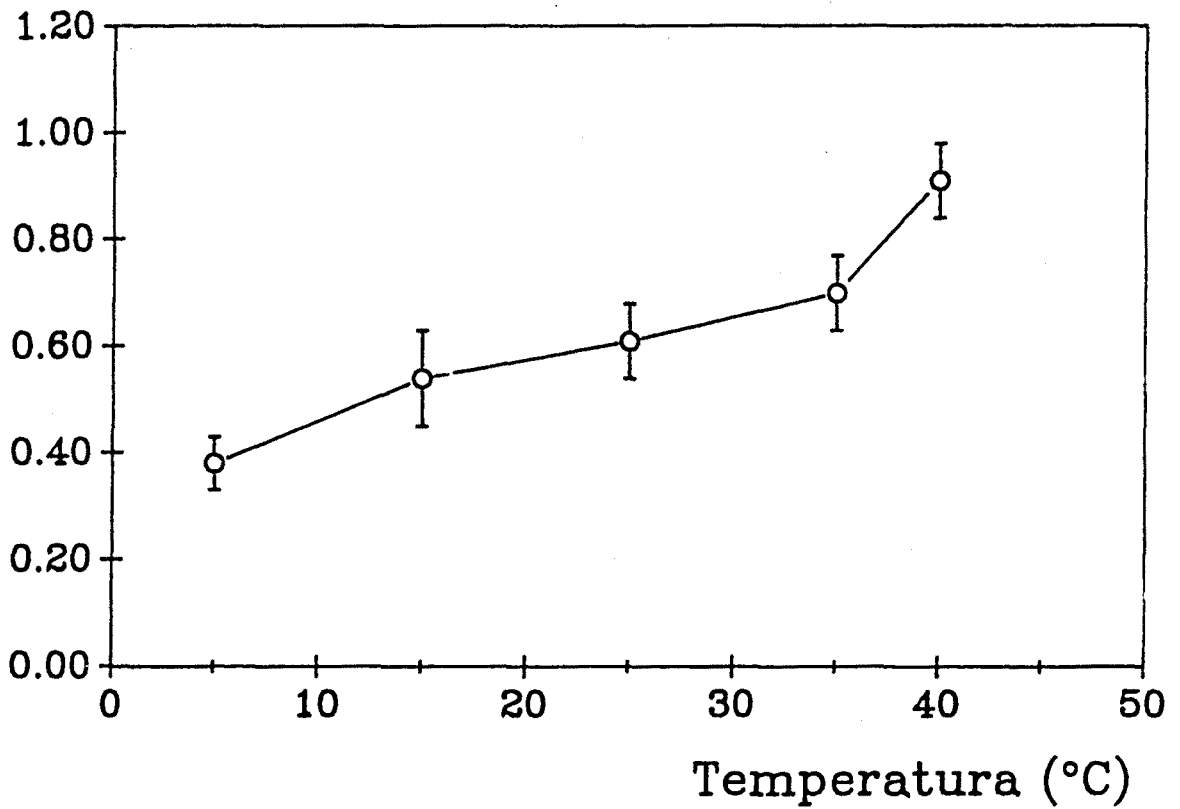
3.3.2. TASA DE INTERCAMBIO RESPIRATORIO FRENTE A VARIACIONES TERMICAS

En la Figura 22 se observa la intersección de las líneas R_E con las curvas $P_{CO_2}-P_{O_2}$, la cual nos proporciona la media de los valores del gas alveolar espirado. Los valores de R_E se incrementan con respecto a la temperatura corporal (Figura 37) desde 5 a 40°C estando comprendidos entre 0.38 y 0.91, indicándonos que hay un aumento de intercambio gaseoso a nivel pulmonar, de manera que el paso de CO_2 de la sangre a los alveolos tendería a equilibrarse con el flujo de O_2 de los alveolos a la sangre al incrementarse la temperatura corporal.

R_E próximos a 1, tal como se dan a temperaturas altas de 40°C indican una hiperventilación, estando de acuerdo con los datos hallados en \dot{V}_E a esta temperatura.

Los bajos valores de R_E a 5°C con respecto a la de 15°C, a pesar de los prolongados tiempos de apnea, pueden ser debidos a una pérdida de CO_2 por vía extrapulmonar debido a la mayor capacidad de difusión del CO_2 hacia los tejidos frente al O_2 , a bajas temperaturas y de acuerdo con los trabajos realizados por Kinney y al. (1977), en *Pseudemys scripta* en los que describió que la pérdida de CO_2 vía corporal era del 75 % del CO_2 total a una temperatura de 5°C.

FIGURA 37: Tasa de intercambio respiratorio (R_E) con incrementos de la temperatura. Se han representado los valores medios y el error estándar de las medias. ($n \geq 4$).



3.4. ACLIMATACION

3.4.1. TEMPERATURAS AMBIENTALES

En la Tabla 16 (a y b) se presentan los valores de la temperatura ambiental (T_a) en aire y agua del hábitat natural de *Mauremys caspica* en distintas épocas del año. Esta recogida de datos nos da una idea del rango de temperaturas a que puede estar sometida esta especie a lo largo del año y por tanto, del margen de temperaturas consideradas como fisiológicas o normales. El comportamiento termorregulador observado sobre el propio hábitat, es de exposición al sol en la orilla o en la superficie del agua, más que de helioterminia del tipo descrito por Meek (1983).

TABLA 16 a: Variaciones de la temperatura del agua en superficie (20 cm) y en profundidad (1.5m) de la laguna de Adra (Almería) a lo largo del año. Profundidad media = 2 m.

Fecha	Profundidad	Temperatura (°C)
Abril	S (20 cm)	20.0
"	F (1.5 m)	19.0
Julio	S	27.8
"	F	27.0
Octubre	S	20.0
"	F	18.3
Febrero	S	15.2
"	F	15.0
Abril	S	22.2
Julio	S	29.0
"	F	24.5
Octubre	S	19.0
"	F	18.0
Febrero	S	17.1
"	F	15.1

TABLA 16 b: Variaciones diarias de la temperatura del agua y del aire de la laguna de Adra, en el mes de octubre:

Hora	Temperatura agua	Temperatura aire
11.15	16.8	20.2
12.00	18.0	26.0
16.30	22.8	16.6

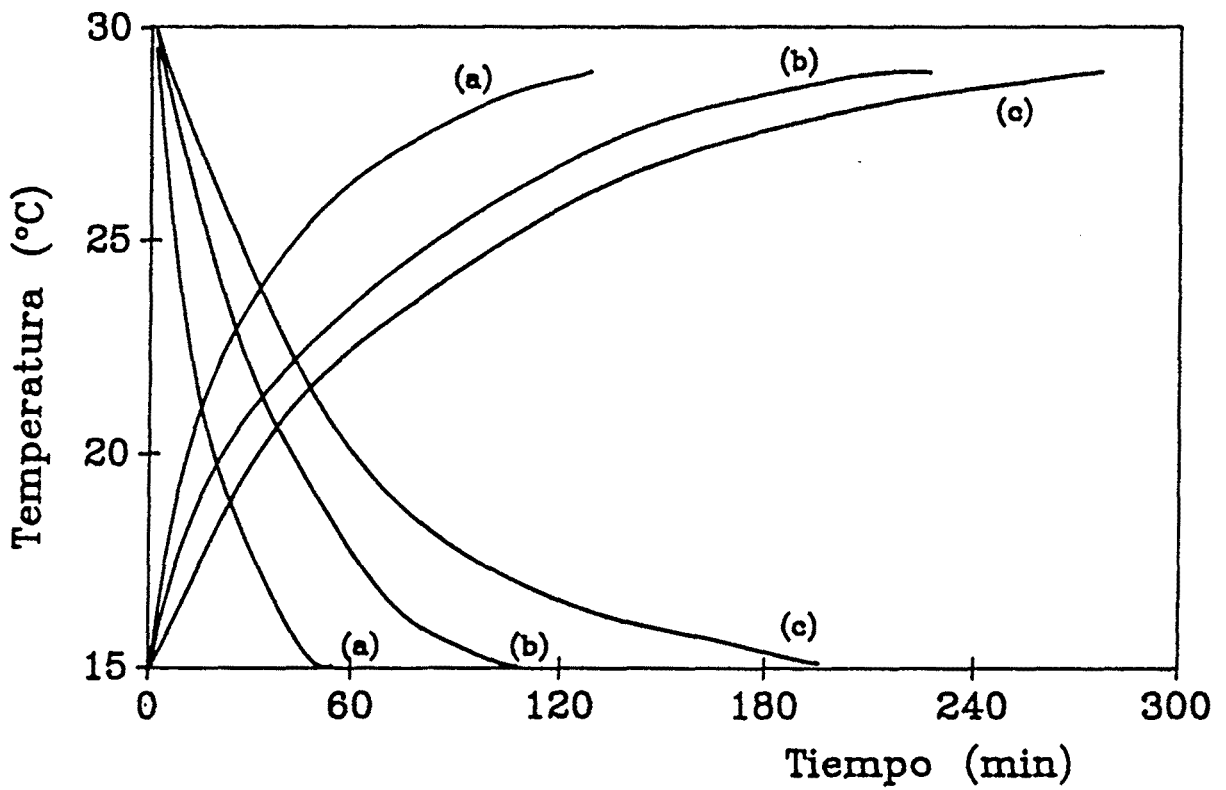
3.4.2. TASAS TERMICAS

Los resultados obtenidos en los experimentos de aclimatación durante el calentamiento ($T_a = 30^\circ\text{C}$) y enfriamiento ($T_a = 15^\circ\text{C}$) en aire y para pesos comprendidos entre 75 y 350 g. se encuentran representados en la Figura 38. Se puede observar en esta gráfica, como en calentamiento, la temperatura corporal (T_c) no llega a alcanzar a la temperatura ambiental (T_a) manteniéndose a una diferencia media de 1°C con respecto a la T_a . Sin embargo, en el enfriamiento, si se llega a alcanzar la T_a , siendo además mucho más lenta la aclimatación al calor que al frío (del orden de 2 a 3 veces menor) tal como se indica en la tabla 17.

TABLA 17: Tasas de calentamiento ($T_a = 30^\circ\text{C}$) y enfriamiento ($T_a = 15^\circ\text{C}$), en $^\circ\text{C}/\text{min}$, en aire. Tiempo de aclimatación para distintos pesos. Razón entre enfriamiento y calentamiento (E/C). El número de experimentos para cada peso es de 4 como mínimo.

Peso corporal (g)	75	328	550
ENFRIAMIENTO			
Tasa ($^\circ\text{C}/\text{min}$)	0.996	0.475	0.333
Tiempo a $T_a + 1^\circ\text{C}$ (min)	42	80	150
CALENTAMIENTO			
Tasa ($^\circ\text{C}/\text{min}$)	0.496	0.203	0.169
Tiempo a $T_a - 1^\circ\text{C}$ (min)	130	230	280
Enfriamiento/Calentamiento	2.01	2.34	1.97

FIGURA 38: Curvas de regresión del tiempo de intercambio de calor a diferentes pesos corporales (a = 75 g; b = 328 g; c = 550 g) durante el calentamiento ($T_a = 30^\circ\text{C}$) y enfriamiento ($T_a = 15^\circ\text{C}$) en aire.



En la Figura 39 se muestra la relación lineal entre el peso corporal y el tiempo que necesita el animal para alcanzar la T_s . A partir de estos valores, se han calculado las pendientes (S) de las regresiones lineales entre el logaritmo de la diferencia de T_c y T_s (ΔT) con relación al tiempo (t). Los datos están representados en la Figura 40, dando una correlación lineal inversa entre los dos parámetros citados. Esta relación se puede considerar lineal restringiéndola a un rango de temperaturas alrededor de un valor de $\Delta T = 7.5^\circ\text{C}$ y muestra la diferencia que existe entre tasa de calentamiento y enfriamiento.

La tasa de intercambio de calor instantáneo (expresada como $^\circ\text{C}/\text{min}$) se ha calculado a los 22.5°C , ya que en este punto, la diferencia entre T_c y T_a es de 7.5°C (ΔT) tanto para calentamiento como para enfriamiento. Para ello se ha utilizado la ecuación:

$$\frac{dT_c}{dt} = 2.303 \times S \times \Delta T$$

Estos datos se muestran en las Tabla 17. En la Tabla 18 se dan las ecuaciones de regresión para las tasas de intercambio de calor tanto en aire como en agua, así como las correlaciones correspondientes. La diferencia relativa entre tasa de intercambio de calor durante calentamiento y enfriamiento se puede comparar a partir del cálculo de la razón entre las dos tasas a un $\Delta T = 7.5^\circ\text{C}$. De aquí se deduce que, a igual peso, la tasa de intercambio de calor en agua, es mayor durante el calentamiento que durante el enfriamiento, al revés de lo encontrado en aire y tal como cabía esperar. Se refleja de esta forma el alto calor específico del agua.



Con respecto al peso, la tasa de intercambio de calor tanto en agua como en aire disminuye, aunque este descenso es mucho más rápido en agua. La Figura 41 muestra la representación gráfica de estas ecuaciones en la aclimatación en aire. Se observa que la tasa de enfriamiento es unas 2 veces superior a la de calentamiento (Tabla 17) aunque las pendientes de ambas regresiones (Tabla 18) no son significativamente distintas. La tasa de intercambio de calor es inversamente proporcional al peso corporal, mientras que éste último no presenta ninguna correlación con respecto a la razón entre tasa de calentamiento y enfriamiento.

TABLA 18: Ecuaciones de regresión de las tasas de intercambio de calor para un $\Delta T = 7.5^{\circ}\text{C}$, expresadas como $^{\circ}\text{C}/\text{min}$, en agua y aire. Coeficientes de correlación (r) para cada ecuación. Peso medio de las tortugas = 300 g. Los números entre paréntesis corresponden al número de animales utilizados.

	Calentamiento	r	Enfriamiento	r	C/E
Aire:	$-0.166W^{-0.002}$	-0.88	$-0.330W^{-0.004}$	-0.73	0.45
	(13)		(11)		
Agua:	$1.633W^{+0.001}$	0.16	$-2.077W^{-0.002}$	-0.66	1.33
	(5)		(15)		

FIGURA 39: Relación entre el tiempo de aclimatación y peso corporal durante calentamiento (○) ($T_a = 30^\circ\text{C}$) y enfriamiento (●) ($T_a = 15^\circ\text{C}$) en aire.

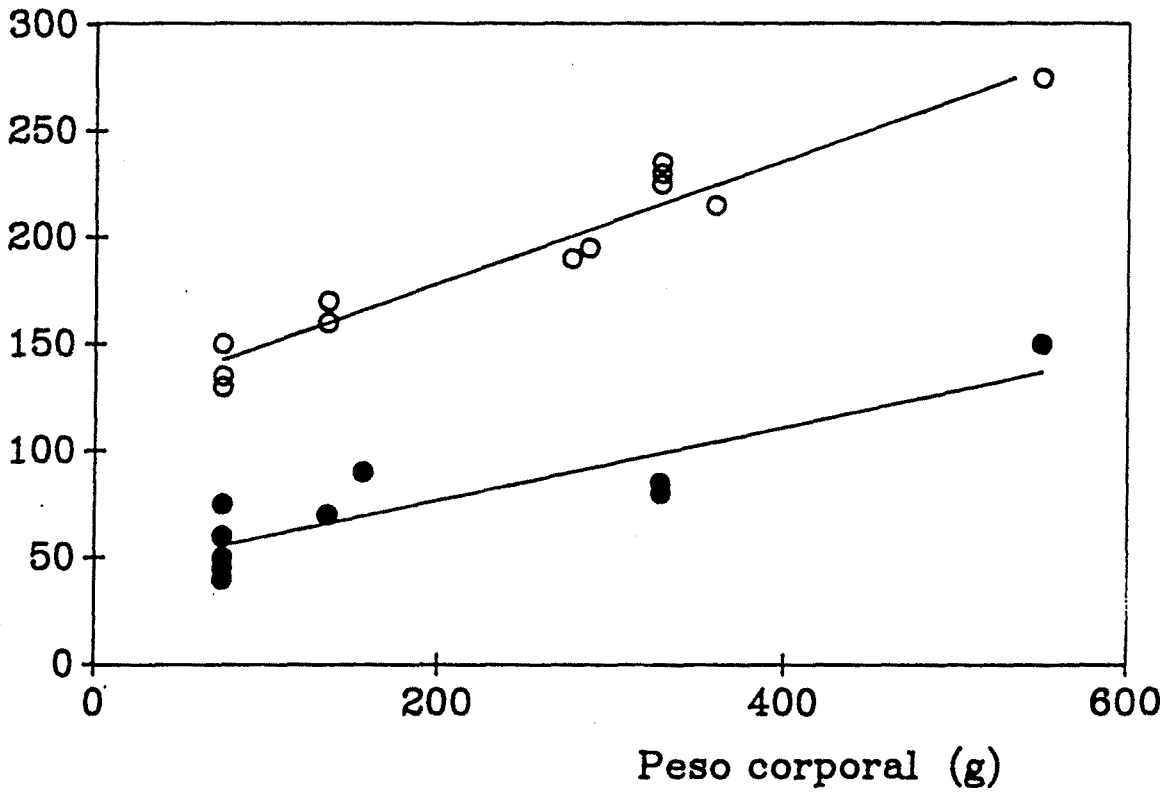


FIGURA 40: Líneas de regresión entre el incremento de temperatura (T) con respecto al tiempo, durante el calentamiento (- -) y el enfriamiento (—) en aire, para tres pesos distintos (a = 75 g; b = 328 g; c = 550 g).

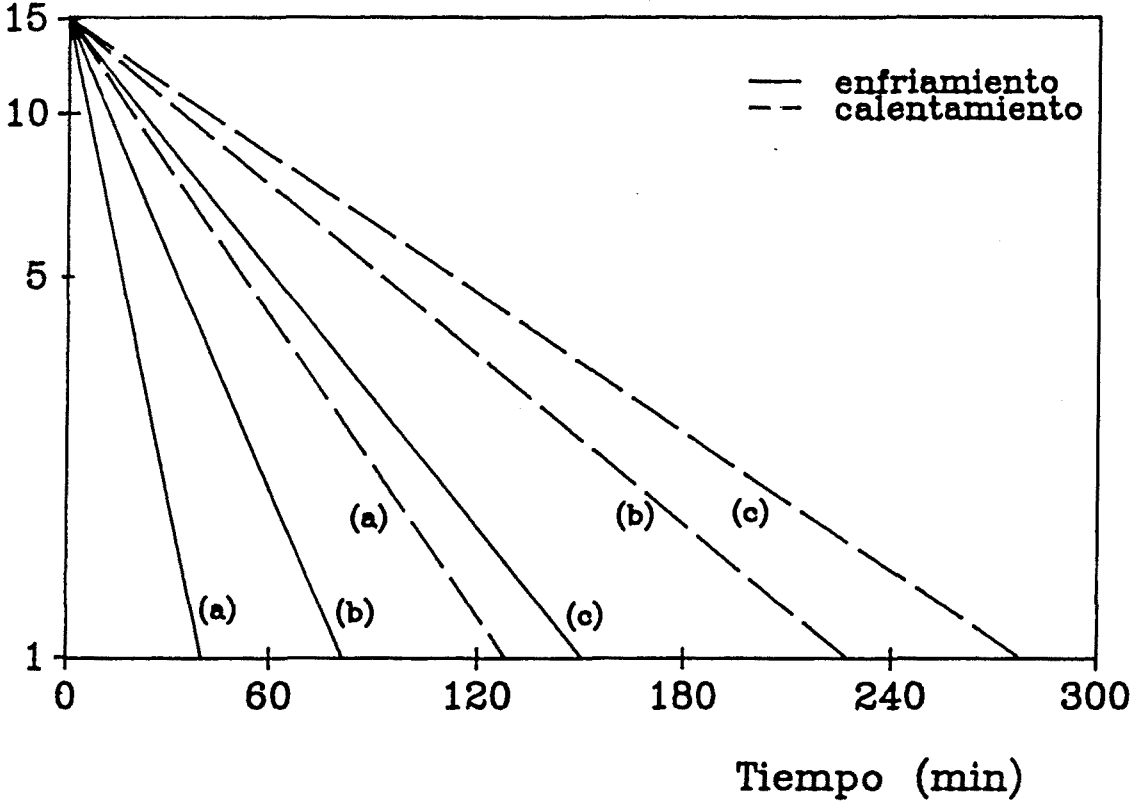
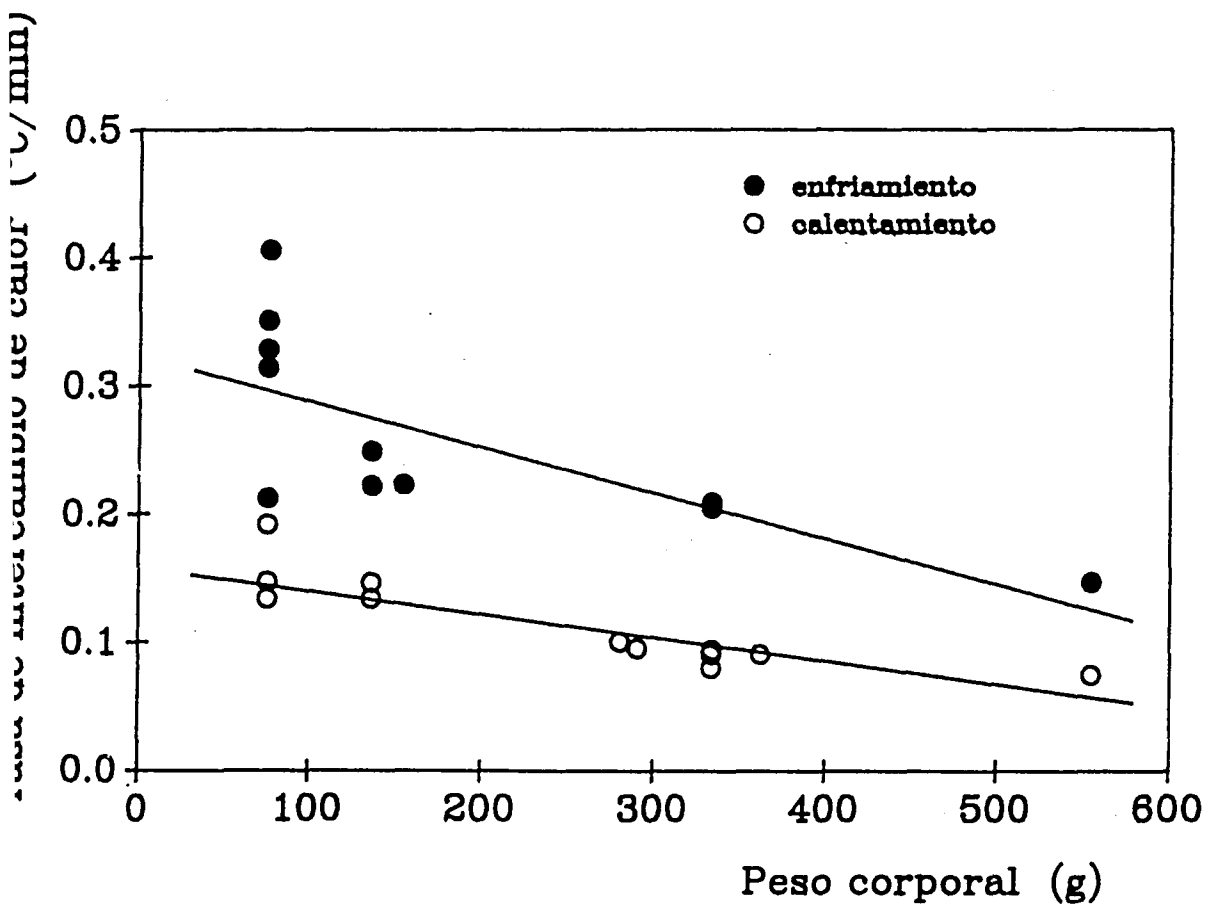


FIGURA 41: Relación entre tasa de calentamiento (●) y enfriamiento (○) (°C/min)

respecto al peso corporal en aire, medido a una temperatura de 7.5°C.



3.4.3. AJUSTES TERMICOS

El gradiente entre T_c y T_a de 1°C que se ha encontrado durante la fase de calentamiento en aire ($T_a = 30^\circ\text{C}$), mostrado en la Figura 38, es mucho más amplio en el caso de aclimatación del animal a temperaturas extremas ($T_a = 47^\circ\text{C}$) en que este gradiente llega a ser de hasta 6.4°C (Figuras 42 y 43 y Tabla 19).

En las Figuras 44 y 45 se muestran los ajustes de los datos experimentales utilizando funciones de 1^{er} y 2^o orden, para pesos distintos (75.5, 328.5 y 550.5 g). En la Figura 44 se presenta el calentamiento con un salto térmico de 15 a 30°C en aire, mientras que en la Figura 45 se representan las curvas de enfriamiento entre 30 y 15°C también en aire. En ambos casos se puede observar que la aplicación de una función de transferencia de 2^o orden supone una mejora en el ajuste de los datos experimentales, lo cual puede estar relacionado con la presencia de respuestas termorreguladoras de retroalimentación, en particular, en el caso estudiado, con modificaciones en la pérdida de calor por evaporación.

Estas gráficas reflejan también una dinámica distinta entre el enfriamiento y calentamiento posiblemente relacionado con respuestas vasculares o bien modificaciones del flujo térmico por evaporación.

TABLA 19: Gradiente entre temperatura ambiental (T_a) y temperatura corporal (T_c) y tiempo de exposición al calor. El número mínimo de animales empleados para cada experimento ha sido de 4.

T_a (°C)	Tiempo (horas)	Peso (g)	T_c (°C) inicial	T_c (°C) final	Gradiente T ($T_a - T_c$)
30	3.50	75	14.0	29.0	1.0
30	4.45	328	14.7	29.3	0.7
30	4.30	550	15.0	29.0	1.0
40	4.40	300	25.0	38.4	1.6
43	4.30	300	25.0	40.2	2.8
45	4.20	300	17.0	40.0	5.0
47	(*) 2.30	325	24.7	40.6	6.4

(*) a una exposición más larga no había supervivencia

FIGURA 42: Incremento del gradiente entre temperatura corporal (T_c) y temperatura ambiental (T_a) medido a temperaturas extremas ($T_a = 47^\circ\text{C}$) a un tiempo mínimo de 20 minutos y para unos pesos de (\blacktriangle): 328 g y (\bullet): 550 g.

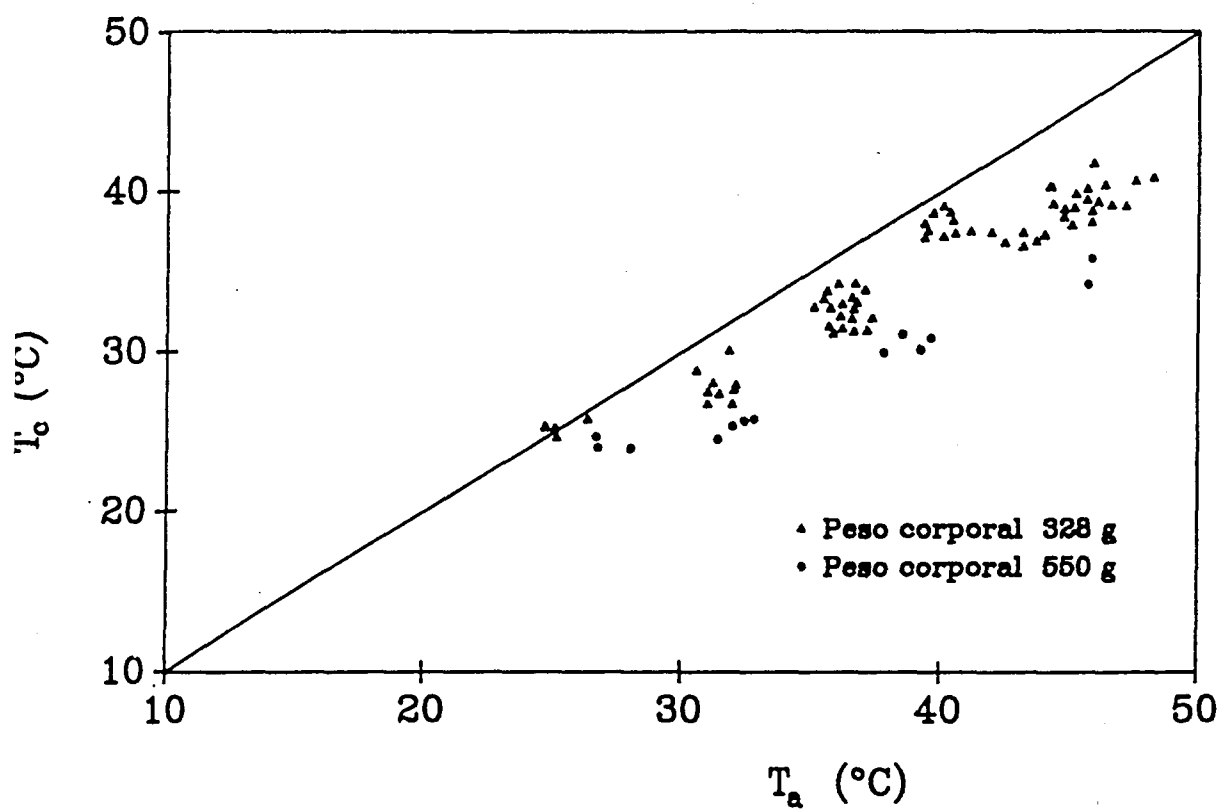


FIGURA 43: Relación entre la temperatura corporal (T_c) respecto al tiempo durante el calentamiento a temperaturas ambientales extremas ($T_a = 40$ y 43°C) en aire, para un peso medio de 330 g. Cada punto representa la media de tres animales.

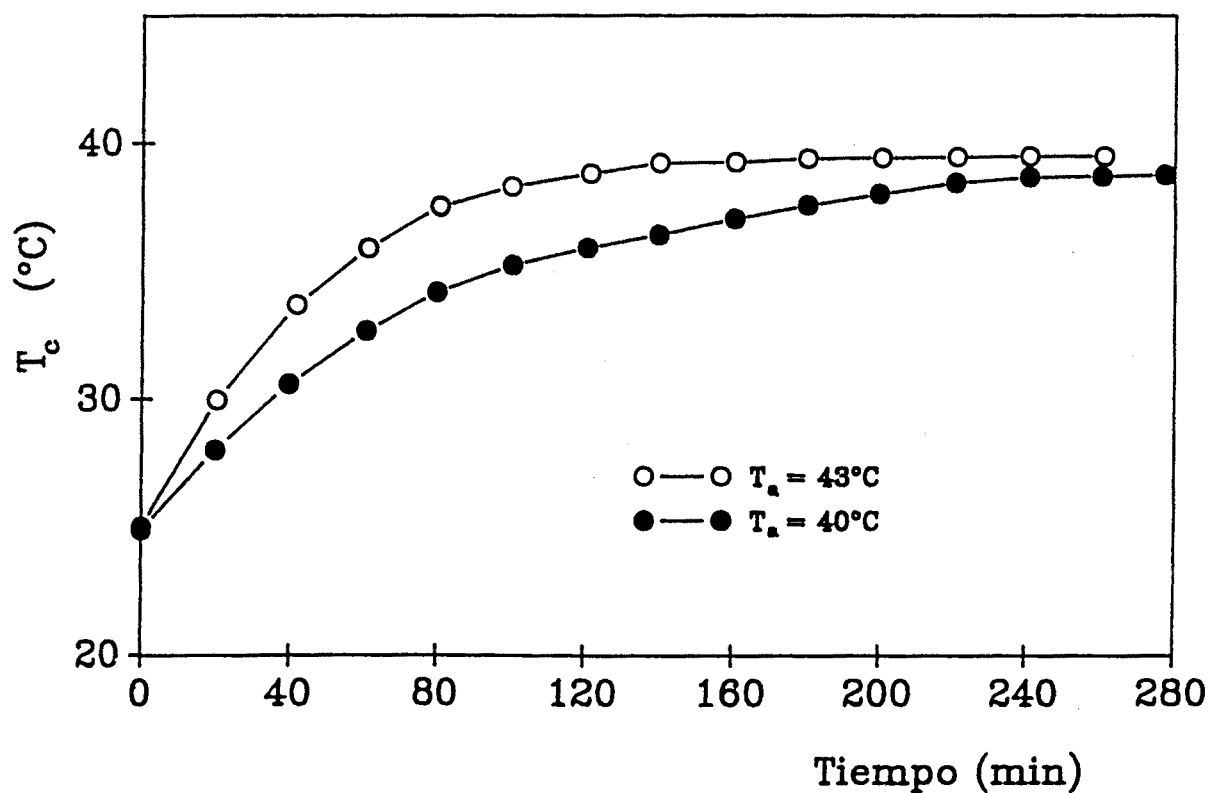


FIGURA 44: Funciones de transferencia de 1º y 2º orden entre T_c y tiempo, durante el calentamiento ($T_a = 30^\circ\text{C}$) en aire y para dos pesos distintos de 75.5 g y 328 g. El ajuste de las curvas ha sido realizado por el Dr. Pedro Caminal Masclans del Instituto de Cibernética de la Universidad Politécnica de Barcelona.

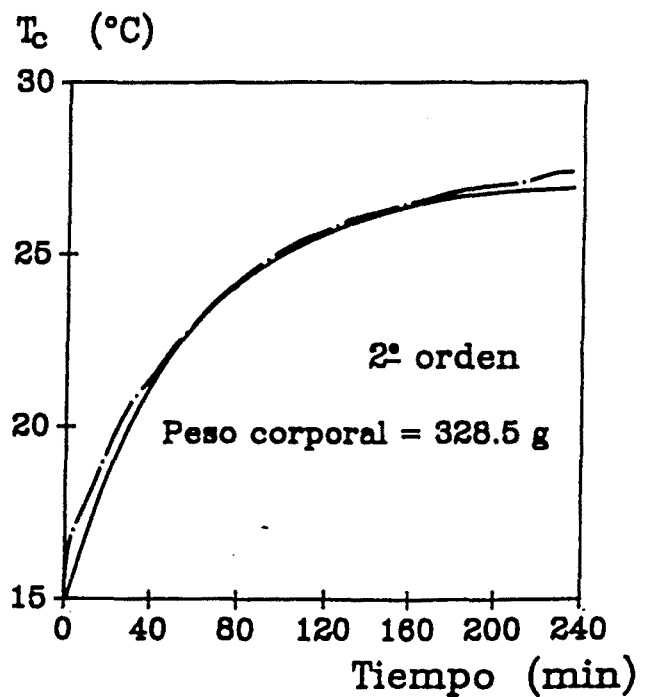
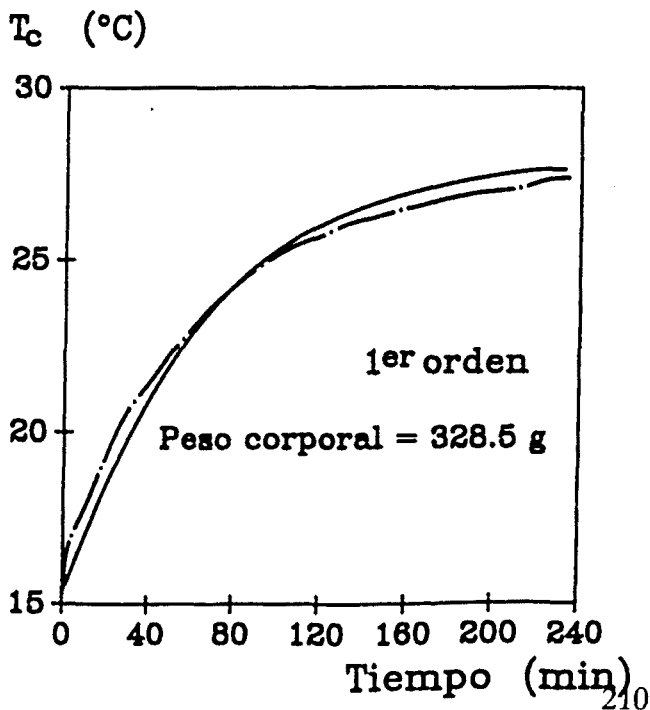
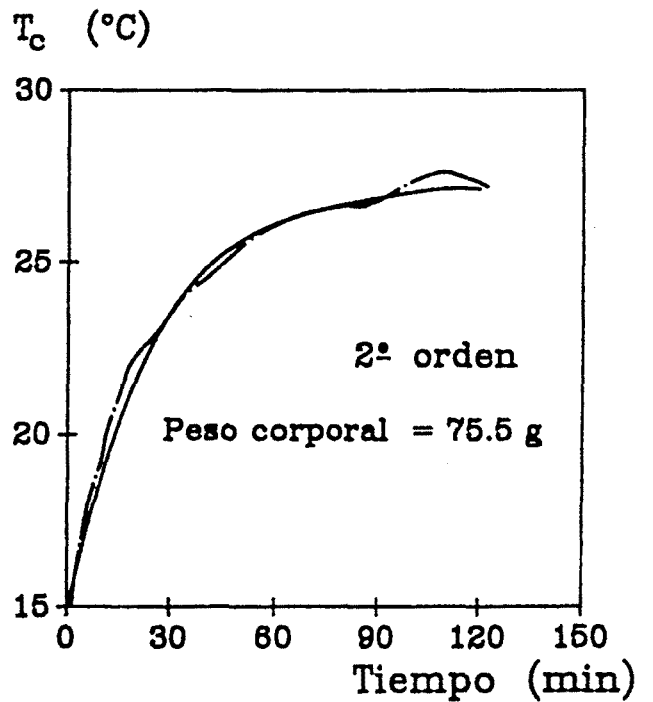
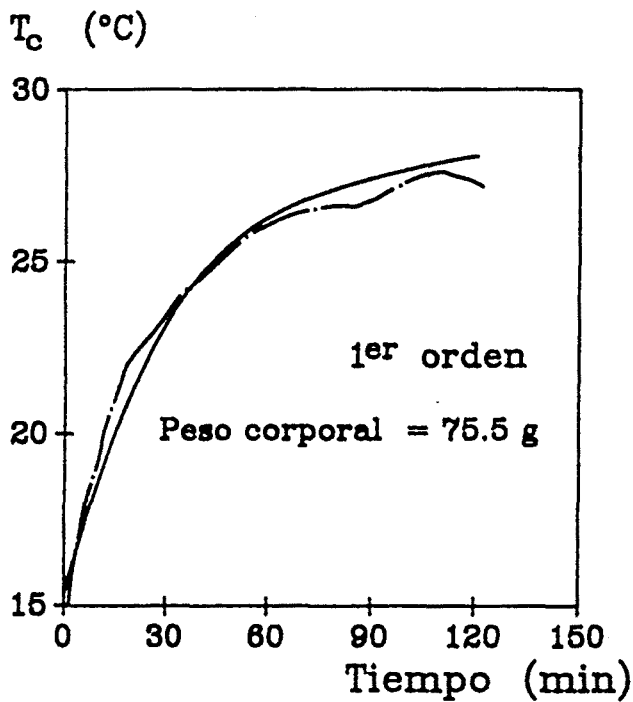
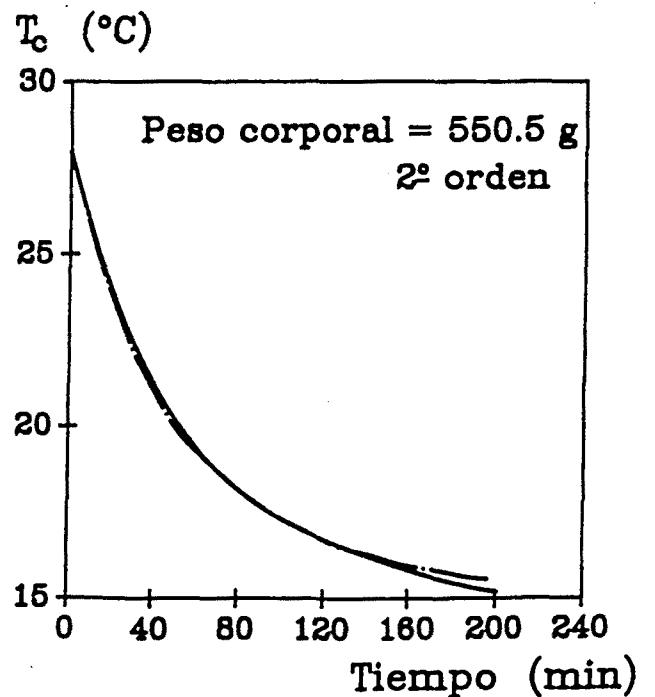
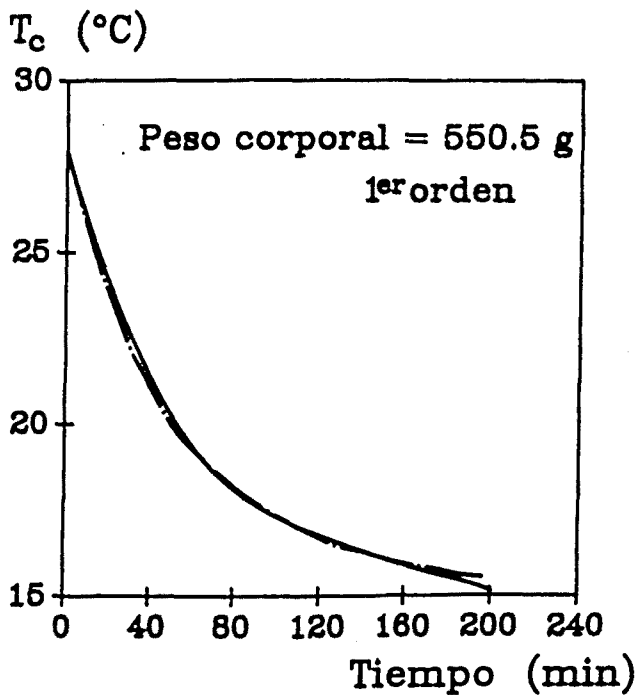
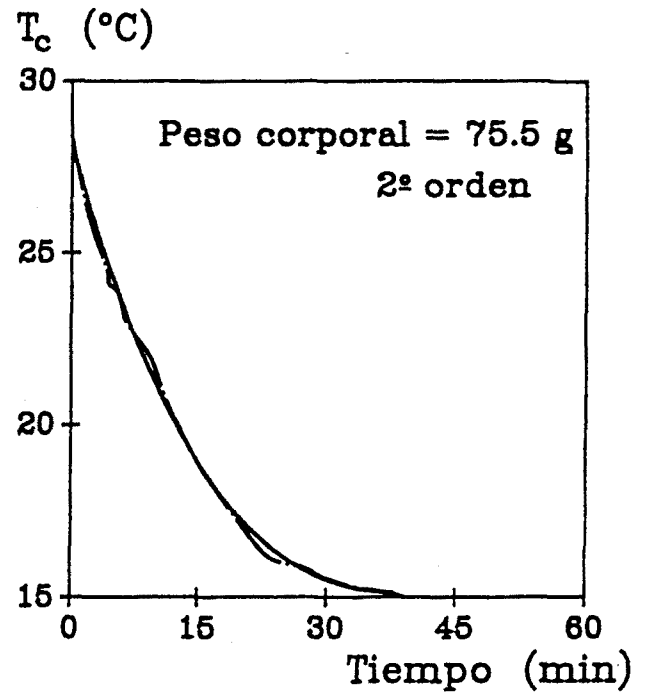
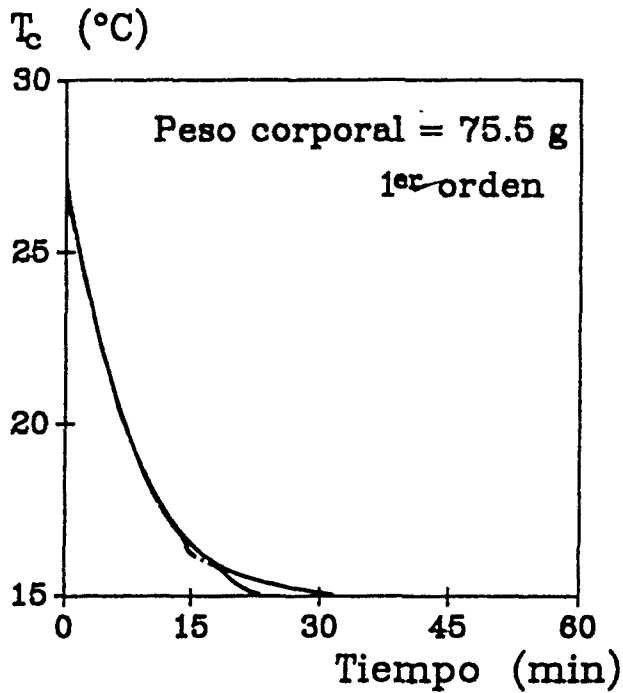


FIGURA 45: Funciones de transferencia de 1º y 2º orden entre T_c y tiempo durante el enfriamiento ($T_a = 15^\circ\text{C}$) y para pesos de 75.5 g y 550.5 g. El ajuste de las curvas ha sido realizado por el Dr. Pedro Caminal Masclans del Instituto de Cibernética de la Universidad Politécnica de Barcelona.



4. DISCUSSION

4.1. ADAPTABILIDAD PULMONAR (COMPLIANCIA)

4.1.1. DIAGRAMA VOLUMEN-PRESION

Perry y Duncker (1978, 1980) y Perry (1983) han descrito la arquitectura general de las pulmones de reptiles, agrupando las especies de acuerdo a los tipos de pulmones unicamerales (cámaras simples) y multicamerales (cámaras múltiples). Los pulmones paucicamerales (algunas cámaras) representan un estado intermedio entre los dos tipos anteriores (Duncker, 1977b). Dentro de cada grupo se han observado diferentes grados de partición.

Estos distintos tipos de estructura pulmonar da como resultado el que pulmones densamente divididos o regiones pulmonares con un relativamente amplio aumento de tejido mioelástico, presenten una compliancia baja.

El grado de división puede diferir en los pulmones de diferentes especies. En general, el parénquima faviforme en los pulmones uni- y paucicamerales, se encuentra en la parte terminal, ya que en éstos la entrada de los bronquios es caudal. En los pulmones multicamerales este tipo de parénquima está cerca de los bronquios intrapulmonares, mientras que en las regiones caudales y alguna vez en las regiones ventrales, hay pocas divisiones. Esta estructura, de forma general, puede dar una alta compliancia en pulmones unicamerales, intermedia en paucicamerales y multicamerales, y baja en los pulmones broncoalveolares de mamíferos.

Comparando algunos parámetros de mecánica ventilatoria de distintas especies de vertebrados incluyendo el hombre, se puede observar que las curvas de compliancia total (C_T) reflejan muy claramente las características de la pared corporal, lo que es muy evidente en las tortugas (Stinner, 1982; Vitalis y Milsom, 1986). La C_T de *Mauremys* es pequeña con respecto a los valores aportados para anfibios o reptiles con pulmones uni- o paucicamerales, pero es ligeramente mayor que la de otros reptiles con pulmones similares (multicamerales) y sobre todo es mucho más alta que algunos valores aportados para mamíferos. Es de interés hacer notar que en aves, en contraste a los mamíferos, y debido a la presencia de sacos aéreos pulmonares, se ha encontrado una estructura más adaptable, aunque presenten un aspecto de apariencia más simple.

Sin embargo, en términos de mecánica pulmonar, se ha observado una compliancia similar a la de reptiles.

El efecto del tamaño corporal en las propiedades de mecánica pulmonar de *M. caspica* (Figura 16) no es consistente con la compleja relación observada en mamíferos (Mead et al. 1957). En *Mauremys* la razón C_T/P_c decrece sustancialmente con un incremento del tamaño corporal, pudiendo representar una ventaja para estos animales ya que el tiempo constante de llenado y vaciado del sistema respiratorio tenderá a disminuir (pulmones largos pueden requerir menos tiempo para vaciarse). Esta relación es similar a la encontrada por Lutcavage et al. (1989) en la tortuga marina *Caretta caretta*.

La variabilidad de la compliancia en reptiles es debida, de acuerdo a Perry y Duncker (1978) a diferencias en el diseño de los pulmones de los diferentes grupos, de manera que pueden observarse altas compliancias en especies con pulmones simples, pocas particiones pulmonares y con sacos ventrales y caudales largos, como se da en el caso de *Chamaleon*, *Gekko* y *Varanus*. Por el contrario se han encontrado compliancias bajas en pulmones más complejos.

Las diferencias encontradas en la compliancia entre especies con pulmones de tipo similar, puede ser consecuencia en gran manera de la naturaleza de la pared corporal que presenten. Tal como hemos dicho anteriormente, en reptiles, los pulmones unicamerales presentan una compliancia más alta que los multicamerales, pero dentro de ellos, *Varanus* presenta unos valores más altos de compliancia comparados con otras especies de quelonios, lo cual puede reflejar la influencia de la pared corporal sobre la mecánica pulmonar. Según esto, se puede considerar que las tortugas presentan un sistema respiratorio relativamente rígido, con una compliancia que puede ser de dos a cinco veces menor que en reptiles no quelonios. Esta alta rigidez es debido principalmente al caparazón, ya que las costillas están unidas a él, generando una cierta inmovilidad de la cavidad torácica, que puede variar el volumen pulmonar sólo por el movimiento de la cabeza y extremidades. En contraste, otros reptiles no quelonios, presentan costillas articuladas y el volumen de la cavidad torácica puede variar según el estado de inflación pulmonar.

La especie usada en este estudio, presenta valores de C_T semejantes a los de otras

tortugas como *Pseudemys scripta* o *Caretta caretta*, pero más bajos que otras especies de reptiles no quelonios como *Varanus*.

Según hemos descrito ya, los valores de histéresis dan un índice de la septación pulmonar. Perry y Duncker (1978) sugieren que la morfología general pulmonar puede reflejarse por la histéresis de los pulmones, independientemente de la compliancia. Un pequeño índice de histéresis sugiere unos pulmones morfológicamente más complejos. Sin embargo, el progresivo incremento encontrado del índice de histéresis en *M. caspica* con respecto al peso corporal (Tabla 3) puede indicar un incremento de la septación con el desarrollo.

La histéresis se ha asociado también, con la presencia de surfactante pulmonar (Mead et al, 1957), estudiándose esta relación en los pulmones de algunos mamíferos (Mead et al. 1957) y otros vertebrados incluyendo anfibios (Hitchcock y Parsons, 1977; Pattle, 1976; Pattle et al. 1977), y reptiles (Perry y Duncker, 1978). La posible existencia y propiedades del componente surfactante en *Mauremys* permanece desconocida.

4.1.2. VOLUMENES PULMONARES

Se ha medido el volumen pulmonar inspiratorio (V_L), máximo (V_{Lm}), de reserva espiratorio (V_{Lr}) y corporal (V_c), (Tabla 4), estandarizándolos al peso corporal. En la Figura 18 puede observarse que V_{Lm}/P_c y V_L/P_c no disminuyen de forma significativa frente al tamaño corporal.

Se ha encontrado que el volumen absoluto pulmonar y volumen corporal es proporcional al peso corporal (Tabla 4), según las relaciones alométricas:

$$V_{Lm} = 1.15 \times P_c^{0.88}$$

$$V_L = 1.05 \times P_c^{0.74}$$

$$V_{Lr} = 1.015 \times P_c^{0.74}$$

$$V_c = 0.945 \times P_c^{1.04}$$

Tenney y Tenney (1970) propusieron que en reptiles el volumen pulmonar máximo se incrementaba más en relación a la tasa metabólica que respecto al peso corporal

($V_{Lm} = P_c^{0.75}$). En contraste, Perry y Duncker (1978) daba una relación alométrica para *Pseudemys scripta* de acuerdo a la ecuación: $V_{Lm} = 0.019 \times P_c^{1.38}$.

Diferentes autores han relacionado el volumen pulmonar con la habilidad de las tortugas para la flotación. Jackson (1969,1971) recalca la importancia que tenía la densidad del caparazón en la regulación de la flotación en *P. scripta*: en especímenes jóvenes (0.4-0.6 Kg), el caparazón viene a ser el 75 % del peso del animal, en el agua y el volumen pulmonar se ajusta activamente para compensar las alteraciones experimentales de la gravedad. Sin embargo, en la tortuga *C.caretta*, en la cual el caparazón es pequeño, se ha encontrado que el volumen pulmonar necesario para mantener el punto de flotación neutra en el agua, es menor que en *P. scripta* o *Chrysemys picta*, dentro del mismo rango de pesos (Milsom, 1975).

El que en *Mauremys* se hayan encontrado volúmenes pulmonares altos, atendiendo a lo descrito en otras especies de tortugas, puede indicar una gran capacidad de flotación, lo cual puede sugerirse también por observaciones directas realizados en su propio medio natural.

Si tenemos en cuenta los mecanismos ventilatorios en la termorregulación de esta especie y basándonos en datos experimentales obtenidos y descritos en otro apartado de esta tesis, presenta un marcado incremento en el volumen corriente y espacio muerto fisiológico a altas temperaturas. Tenney y Tenney (1970), expuso que los pulmones de reptiles están lejos de ser estructuralmente órganos homogéneos y que de forma característica presentan regiones dispersas y poco compartimentalizadas, teniendo a la vez, una apariencia superficial similar al tejido pulmonar de los mamíferos. En algunos aspectos, la apariencia general de los pulmones de reptiles se parece al sistema de sacos aéreos pulmonares de aves. La opinión generalizada es que para aumentar la superficie ventilatoria, los reptiles rellenan los espacios huecos disponibles de su cuerpo con nuevas unidades pulmonares.

En el presente estudio, se han calculado los valores de V_{Lr} (Tabla 4) a partir de la diferencia entre volumen pulmonar medido por pletismografía y V_T . Esta medición del V_{Lr} puede dar valores más altos que los calculados a partir de los volúmenes pulmonares en equilibrio con la atmósfera (con la glotis abierta).

Los valores de V_L determinados por pletismografía, con el animal manteniendo la

glotis cerrada se consideran como el volumen final de la inspiración (Gans y Hughes, 1967). Esta puede ser la causa de su sobrestimación con respecto a los valores obtenidos en un sistema en equilibrio con la atmósfera o bien, al final de la espiración, lo cual afecta los valores de V_{Lr} . Los valores relativamente pequeños de V_T , podrían ser la consecuencia de las pequeñas diferencias halladas entre V_L y V_{Lr} .

Comparando los datos obtenidos por Wood et al. (1977), que determinan un valor de $V_{Lr} = 8.8$ ml/100g en *Varanus exanthematicus* calculados al final del volumen espirado, con los observados en la misma especie por Perry y Duncker (1978) pero calculados en equilibrio con la atmósfera ($V_L = 16.0$ ml/100 g), se demuestra la gran variación en las referencias sobre volúmenes pulmonares que pueden producirse por el uso de diferentes métodos experimentales.

En relación a V_{Lm} , la relación alométrica dada para reptiles por Tenney y Tenney (1970), puede indicar que animales con pequeño tamaño corporal tienden a presentar una razón de V_{Lm}/P_c alta, aunque Perry (1978) señala que ésta puede no ser necesariamente la misma para todas las especies, en *Mauremys* si hemos observado esta tendencia general expuesta por Tenney y Tenney. Así, para $P_c = 100$ g hemos encontrado un de $V_{Lm} = 628$ ml/Kg, mientras que en especies de mayor tamaño ($P_c = 330$ g) hemos medido un $V_{Lm} = 487$ ml/Kg.

4.1.3. TRABAJO VENTILATORIO PULMONAR

El trabajo necesario para ventilar la superficie respiratoria puede analizarse en términos de trabajo minuto (w) o como la fuerza requerida para mantener un nivel de ventilación dada, manteniendo una relación inversa con la compliancia (Figura 16). Grandes volúmenes pulmonares y altas compliancias pueden representar valores selectivos, así como también dar como resultado un bajo trabajo elástico de ventilación por unidad de aire inspirado.

Por otra parte, valores bajos de la razón entre trabajo y volumen ventilatorio (w/\dot{V}_E) puede indicar la habilidad para mantener ciertos niveles de actividad aeróbica con relativamente pequeño trabajo. Perry y Duncker (1978), obtuvieron valores medios de w/\dot{V}_E en reptiles aproximadamente 0.1 g · cm/ml, sin embargo en mamíferos se han dado

valores más altos de alrededor de 1 g·cm/ml, probablemente debido a la morfología de su musculatura ventilatoria incluyendo el diafragma. Los valores medios medidos en *Mauremys* son de 0.19 g·cm/ml, frente a los 0.049 g·cm/ml obtenidos por Jackson (1971) en *Pseudemys*. Esta diferencia puede indicar altos requerimientos energéticos en orden a mantener un nivel de actividad aeróbica similar con una ventilación efectiva, a la vez que una gran frecuencia ventilatoria y consecuentemente, un patrón ventilatorio (f/V_T) también mucho más alto. Las diferencias halladas en la relación trabajo/volumen minuto entre distintas especies de reptiles pueden estar relacionadas con la diversa estructura pulmonar, las características de la superficie de intercambio de gases, la capacidad de consumo de oxígeno (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) y el trabajo elástico ventilatorio, así como con la compliancia. Todos estos factores cuentan para el mantenimiento de un patrón ventilatorio dado. Perry y Duncker (1978) encontraron para *Pseudemys* valores de $f/V_T = 1.1$ (bat·ml⁻¹·min⁻¹) x 100 g, mientras que para otros reptiles el rango estaba entre 1.2 para *Varanus* a 40.0 en *Lacerta*. Altos valores del cociente f/V_T puede indicar una baja compliancia, de acuerdo a la correlación negativa descrita por los mismos autores entre ambos factores. En *Mauremys*, se ha encontrado una razón $f/V_T = 5.8$ (bat·ml⁻¹·min⁻¹) x 100 g, lo cual está dentro del rango dado para reptiles.

En las especies que tienen pulmones con dilataciones desarrolladas, el trabajo elástico ventilatorio puede mantenerse a bajo nivel, con altas frecuencias ventilatorias, evitando así un incremento en V_T . En muchas especies, esto puede ser una limitación para aumentar la frecuencia ventilatoria, como respuesta a un incremento en los requerimientos de oxígeno. Desafortunadamente un aumento de V_T es costoso desde un punto de vista energético, ya que ello genera un incremento exponencial del trabajo ventilatorio de acuerdo a la ecuación:

$$w = \frac{f}{2C} \times V_T^2$$

sin embargo, si la compliancia es alta debido a la presencia de dilataciones membranosas, pueden compensarse los altos valores de V_T evitando que se incremente el trabajo ventilatorio minuto, tal como ha sido descrito en *Varanus exanthematicus* por Wood et al. (1977). Esta circunstancia podría explicar la razón de que estos lagartos

presenten una alta actividad aeróbica tal como describió Bennet (1973).

En el presente estudio, se han encontrado unos valores medios para V_T en *Mauremys*, que son de una a dos veces menores que los dados para otras especies con similar arquitectura pulmonar. Por otra parte, la frecuencia ventilatoria también presenta niveles relativamente altos en comparación a otras especies. Ambos parámetros, relacionados a partir del cociente f/V_T , dan un patrón ventilatorio mucho mayor de los niveles esperados para un animal con pulmones multicamerales. Sin embargo la compliancia está dentro del rango normal para reptiles. Ello implica una reducción del coste ventilatorio para un nivel dado de ventilación.

4.2. VENTILACION EN REGIMEN ESTABLE

4.2.1. DIAGRAMA O₂-CO₂ Y TEMPERATURA

4.2.1.1. P_{ACO₂}-P_{AO₂}

Los análisis realizados durante la ventilación espontánea en *M.caspica* y representados sobre el diagrama CO₂-O₂, corresponden a los periodos de apnea que caracterizan el patrón de ventilación discontinua de tortugas.

Los efectos de la temperatura sobre este diagrama vienen reflejados por un aumento de la P_{ACO₂} y una disminución de la P_{AO₂} asemejándose a los patrones dados para otros reptiles (Reeves, 1977; Jackson, 1971, 1976) y que ayudan a mantener constante la relación [OH⁻]/[H⁺] frente a las variaciones de temperatura (Glass et al., 1979).

La subida progresiva en los valores de P_{ACO₂} para cada temperatura es el resultado de la relación inversa entre \dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2} y temperatura. Los puntos de la derecha se han obtenido inmediatamente después de un ciclo ventilatorio, mientras que los de la izquierda son de progresivos periodos de apnea. Estos cambios tendrían que reflejarse en los valores de CO₂ arterial y pH.

En la Figura 20 se puede observar la expansión del rango de valores de P_{AO₂} de 5 a 25°C para apneas voluntarias. El que se encuentren unos valores iniciales elevados

de P_{AO_2} para las fases de apnea a bajas temperaturas, daría lugar a que, durante el enfriamiento, las tortugas tuvieran un mayor margen para prolongar las apneas dando un amplio rango de valores de P_{AO_2} . Sin embargo, los resultados muestran que en animales enfriados a bajas temperaturas, finalizan sus apneas a relativamente altos valores de P_{AO_2} y bajas P_{ACO_2} , no usando por tanto su capacidad potencial para expandir el rango de valores de P_{AO_2} durante los periodos voluntarios de apnea a bajas temperaturas.

Una posible explicación estaría en el hecho de que existen respuestas compensatorias durante las fases ventilatorias, en que las R son menores a las temperaturas inferiores y esto condiciona la duración de los periodos de apnea, que finalizan cuando las P_{O_2} son altas a temperaturas corporales bajas aún, lo que indicaría que el P_{O_2} no sería el estimulante para iniciar el siguiente ciclo ventilatorio, de manera que puede producirse una respuesta ventilatoria a una hipercapnia aún con valores altos de P_{O_2} y a distintas temperaturas corporales (Jackson, 1973; Kinney et al. 1977). A 35 y 40°C, el rango de valores de P_{O_2} es mucho menor que a temperaturas inferiores, terminando los intervalos de apnea a P_{O_2} más altos que a temperaturas bajas. Por contra, los valores iniciales de P_{O_2} son inferiores. Por lo tanto esto indicaría dos cosas: 1. Acortamiento de los periodos de apnea; 2. Alto consumo de O_2 en los estadios iniciales de los periodos de apnea como consecuencia de las altas temperaturas corporales provocando una mayor disminución de P_{O_2} en estos períodos con respecto a temperaturas inferiores.

Sin embargo a 40°C el rango de valores de P_{O_2} se amplía con respecto a 35°C, debido a la mayor dispersión de datos.

4.2.1.2. Tasa de intercambio respiratorio instantáneo (R_i)

El diagrama P_{CO_2} - P_{O_2} , nos da los puntos experimentales correspondientes a los gases pulmonares en apnea, tal como hemos observado en el apartado anterior. Sobre éste se han dibujado las líneas correspondientes a las tasas de intercambio gaseoso pulmonar (líneas R), que están relacionadas directamente con la pendiente de la recta que une el gas inspirado con el gas alveolar. Podemos calcular también la tasa de intercambio

gaseoso instantáneo (R_i). Este valor se calcula a partir de una regresión logarítmica continua que representa la composición de gas pulmonar en el diagrama O_2 - CO_2 , ofreciendo la oportunidad de conocer en cada punto el valor del cociente respiratorio (sangre-pulmón), durante los periodos de apnea.

Esta R_i depende en parte del valor de la pendiente de las curvas de apnea para cada punto del diagrama P_{CO_2} - P_{O_2} , de manera que cuanto mayor sea esta pendiente, mayor será R_i .

Según los valores hallados, podemos deducir que hay una pendiente pronunciada al principio de cada periodo de apnea y que va disminuyendo al decrecer los valores absolutos de la P_{O_2} , para cada temperatura. Estos datos concuerdan con los hallados por Otis et al. (1948) en el hombre y Ackerman y White (1979) en *Pseudemys scripta*.

4.2.1.3. Ventilación alveolar relativa (\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2}) y P_{ACO_2}

Si observamos los valores de P_{ACO_2} con respecto a la temperatura corporal, vemos que hay un incremento progresivo desde 5 a 35°C disminuyendo para 40°C. Estos cambios estarían basados en el control de la ventilación que ejercen los ectotermos en respiración aérea frente a cambios de temperatura corporales.

Así, se ha observado que en muchas especies los valores de P_{ACO_2} se incrementan con la temperatura corporal, tal como ocurre en *Rana catesbiana* (Howell et al. 1970; Reeves, 1972), en *Pseudemys scripta* (Robin, 1962; Jackson, 1973; Jackson et al. 1974; Jackson y Kagen, 1976; White y Somero, 1982) y en otras tortugas (Lenfant et al. 1970; Wood et al. 1977; Jackson, 1978; Burggren y Shelton, 1979; Glass et al. 1985; Funk y Milsom, 1987).

Conociendo estos valores, se puede calcular la ventilación alveolar relativa (\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2}) a partir de la ecuación:

$$\dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} = RT/P_{ACO_2}$$

de manera que cambios en la P_{ACO_2} implican cambios en la ventilación relativa.

Según sugerencia de Rahn (comunicación personal) teniendo los valores de P_{AO_2} - P_{ACO_2} puede calcularse \dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} a partir del punto de intersección de las líneas R_E con

las curvas de apnea en el diagrama O₂-CO₂ a diferentes temperaturas, aunque este cálculo sólo es aproximado.

El cálculo de la ventilación relativa requiere el conocimiento preciso del valor de la P_{ACO₂} alveolar a lo largo de sucesivos ciclos ventilatorios. Esta determinación es teóricamente imposible, por lo que la utilización del punto de intersección de las líneas de apnea con las líneas R representa a nuestro juicio la mejor aproximación o estimación posible.

Se ha encontrado que \dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} disminuye de 5 a 35°C y se incrementa a 40°C. Este descenso observado hasta los 35°C sería consistente con el incremento de P_{CO₂} y estaría de acuerdo con el patrón descrito para algunos vertebrados ectotérmicos, entre ellos *P. scripta* (Jackson, 1971), *P. floridana* (White y Kinney, 1973) y *Varanus exanthematicus* (Wood et al. 1977), para mantener constante el cociente [OH⁻]/[H⁺] para sangre arterial (Rahn et al. 1973; Kinney y White, 1977). Así, la regulación activa del pH durante cambios de temperatura está generalmente mediada por ajustes de la ventilación alveolar relativa. Según Glass et al. (1979) este modelo es válido para tortugas acuáticas como *P. scripta* con temperaturas entre 10 y 35°C, pero no entre 5 y 15°C en *T. ornata* en que aumenta la ventilación alveolar relativa.

El incremento de \dot{V}_A/\dot{V}_{CO_2} a 40°C en relación a temperaturas inferiores, corresponde a la respuesta hipertérmica que ha inducido a la disminución de P_{ACO₂} a esta temperatura corporal. (Otis et al. 1948; Dejours, 1975; Sturbaum y Riedesel, 1974), encontraron también diferentes respuestas termorreguladoras, y respiratorias, incluida la producción excesiva de saliva en *Terrapene ornata* sometida a temperaturas superiores a los 35°C.

La P_{CO₂} alveolar es semejante a la P_{CO₂} arterial de manera que según la ecuación de Henderson-Hasselbach:

$$\text{pH} = \text{pK}' + \log \frac{[\text{HCO}_3^-]}{\alpha \text{P}_{\text{CO}_2}}$$

al incrementarse la P_{CO₂} daría lugar a una disminución del pH. Se ha descrito en *P. scripta* y en *Iguana iguana* (Jackson, 1971; Giordano y Jackson, 1973; Kinney et al.

1977) que los cambios en el pH con respecto a la temperatura están controlados por ajustes en el equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}).

Paralelamente al incremento de P_{ACO_2} , se observa un decrecimiento de los valores de P_{AO_2} entre 15-35°C, lo que se corresponde con una disminución de la relación \dot{V}_A/\dot{V}_{O_2} y da como resultado la reducción de los depósitos de O_2 pulmonar al inicio de la apnea al aumentar la temperatura corporal.

No ocurre así para 40°C en que al producirse una hiperventilación hay un incremento de \dot{V}_A/\dot{V}_{O_2} y en consecuencia un aumento en la P_{AO_2} .

4.2.2. DISTINTOS PARAMETROS VENTILATORIOS CON RESPECTO A VARIACIONES DE TEMPERATURA

4.2.2.1. Frecuencias

Según hemos comprobado, el patrón ventilatorio de la tortuga *Mauremys caspica* es de tipo intermitente y se asemeja al de otras especies de reptiles, adaptándose a las necesidades fisiológicas y a las demandas de intercambio respiratorio que acompañan a su modo de vida. La fase ventilatoria consiste en un ciclo ventilatorio de más o menos duración dependiendo de la temperatura corporal, separados por periodos de apnea más largos cuanto menor es la temperatura corporal (puede ir de pocos minutos a 35°C hasta 1 hora aproximadamente a 5°C). Algo parecido encuentran Belkin, 1964; Burggren, 1975; Burggren (1978), en *P. scripta* y *T. graeca*. Según otros autores (Boyer, 1963; Frankel et al. 1969; Jackson et al. 1974; Kinney et al. 1977), no está claro que este patrón se ajuste a las demandas para realizar el intercambio de gases a distintos niveles metabólicos. Según estos, las respuestas ventilatorias de las tortugas están estrechamente ligadas a los niveles de CO_2 en sangre.

El aumento de la frecuencia viene acompañado por fases ventilatorias más largas y tiempos de apnea más cortos, con un período o ciclo ventilatorio total también más corto, llegándose al extremo de que a 40°C hay una ventilación casi continua con una práctica desaparición de los períodos de apnea, lo que provoca una disminución de los valores medios de P_{ACO_2} ($p < 0.05$) frente a temperaturas corporales inferiores.

No se han encontrado diferencias significativas entre el número de inspiraciones por periodo o ciclo ventilatorio en relación a la temperatura, aunque si se observa una mayor duración de la fase ventilatoria.

Según Gatten, 1974 y Kinney et al. 1977, las alteraciones de la frecuencia se realizan más por reajustes de los tiempos de apnea que por alteración del número de batidos asociados con la fase ventilatoria del patrón respiratorio.

White y Kinney, 1976, propusieron que un aumento en el metabolismo con respecto a la T_e , implicaba un aumento de la frecuencia de la contracción de los pulmones durante la apnea (con la glotis cerrada). Estas contracciones se producirían bajo control colinérgico dando diferencias de presión dentro de los pulmones. Esto, indudablemente causa flujos de gas intrapulmonares y un aumento del intercambio de gas por influencia de la estratificación.

Todas estas variaciones en el patrón ventilatorio de las tortugas, podrían asociarse a las que sufren los valores de P_{ACO_2} y P_{AO_2} a lo largo de un ciclo de apnea, disminuyendo progresivamente la P_{O_2} a medida que aumenta la P_{CO_2} .

4.2.2.2. Ventilación minuto (\dot{V}_E), ventilación corriente (V_T) y volumen del espacio muerto fisiológico (V_D)

Con el incremento de la temperatura se observa tal como, hemos citado anteriormente, un aumento de la frecuencia ventilatoria y asociado a esto, una reducción del tiempo de duración de los periodos de apnea y además un incremento observado en el volumen corriente (V_T) dando como resultado el del volumen minuto (\dot{V}_E). Así lo confirman trabajos de diversos autores entre ellos Kinney et al.(1977); Wood et al.(1977); Glass et al. (1979); Burggren y Shelton (1979); Glass et al.(1985); Funk y Milsom (1987); Wasser y Jackson (1988). Jackson et al. (1974) por el contrario no observó ningún incremento de \dot{V}_E asociado con la temperatura en *P. scripta*.

Stinner (1982) afirma que el incremento de la ventilación es una respuesta frente al aumento de temperatura que se observa de forma habitual en los reptiles. Este incremento generalmente es el resultado de un aumento de la frecuencia ventilatoria mientras que V_T suele permanecer relativamente constante. Según Gatten (1974) y

Kinney et al. (1977), la dependencia entre f , V_T y \dot{V}_E es mucho mayor en situaciones extremas como por ejemplo el caso en que el animal se acerque a su temperatura crítica.

Así vemos que en *M. caspica*, \dot{V}_E casi se triplica para cada 10°C de incremento de temperatura (exceptuando a 35°C), mientras la frecuencia se incrementa de 1.5 a 2 veces, igual que V_T . Jackson y Kagen (1976) dan unos valores de V_T para 20 y 30°C de 18 y 11 ml/Kg respectivamente y de frecuencia 1.6 y 1.9 cicl/min. Los valores hallados por nosotros a 25°C para V_T son de 6.95 ml/Kg mientras que la frecuencia también a 25°C es de 3.54 bat/min.

Jackson (1971) encuentra que la ventilación media en *Pseudemys scripta* cambia poco entre un rango de temperaturas de 10 a 35°C, mientras que en *Terrapene ornata*, \dot{V}_E aumenta 17 veces con sólo 10°C de incremento entre 5-35°C.

También Kinney et al. (1977) señalan un incremento exponencial de la ventilación con respecto a la temperatura en *P.scripta floridana* aunque este incremento entre 5 y 15°C no es superior a 2 veces su valor inicial. Así mismo Crawford y Kempe (1971) encontraron en *Sauromalus obesus* una relación directa entre T_c y \dot{V}_E de 26 a 40°C, lo cual dependía esencialmente de la f .

Si comparamos los valores de \dot{V}_E y \dot{V}_A se puede observar que ésta última se incrementa más lentamente que \dot{V}_E a 40°C, lo que implica un aumento del espacio muerto fisiológico al alcanzar esta T_c . Este V_D se ha calculado a partir de la relación

$$V_D = \frac{\dot{V}_E - \dot{V}_A}{f}$$

dándonos unos valores relativamente constantes hasta 25°C (2.3 ml/Kg) aumentando a 40°C (5.04 ml/Kg). Dentro de este valor se ha de tener en cuenta la contribución del V_D anatómico sobre el V_D total y que se determinó según el método descrito en el apartado correspondiente de material y métodos. Los valores hallados de V_D anatómico en *M. Caspica* son de 0.54 ml/Kg \pm 0.14, siendo concordantes con los hallados por Crawford et al. (1976) en *P. scripta elegans* de 0.6 ml/Kg frente a los 2.6 ml/Kg de *T.*

graeca, como consecuencia de la diferencia anatómica de tráquea y bronquios entre estas dos especies. *M. caspica* tiene una estructura de las vías respiratorias parecida a la de *P.s. elegans*.

Los datos de V_D fisiológico se asemejan a los hallados por Wood et al. (1977) en los que daba unos valores de 2.7 ml/Kg a los 25°C y de 8.4 ml/Kg a los 35°C para lagartos Monitor. Según este autor, la causa del incremento en el V_D no está muy clara. Comprobó que en *Varanus exanthematicus* un incremento en la frecuencia ventilatoria como consecuencia de un aumento de la T_c tiene como efecto la reducción de los periodos de apnea en el ciclo ventilatorio. Esto puede originar el mismo hecho encontrado por DuBois et al. (1952) en el hombre por el que una reducción en la duración de los periodos de apnea de 20 a 5 seg., llega a doblar el V_D fisiológico.

Aplicándolo a los datos hallados por nosotros, podemos observar que a temperaturas altas, aumenta la frecuencia, disminuyendo el intervalo de apnea entre cada ciclo respiratorio, siendo casi inexistente este intervalo a temperaturas extremas (40°C), lo cual está de acuerdo con las hipótesis anteriores sobre un incremento de V_D fisiológico a frecuencias altas.

A 40°C hay un aumento considerable de \dot{V}_E ($p < 0.05$) como consecuencia de un incremento de la f y de la V_T con respecto a 35°C con una disminución observada de P_{CO_2} menor de lo que cabría esperar. Esto puede indicar que a pesar de incrementarse mucho la \dot{V}_E a estas T_c , podrían producirse inhomogeneidades en el intercambio gaseoso, lo que implicaría en consecuencia un aumento del V_D , tal como hemos encontrado. Esto podría estar relacionado con la desigual vascularización pulmonar y con una relación ventilación-perfusión no homogénea que se da en distintas zonas del pulmón de algunos reptiles, entre ellos la tortuga *P. scripta* aspecto postulado por Tenney y Tenney (1970) y demostrado por Spragg et al. (1980). Según estos autores, la parte caudal de los pulmones de reptiles, está relativamente poco vascularizada, además de estar menos septada. También se ha encontrado en pulmones de reptiles quelonios como *Testudo graeca*, *Testudo hermanni* y *Pseudemys scripta* unas diferencias de P_{CO_2} y P_{O_2} alveolares entre las cámaras anteriores y posteriores del pulmón (Burggren et al. 1978), siendo las posteriores las que tienen una mayor P_{CO_2} y una menor P_{O_2} , lo que implicaría una menor ventilación de esta zona, estando corroborado por los

trabajos de Spragg et al. (1980) y Perry (1978), según los cuales la parte posterior de los pulmones de *P. scripta*, tienen un intercambio de gas extremadamente bajo. Esta zona, que por otra parte, contiene una cantidad muy significativa de volumen de gas pulmonar, está muy poco alveolarizada y relativamente poco vascularizada. Teniendo en cuenta que esta zona sufre cambios de volumen muy significativos cuando la ventilación se incrementa mucho (Burggren et al. 1978), se podría explicar el que en nuestro trabajo se haya encontrado una disminución menor de la que cabría esperar a 40°C, como consecuencia de un mayor V_T , debido a que el aire podría ser inspirado a estas zonas mal vascularizadas descendiendo poco en consecuencia la $P_{A_{CO_2}}$ en relación con el incremento de la ventilación relativa (\dot{V}/\dot{V}_{CO_2}).

También en mamíferos, cuando \dot{V}_E está muy elevada, el flujo de aire es demasiado rápido para que pueda haber un intercambio gas-sangre efectivo (Meyer, 1985), produciéndose un incremento del V_D fisiológico.

Una posible explicación de la mala distribución aparente de la ventilación-perfusión, podría ser el que hubiera una desviación de aire hacia zonas del pulmón poco o nada capilarizadas, lo que implicaría un aumento del espacio muerto alveolar producido cuando determinados territorios ventilados, no están perfundidos o lo están escasamente como se da en el caso de existir un "shunt" (Meyer, 1985). El aire medio alveolar se diluiría con el aire inspirado del espacio muerto suplementario de manera que su P_{O_2} aumentaría y su P_{CO_2} disminuiría, tal como ocurre en *M. caspica* a 40°C. Bohr en 1891 dedujo una relación entre el V_D fisiológico y el V_T . Esta ecuación se puede explicar sobre el diagrama de Rahn a partir de la disposición sobre la línea R_E de los puntos de gas alveolar, espirado e inspirado. Sobre este diagrama, el punto alveolar (A) se aleja del punto arterial (a) (en equilibrio coinciden ambos puntos siendo $P_A = P_a$) desplazándose a lo largo de la recta R_E hacia el punto de aire inspirado (I) y aproximándose tanto más cuanto más importante sea el espacio muerto alveolar. Aparece así una doble diferencia alveolo-arterial de O_2 y CO_2 . Igualmente al alejarnos de una situación de equilibrio alveolo-arterial.

La composición de aire espirado se aproxima a la del aire inspirado y el diagrama permite obtener de forma gráfica la ecuación de Bohr del espacio muerto fisiológico y de la ventilación alveolar:

$$\frac{V_D}{V_T} = \frac{V_E - V_A}{V_E} = \frac{a E}{a I} = \frac{(P_a - P_E)_{CO_2}}{P_{aCO_2}}$$

En realidad el proceso es más complejo, debido a que cuando aumenta el espacio muerto, una parte de los pulmones ya no eliminan CO₂, la P_{aCO₂} aumenta y el aire alveolar medio no se modifica, pero casi inmediatamente se produce como reacción, una hiperventilación. De esta manera la P_{aCO₂} se normaliza y es entonces cuando disminuye la P_{aCO₂}. Esto es posiblemente lo que ocurre en nuestro experimento a 40°C. Sin embargo, las posibilidades de compensación ventilatoria son normalmente tan grandes que esta situación casi no se manifiesta a no ser que el 80% del volumen pulmonar se transforme en espacio muerto.

Descrita esta relación y pasando a aplicarla a nuestro trabajo, observamos que V_D/V_T disminuye con respecto a la T_c entre 5-35°C, con unos valores acordes a los hallados por Petrini et al. (1983), debido a una V_D relativamente constante frente a un incremento de V_T. Sin embargo a 40°C V_D/V_T aumenta, como consecuencia del notable incremento de V_D.

Diversos autores han encontrado que existe una heterogeneidad anatómica en pulmones de tortugas con zonas alveolares distales poco capilarizadas (Wood y Lenfant, 1976; Perry 1983) y con una disposición en serie de los alveolos pulmonares (Spragg et al. 1980; McCutcheon, 1943; Meyer, 1985), lo que podría provocar una distribución no homogénea del aire inspirado, tal como han hallado Crawford et al. 1976 y Burggren et al. 1978 en *P. scripta*.

Todas estas desigualdades encontradas en las partes terminales de los pulmones de tortugas, tanto a nivel de septación, como de intercambio de gases y capilarización, podrían asemejarse a lo que ocurre en los sacos aéreos de los pulmones de las aves. Tenney y Tenney (1970) considera que las tortugas al tener necesidad de un volumen pulmonar elevado, tenderían a ocupar todos los espacios disponibles de su cuerpo con nuevas unidades o sacos pulmonares. La función de éstos en las tortugas, podría ser, por una parte, la de regular la temperatura cuando ésta estuviese por encima de los

niveles fisiológicos, refrigerando el cuerpo por el llenado y vaciado rápido de estos sacos (de aquí el incremento de V_T a altas T_c) sin llegar a un intercambio de gases efectivo, lo que implicaría un aumento del V_D . Aunque hay pocos datos apoyando esta teoría, si se ha encontrado que en la especie *Morelia spilotes variegata*, la ventilación es marcadamente desigual en distintas zonas de su pulmón, con la existencia de unos sacos pulmonares en la parte terminal de sus pulmones (Donnelly y Wolcock, 1977). Ya en 1933 Woolf había propuesto un patrón de flujo parecido al de las aves, indicando que en tortugas el aire inspirado pasaba primero directamente a las cámaras posteriores del pulmón antes que a las anteriores.

Una segunda función podría estar relacionada con la capacidad de las tortugas acuáticas de mantener largos tiempos de buceo por lo que su elevado volumen pulmonar les serviría como reserva de aire que irían utilizando progresivamente a lo largo del buceo y también ayudaría a mantener un nivel de flotación neutro.

4.2.2.3. Tasa de intercambio ventilatorio (\dot{V}_{CO_2}), \dot{V}_{O_2}), equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) y ventilación relativa (\dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2})

En *M. caspica* se producen cambios sustanciales para conseguir regular la T_c . Esto es esencial para conseguir que se produzcan los mínimos desórdenes en la homeostasis fisiológica durante las variaciones térmicas ambientales.

Jackson y Kagen (1976) indican que el mecanismo de control respiratorio de las tortugas se adapta rápidamente a los cambios de la T_c , para prevenir el desequilibrio ácido-base.

Los datos hallados en *M. caspica* son consistentes con esta hipótesis. Así encontramos incrementos en \dot{V}_E , \dot{V}_{O_2} y \dot{V}_{CO_2} cuando aumenta la T_c de 5 a 40°C. Al mismo tiempo, el cociente \dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2} decrece entre 5-35°C. Estos cambios en la ventilación están asociados a incrementos de la P_{CO_2} al aumentar la T_c , ejerciendo ésta un pronunciado efecto en el control respiratorio de las tortugas. Según Jackson y Kagen (1976), las tortugas semiacuáticas como *P. scripta*, necesitan un cierto periodo de adaptación para que los cambios sean significativos. En nuestro caso no hemos observado que existiera este período o en todo caso es extremadamente breve pues las

respuestas ventilatorias a la temperatura se producen de forma casi inmediata.

La regulación de la ventilación frente a cambios de T en tortugas es una materia bastante controvertida. Jackson (1971) y Hitzig (1982) han encontrado que la ventilación se mantiene casi sin cambios en *P. scripta* bajo un amplio rango de T (10-30°C). Por contra, otros estudios en *P. floridana* (Kinney et al. 1977), *Chrysemys picta belli* (Glass et al. 1985), *Terrapene ornata* (Glass et al. 1979), *Chelonia mydas* (Kraus y Jackson, 1980) y en nuestra especie *M. caspica*, se encuentran unos considerables incrementos en la ventilación pulmonar, al incrementarse la T_c.

Sin embargo, este incremento de \dot{V}_E con respecto a \dot{V}_{O_2} al aumentar la T_c no es suficiente para mantener constante la razón \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} o equivalente ventilatorio, disminuyendo éste al incrementarse la T_c hasta 35°C. En cambio, a 40°C, \dot{V}_E sufre un gran incremento diferencial (p<0.05) con respecto a \dot{V}_{O_2} , de manera que el equivalente ventilatorio aumenta con respecto a temperaturas inferiores.

Hemos observado también que se mantiene una relación inversa entre P_{ACO₂} y \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} en cualquier rango de temperatura, de manera que un aumento en los valores de la P_{ACO₂} inducido por el descenso de \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} al aumentar la T_c, debe implicar un incremento de la P_{ACO₂}, siendo en parte responsable de la correlación negativa entre pH arterial y la T. Rahn (1967) y Reeves (1972), sugirieron que se mantiene una alcalinidad relativamente constante en el plasma de la sangre arterial, en vez de mantener constante el pH arterial. Esta alcalinidad relativa estaría definida por el cociente [OH⁻]/[H⁺]. El mantenimiento de ésta, requiere una disminución del pH arterial al aumentar la T_c entre 5 y 35°C. El rango de $\Delta\text{pH}/\Delta T$ en reptiles, aunque puede variar algo de unas especies a otras, es de -0.010 a -0.020 UpH/°C (Rahn, 1967; Howell y Rahn, 1976; Reeves, 1977; Jackson, 1982,1986; White y Somero, 1982 Glass et al. 1985).

Por tanto, los cambios en el control ventilatorio estarían encaminados hacia el decrecimiento del pH al aumentar la T_c, mientras la razón [OH⁻]/[H⁺] permanecería constante. La importancia que los cambios de acidez en los líquidos corporales pueda tener sobre el animal, no ha sido bien establecida, pero si se han propuesto diversas explicaciones como puede ser el mantenimiento del estado de ionización proteico (Rahn, 1967 y Reeves, 1972).

El control de la P_{aco_2} y en consecuencia de la P_{Aco_2} , se hace a partir de los ajustes entre la ventilación y la tasa metabólica estimada a partir de \dot{V}_{O_2} , \dot{V}_{CO_2} y \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} . Un incremento de esta última razón motiva una hiperventilación relativa, mientras que una disminución denota una hipoventilación. Nuestros datos estarán de acuerdo con esto, ya que encontramos que a temperaturas entre 5-35°C se produce una hipoventilación relativa al aumentar la temperatura, reflejada por un descenso del equivalente ventilatorio. A 40°C se produce una notable hiperventilación en *Mauremys*. Algo parecido encontraron Glass et al. (1985) y Funk y Milsom (1987) en *C. picta*, Jackson (1971), Jackson et al. (1974) y Hitzig (1982) en *P. scripta*, Kinney et al. 1977) en *P. floridiana*, Glass et al. (1979) en *T. ornata*, Jackson et al. (1979) y Krauss y Jackson (1980) en *Chelonia ornata*. Jackson (1971), sin embargo, decía que esta terminología era inapropiada para aplicarla a los cambios de ventilación en tortugas inducidos por alteraciones térmicas ya que consideraba que para cada temperatura existía un rango de ventilación que se considera como normal y que varía sólo en interés del equilibrio ácido-base.

La disminución de la \dot{V}_E relativa a \dot{V}_{CO_2} y \dot{V}_{O_2} con respecto a aumentos de T_c encontrado en tortugas y otros reptiles, contrasta con los valores relativamente constantes de \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} en relación a los cambios metabólicos que se producen durante la hibernación (Malan et al. 1976).

El coste ventilatorio relativo (% \dot{V}_{O_2}) es inversamente proporcional a la temperatura entre 5-35°C, no obstante aumenta a 40°C, siguiendo por tanto, la misma relación que la descrita para el equivalente ventilatorio en *P. scripta* (Jackson, 1971a; White y Kinney, 1976 y Kinney et al. 1977) y en el hombre (Dejours, 1966, 1975).

Los ajustes en la ventilación son importantes para regular el equilibrio ácido-base, teniendo como significado adicional la reducción del coste ventilatorio del O_2 relativo a \dot{V}_{O_2} . En *P. scripta*, para temperaturas corporales entre 10 y 37°C, White y Kinney (1976) y Kinney y White (1977) encuentran que el coste ventilatorio está entre el 30 y 10 % del \dot{V}_{O_2} . El cálculo para *M. caspica* da valores comprendidos entre 36.86 y 11.54 % del \dot{V}_{O_2} a temperaturas de 5 a 35°C. A 40°C en cambio, nos da valores de 27.88 % de \dot{V}_{O_2} , en relación al aumento de \dot{V}_E superior con respecto a \dot{V}_{O_2} a esta temperatura. En humanos, Dejours (1966, 1975) encontró que el coste ventilatorio era del 1 al 2 %

a una temperatura de 37°C.

El decrecimiento en reposo del equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) en *M. caspica* con incrementos de temperatura, coincide en general con las observaciones hechas por estos autores en *P. floridana* y *P. scripta* y en *T. ornata* por Glass et al. (1978, 1979), aunque con ciertas diferencias cuantitativas. Así, entre 5-15°C se han dado valores de 76.2 mlBTPS/mlSTPD para *P. scripta*, 66 mlBTPS/mlSTPD en *P. floridana* y 21.9 mlBTPS/mlSTPD en *T. ornata*, frente a los 78.43-60.58 mlBTPS/mlSTPD encontrados en la especie estudiada por nosotros.

Según Stinner (1982) el \dot{V}_E normalizado a tasa metabólica \dot{V}_{O_2} o equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) es un índice apropiado para comparar el transporte de gas convectivo entre animales bajo distintas condiciones experimentales (Dejours 1972). En la Tabla 20 y Figura 46 se presentan las V_T , \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} , \dot{V}_E , f y \dot{V}_{O_2} para distintos reptiles con temperaturas entre 15 y 35°C. En ella se han incluido los valores para *M. caspica* (5-40°C).

Entre 15 y 35°C, los valores de \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} en *M. caspica* se encuentran dentro de la media de otros grupos de reptiles como lagartos y serpientes, mientras que es aproximadamente 1.5 veces mayor que otras tortugas. A 5°C y a 40°C no hay datos bibliográficos conocidos.

La reducción de \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} con incremento de la temperatura corporal tiene como consecuencia importante la de elevar los valores medios de la P_{CO_2} alveolar, como ocurre en nuestro caso y en consecuencia la P_{CO_2} arterial. Howell et al (1970); White y Kinney (1976); White et al. (1982) y Rahn et al. (1974, 1975) sugieren que la relación inversa entre pH y temperatura corporal requiere ajustes en la P_{CO_2} y la $[HCO_3^-]$, como indica la relación de Henderson-Hasselblach:

$$pH = pK' + \log ([HCO_3^-] / \alpha P_{CO_2})$$

Según el factor dado por Rosenthal (1948), el incremento de pH en relación con la temperatura en sangre, es de alrededor de 0.013 unidades $pH/^\circ C$.

TABLA 20: Efecto de la temperatura sobre la ventilación y consumo de O₂ en reptiles. (Tabla obtenida de Stinner, 1982).

Species	Mass (g)	Temp (°C)	\dot{V}_{air} ml (BTFS) kg-h	VT ml (BTFS) kg	FR b/h	\dot{V}_{O_2} ml (STPD) kg-h	$\dot{V}_{air}/\dot{V}_{O_2}$ ml (BTFS) ml (STPD)	Source
LIZARDS								
<i>Amblyrhynchus cristatus</i>	1000-2000	16	1960	29.9	152	28.2	74.1	Ackerman and White (1980)
		24	2690	10.0	331	45.6	58.5	
		35	4150	9.0	518	118.2	35.3	
<i>Iguana iguana</i>	130-280	20	3590	19.3	210	76.2	46.4	Giordano and Jackson (1973)
		30	6610	17.9	588	187.2	35.3	
		35	6320	15.6	414	248.2	24.4	
<i>Lacerta</i> spp	\bar{x} = 19	10	13400	15.4	820	138.6	96.8	Nielsen (1961)
		20	25200	15.3	1649	289.3	87.2	
		30	39700	17.8	2233	606.7	65.4	
		35	50500	15.3	3300	765.7	66.0	
<i>Sauromalus hispidus</i>	\bar{x} = 574	20	1920	6.1	362	17.9	107.0	Bennett (1973)
		30	5100	6.1	821	44.5	114.5	
		40	5180	6.1	1007	110.7	46.8	
<i>Sauromalus obesus</i>	\bar{x} = 140 (96-210)	26	2430	7.5	321	88.8	27.3	Crawford and Kampe (1971)
		30	5050	10.4	499	122.3	41.3	
		35	6010	8.9	648	292	20.6	
		40	7890	10.4	800	269	29.3	
<i>Varanus exanthematicus</i>	300-5000	25	2090	29.5	149	52.2	39.5	Wood et al. (1977b)
		35	4430	24.3	185	114.6	38.1	
<i>Varanus gouldii</i>	\bar{x} = 674	20	452	4.6	143	24.4	18.5	Bennett (1973)
		30	1960	6.2	458	81.8	23.9	
		40	8460	3.3	1469	111.7	75.7	
<i>Xantusia vigilis</i>	\bar{x} = 1.1	27	4330	13.6	318	90.9	47.7	Snyder (1971)
		30	3540	10.0	354	118.2	30.0	
		33	4120	10.9	378	154.5	26.7	
SNAKES								
<i>Acerchordus jordanicus</i>	810-1100	20	222	27.4	9	16.8	13.8	Glass and Johansen (1976)
		30	504	24.8	21	29.4	17.2	
<i>Aspis cerastes</i>	\bar{x} = 125 (111-139)	22	1760	22.1	80	32.3	54.5	Dmit'el (1972)
		30	2310	23.0	101	49.2	47.0	
		35	2360	15.2	130	65.4	36.1	
<i>Coluber ravergieri</i>	\bar{x} = 136 (102-142)	22	2520	12.4	203	40.9	61.5	Dmit'el (1972)
		30	3740	17.0	220	59.0	63.4	
		35	3220	16.1	200	62.3	51.7	
<i>Pituophis melanoleucus*</i>		15	363	35.9	11	5.6	61.3	This study
		20	508	28.1	40	9.8	50.6	
		25	709	23.9	25	17.3	42.0	
		30	999	28.7	35	30.4	36.4	
<i>Spalerosophis cliffordi</i>	\bar{x} = 218 (186-225)	22	2520	43.9	57	39.8	63.3	Dmit'el (1972)
		30	3230	32.9	98	59.1	54.6	
		35	4030	31.8	127	81.1	49.7	
<i>Vipera palaestinae</i>	\bar{x} = 581 (541-620)	22	2250	11.9	189	31.9	70.5	Dmit'el (1972)
		30	3070	11.5	266	42.3	72.6	
		35	2920	13.6	215	47.7	61.3	
TURTLES								
<i>Pseudemys floridana</i>	\bar{x} = 2500 (500-4000)	15	611	8.9	65	11.7	54.3	Kinney et al. (1977)
		25	1190	10	113	34.5	36.7	
		35	2320	11.4	197	101.8	24.8	
<i>Pseudemys scripta</i>	400-1200	10	1790	16.2	108	22.8	76.8	Jackson (1971)
		20	1430	15.7	96	42.0	33.0	
		30	1840	16.6	114	78.0	22.7	
<i>Testudo ornata</i>	\bar{x} = 316 (224-390)	5	39	10.0	4	3.4	12.7	Glass et al. (1979)
		10	169	11.0	16	7.7	21.8	
		15	607	12.7	60	12.5	48	
		25	788	8.8	92	29.5	26	
CROCODILIANS								
<i>Alligator mississippiensis</i>	\bar{x} = 3600 (2000-9000)	15	646	15.8	45	19.1	44.3	Davies (1978)
		25	2100	15.4	147	60.5	35.3	
		35	3070	12.4	317	100.1	30.4	

* \dot{V}_{air} , VT, and FR were determined on 7 animals (\bar{x} mass = 598 g, range = 513-903 g).
 \dot{V}_{O_2} and $\dot{V}_{air}/\dot{V}_{O_2}$ were determined on 4 animals (\bar{x} body mass = 547 g, range 513-625 g).

FIGURA 46: Relación entre equivalente ventilatorio (\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2}) y volumen corriente (V_T) a distintas tasas de ventilación en reptiles, desde 15 a 35°C (Stinner, 1982).

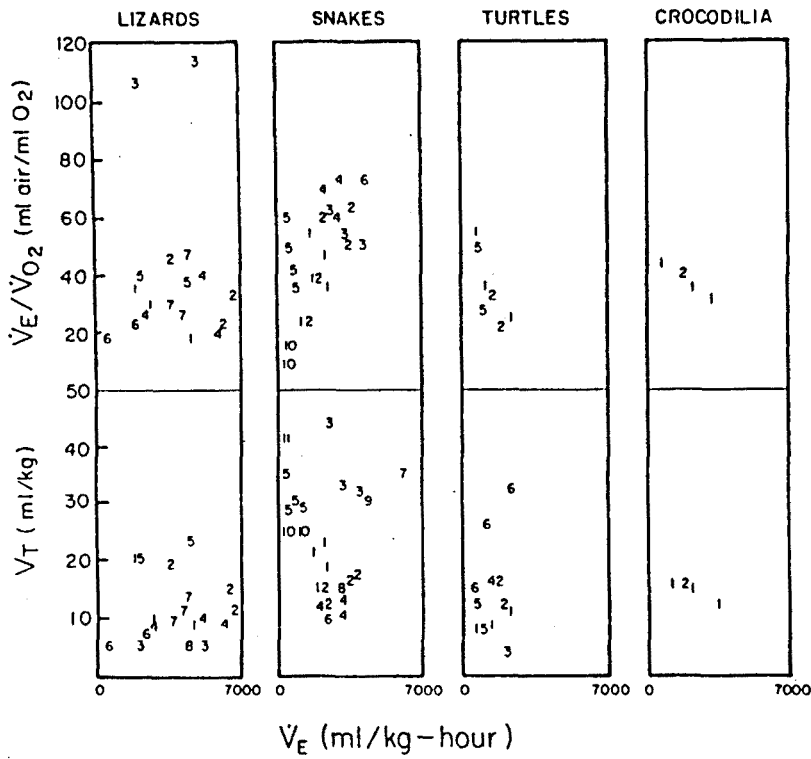


Fig. 8. Relationship of air convection requirement and tidal volume to ventilation rate in reptiles between 15 and 35°C. Species and source are as follows:

Lizards: (1) *Amblyrhynchus cristatus*, Ackerman and White (1980); (2) *Iguana iguana*, Giordano and Jackson (1973); (3) *Sauromalus hispidus*, Bennett (1973); (4) *Sauromalus obesus*, Crawford and Kampe (1971); (5) *Varanus exanthematicus*, Wood *et al.* (1977b); (6) *Varanus gouldii*, Bennett (1973); (7) *Xantusia vigilis*, Snyder (1971); (8) *Crotaphytus collaris*, Templeton and Dawson (1963).

Snakes: (1) *Aspis cerastes*, Dmi'el (1972); (2) *Coluber ravergeri*, Dmi'el (1972); (3) *Spalerosophis cliffordi*, Dmi'el (1972); (4) *Vipera palaestinae*, Dmi'el (1972); (5) *Pituophis melanoleucus*, this study; (6) *Natrix rhombifera*, Gatz (1978); (7) *Coluber constrictor*, Mitchell (1965); (8) *Morelia spilotes*, Donnelly and Woolcock (1977); (9) *Boa constrictor*, Standaert and Johansen (1974); (10) *Acrochordus javanicus*, Glass and Johansen (1976); (11) *Acrochordus javanicus*, Standaert and Johansen (1974); (12) *Thamnophis elegans*, Hicks (1980).

Turtles: (1) *Pseudemys floridana*, Kinney *et al.* (1977); (2) *Pseudemys scripta*, Jackson (1971); (3) *Testudo pardalis*, Glass *et al.* (1978); (4) *Pelomedusa subrufa*, Glass *et al.* (1978); (5) *Terrepen ornata*, Glass *et al.* (1979); (6) *Chelonia mydas*, Jackson (1979).

Crocodylia: (1) *Alligator mississippiensis*, Davies (1978); (2) *Caiman sclerops*, Huggins *et al.* (1971).

Los mecanismos de ventilación aérea según los cuales los ectotermos mantienen la homeostasis con cambios en la T_c , han sido examinados en tortugas (Jackson, 1971; Kinney et al. 1977), lagartos (Giordano y Jackson, 1973; Wood y Moberly, 1970; Crawford y Gatz, 1974; Ackerman y White, 1980) y en caimán (Davies, 1978). Incrementos de temperatura vienen caracterizados por una disminución en el equivalente ventilatorio, aparte de cambios en el total del CO_2 almacenado. Esto tiene como efecto incrementar la P_{CO_2} de los tejidos y de este modo estabilizar la razón $[\text{OH}^-]/[\text{H}^+]$. El intercambio de iones en hígado e intestino puede regular la concentración de ion bicarbonato en plasma contribuyendo a mantener constante la concentración de $[\text{HCO}_3^-]$ con la T_c en reptiles (Howell y Rahn, 1976; Rahn, 1967; Reeves, 1977; Jackson, 1982; White y Somero, 1982; Jackson, 1986). Una regulación activa de pH durante cambios de temperatura en la respiración aérea, está mediado a través de ajustes de la ventilación alveolar relativa. Este modelo parece ser válido para diversas tortugas acuáticas, tal como ocurre en *P. scripta*, al exponerse a rangos de T_c entre 10 y 35°C durante horas o días. Sin embargo en *T. ornata* expuesta a 5-15°C, muestra un incremento de $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$ para luego disminuir (Glass et al. 1979). El descenso de $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$ y de la frecuencia ventilatoria a bajas T_c , estaría correlacionado con la hibernación e inactividad. Según Kinney y White (1977), este bajo $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$ a bajas T_c implicaría una ventaja en términos energéticos, ya que el coste de O_2 de la ventilación como % del total de \dot{V}_{O_2} es una constante de la relación $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$.

Una \dot{V}_E baja durante la hibernación, puede servir también para limitar la pérdida de H_2O por respiración. Estas ventajas pueden ayudar a mantener constante el radio $[\text{OH}^-]/[\text{H}^+]$ y la P_{CO_2} al final de la espiración. En *M. caspica* se encuentra que a bajas temperaturas, los valores de $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$ son elevados con respecto a otras especies, manteniéndose como hemos dicho antes, una relación inversa entre los dos valores. Esto podría tener como explicación el que sea una tortuga semiacuática, con lo cual los sistemas de regulación a T_c bajas no son tan precisos debido a que su hábitat se mantiene dentro de unos límites de T_c más constantes, con lo que las respuestas a estas temperaturas pueden no ser inmediatas, o que el rango de T_c puede ser insuficiente para detectar estos decrecimientos. Así lo afirman Jackson (1971) y Jackson y Kagen (1976) para *P. scripta*. Desgraciadamente los estudios relacionando $\dot{V}_E/\dot{V}_{\text{O}_2}$ y T_c en

reptiles no quelonios no permiten obtener conclusiones definitivas al respecto (Glass et al. 1979).

Se puede observar que en saurios como *Iguana iguana* y *Lacerta sp.* se produce un aumento de la relación \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} con el frío, pero en cambio en *Sauromalus* decrece este cociente al disminuir la T_c . Existe un amplio rango de temperaturas en las que viven los reptiles, lo que implica diferencias en la relación \dot{V}_E/\dot{V}_{O_2} como consecuencia de las variaciones de \dot{V}_E y de la frecuencia y de cara a mantener constante el ratio $[OH^-]/[H^+]$. Según Davies et al. (1982), la T_c parece ejercer importantes efectos sobre la ventilación pulmonar y sobre la sensibilidad ventilatoria a los cambios en el equilibrio ácido-básico de la sangre, de manera que un aumento de la T_c implicaría una disminución de la sensibilidad ventilatoria según la relación:

$$S = \frac{\Delta(\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2})}{\Delta P_{aco_2}}$$

o también:

$$S = \frac{-\Delta(\dot{V}_E/\dot{V}_{O_2})}{\Delta pH_a}$$

4.2.2.4. Cociente respiratorio (R_E)

Las fluctuaciones de las tensiones de gas pulmonar en *M. caspica* son debidas a causas de naturaleza muy variada y están relacionadas íntimamente con diversas circunstancias ventilatorias, como pueden ser la ventilación intermitente de tortugas acuáticas y terrestres. Todas estas variaciones influyen sobre los valores del cociente respiratorio (R_E). Este representa todos los valores que pueden tomar las presiones parciales alveolares de O_2 y CO_2 para una $P_{I_{O_2}}$ dada, por lo que todas las líneas R se dibujan a partir de un punto i (aire inspirado), pudiéndose calcular la R_E a partir del cociente $\dot{V}_{CO_2}/\dot{V}_{O_2}$ o bien de la igualdad:

$$R = \frac{P_{\text{ACO}_2} \cdot (1 - F_{\text{IO}_2})}{(P_{\text{IO}_2} - P_{\text{AO}_2}) \cdot (F_{\text{IO}_2} \cdot P_{\text{ACO}_2})}$$

La intersección de R_E con las curvas del diagrama P_{CO_2} - P_{O_2} representan la media del gas alveolar espirado, de manera que la diferencia entre el P_{CO_2} que correspondería a cada P_{O_2} para una R determinada y el P_{CO_2} real hallado, sería debido a la posible pérdida de CO_2 por otras vías no pulmonares. Así, el P_{CO_2} de la sangre venosa podría disminuir en proporción directa al aumento de la pérdida de CO_2 cutáneo dando una tasa de intercambio respiratorio (R_E) menor del esperado.

Los marcados cambios que se dan en la R_E durante la ventilación intermitente de muchos reptiles, entre ellos las tortugas, indican las complejas relaciones de intercambio de O_2 y CO_2 a nivel pulmonar. Así lo apuntan trabajos llevados a cabo por Burggren y Shelton (1979) en *P. scripta* y *T. ornata*. Si comparamos el R metabólico con el R_E , vemos que el R_m tiene un valor de 0.7 para lípidos y de 1 para glúcidos, siendo 0.8 su valor medio.

Durante los períodos ventilatorios de la respiración intermitente, se intercambia proporcionalmente más CO_2 que O_2 en los pulmones, por lo que R_E es mayor que 1. Sin embargo, durante los periodos de apnea disminuye el intercambio de CO_2 con respecto al del O_2 , siendo R menor que 1.

Si comparamos R_E con la temperatura corporal en *M. caspica*, vemos que estos dos parámetros mantienen una relación directa.

Lenfant et al. (1970) propone dos posibles mecanismos para explicar todas estas variaciones que se producen a nivel de intercambio de gas pulmonar. El primer mecanismo se basaría en un progresivo desarrollo de eliminación de CO_2 vía cutánea durante los períodos de apnea, disminuyendo en consecuencia la R_E . El segundo mecanismo, aunque sólo afecta a estados de no equilibrio, se basaría en la posible redistribución de O_2 y CO_2 entre diferentes compartimentos corporales, entre ellos pulmones, sangre venosa y arterial y tejidos.

Sobre el primer mecanismo, ya en 1904 Krogh y posteriormente Root (1949) y Robin et al. (1964), apuntaban que podía haber un cierto intercambio de gas extrapulmonar. Como consecuencia, frente a una disminución del intercambio de gas

total como puede ser el caso de disminuir la temperatura corporal, la parte correspondiente al intercambio extrapulmonar tendría una mayor importancia relativa. Glass et al. (1979) encontró en *T. ornata* un decrecimiento de la R_E a bajas temperaturas, reflejando una cierta tendencia a la pérdida de CO_2 vía cutánea, expresando estos valores como un porcentaje del CO_2 total eliminado y a varias temperaturas corporales:

Temperatura corporal	5	10	15	25
% \dot{V}_{CO_2} cutáneo	76	49	26	35
± E.S.	± 8.0	± 3.5	± 1.8	± 6.5

Según esta tabla, la eliminación de CO_2 cutáneo a 5°C viene a representar las 3/4 partes del total de CO_2 eliminado. También Crawford y Schultetus (1970) y Dejourn (1975) encontraron valores similares.

Burggren y Shelton en 1979, en estudios realizados con *T. graeca* y *P. scripta* y con datos de Lenfant et al. (1970) en *Chelys fimbriata* y basándose en la hipótesis de eliminación de CO_2 cutáneo en reptiles, encontró una R_E mucho más alta y estable en *Testudo* que en las otras dos especies, en estudios de apneas progresivas. Estos resultados los achacó a que la pérdida de CO_2 cutáneo en tortugas terrestres estaría potencialmente disminuido debido al tegumento de tipo coriáceo y con un mayor espesor, que les serviría como protección frente a la desecación, en comparación al de tortugas acuáticas o semiacuáticas.

Así en nuestro trabajo encontramos que a 5°C los períodos de apnea son muy largos pudiendo llegar hasta 1 hora de duración y en cambio \dot{V}_{CO_2} es relativamente bajo (1.21 ml/Kg/h), dando una R_E baja (0.38). Esto podría ser consecuencia de una posible pérdida de CO_2 extrapulmonar y de acuerdo a los trabajos citados anteriormente. Jackson et al. (1976) señalaba que la pérdida de CO_2 cutáneo estaba relacionado con el hábitat de cada especie, siendo mayor en las especies acuáticas. Los valores hallados por ellos estaban entre el 2.9 % del CO_2 total expulsado en las terrestres y el 64.4 % en acuáticas. En las semiacuáticas encontró unos valores intermedios entre 10-30 % del CO_2 total.

Dentro de este último grupo tendríamos que incluir a *M. caspica* por su régimen de vida semiacuática.

Estos autores de todas maneras, señalaban que la pérdida de CO₂ cutáneo no tenía excesiva importancia, si el intercambio de CO₂ vía pulmonar era muy importante como ocurre con *P. scripta*.

Benedict en 1932 daba ya una fórmula para calcular la pérdida de CO₂ cutáneo a partir del cálculo aproximado del de la superficie corporal:

$$\text{área (cm}^2\text{)} = 10 \times \text{peso corporal}^{2/3} \text{ (g)}$$

Ahora bien, esta fórmula no tiene en cuenta para nada las áreas permeables e impermeables del cuerpo (en tortugas debido al caparazón son muy remarcables), así como tampoco la pérdida de CO₂ a través de las membranas bucofaríngeas, por lo que esta fórmula no tiene excesiva validez. Schmidt-Nielsen y Bentley (1966); Farber y Rahn (1970); Dejours (1975) y Hutchison (1979) han encontrado que existe respiración bucofaríngea y cloacal en algunas tortugas, además han relacionado la pérdida de agua por transpiración con la pérdida de CO₂ vía cutánea, de manera que han comprobado que existe una relación directa entre la pérdida de H₂O y de CO₂ vía cutánea, deduciendo que las especies terrestres reducían la permeabilidad cutánea para evitar la pérdida de H₂O y la desecación.

Concluyendo respecto a todos estos estudios y según puntualizó Jackson en 1986, la pérdida de CO₂ extrapulmonar, aunque reduce la fracción de CO₂ metabólico perdido por los pulmones y por tanto puede reducir algo el valor de R_E, no afecta la validez de forma cualitativa (aunque si cuantitativa) de las relaciones establecidas entre \dot{V}_{O_2} y \dot{V}_{CO_2} y otros parámetros ventilatorios como pueden ser \dot{V}_E , \dot{V}_E/\dot{V}_{CO_2} o P_{ACO₂}. Respecto al segundo mecanismo propuesto por Lenfant et al. (1970) y citado anteriormente sobre la redistribución de O₂ y CO₂ entre diferentes compartimentos como sistema de almacenamiento de gas a ciertas presiones de O₂ y CO₂, habría que basarlo en los estudios realizados por este autor y corroborados por Burggren y Shelton en 1979, sobre las distintas solubilidades del O₂ y CO₂ en los tejidos y fluidos corporales.

4.3. VENTILACION EN REGIMENES TRANSITORIOS TERMICOS

4.3.1. VARIACION DE LA P_{ACO_2} CON LA TEMPERATURA: CICLO DE HISTERESIS

En los estudios realizados en *M.caspica* sobre calentamiento y enfriamiento con respecto a la variación de la P_{CO_2} alveolar, se ha observado que estos valores son más altos durante la fase de calentamiento del ciclo, que la de enfriamiento. Esta diferencia en los valores de la P_{ACO_2} se podría relacionar con la capacidad termorreguladora de esta especie, que tiene una tasa de enfriamiento inferior a la de calentamiento. Según estos resultados, parece ser que la ventilación durante el calentamiento sería menor que durante el enfriamiento.

Los valores de P_{ACO_2} en la fase de enfriamiento están por debajo de las medias dadas para cada T_c , representados en el diagrama O_2 - CO_2 cuando se alcanzan temperaturas corporales del orden de $43^\circ C$ y el animal hiperventila disminuyendo marcadamente su valor de P_{CO_2} . Así a $40^\circ C$ la diferencia entre los valores de P_{ACO_2} de este ciclo con respecto a los valores medios del diagrama, es de 10 unidades, mientras que a $25^\circ C$ es de sólo 2. Por el contrario en la fase de calentamiento, los valores de la P_{ACO_2} son semejantes a los valores medios hallados para cada T_c dada, siendo un poco más bajo a los $40^\circ C$ de este ciclo, con respecto a la temperatura puntual debido quizás a que en este estudio de temperatura cíclica, la tortuga estaba sometida a una temperatura ambiental superior ($45^\circ C$) con lo que la hiperventilación estaría a unos niveles extremos, disminuyendo la P_{CO_2} .

La forma de este ciclo viene a corroborar los estudios que hemos realizado y que nos daba un incremento progresivo de P_{ACO_2} desde 5 a $35^\circ C$ con una disminución a partir de esta T_c , tanto mayor cuanto más alta sea la temperatura ambiental a que esté sometida este individuo. Según este ciclo (Figura 36), podemos dar como valor máximo el de $37^\circ C$, punto hasta el que el individuo es capaz de regular la T_c utilizando métodos convencionales de ventilación. A partir de aquí, podría emplear otros medios como hiperventilación extrema, jadeo, evapotranspiración, pérdida excesiva de orina, etc., no manteniéndose el patrón ventilatorio normal de reptiles. El que el punto máximo de

temperatura considerada como fisiológica se encuentre situado a 37°C podría estar relacionado con las temperaturas de su hábitat natural.

Gracias a los estudios realizados por la Dra. Pilar López del Departamento de Ecología de esta Facultad, tenemos datos medios de la temperatura ambiente a lo largo del año, del hábitat natural de *M. caspica* de la laguna de Adra (Almería). Estas T se sitúan entre los 15 y 28°C en el agua y los 35-40°C en el aire, en pleno verano (Tabla 16 a,b). Su termopreferendum puede estar situado sobre los 27°C aproximadamente como se describe en un trabajo de Meek (1983), sobre temperaturas preferidas de una población de *M. caspica* del norte de Africa.

Respecto a este punto de 37°C en que hemos encontrado que el P_{CO_2} es máximo, podríamos apoyarlo con datos de White y Somero (1982) en distintas especies de reptiles en que la tolerancia térmica de éstos se situaba alrededor de los 41°C. Daban para *P. scripta*, y basándose en observaciones de Palacios et al. (1982), unos valores de P_{AO_2} críticos entre los 42.2 y 46.5°C. En este punto se consideraba que el patrón de regulación ventilatoria no podría ser mantenido. Este punto corresponde a la intersección entre la línea que une todos los puntos de P_{AO_2} iniciales postventilatorios con la de los puntos de P_{AO_2} críticos.

4.4. ACLIMATAACION

4.4.1. COMPORTAMIENTO TERMORREGULADOR

Los datos que se conocen sobre termorregulación en *Mauremys caspica*, son de una población norteafricana, concretamente del sur de Marruecos. Esta población estudiada por Meek (1983), vive en una zona en que la temperatura ambiental (T_a) sobrepasa en algunas épocas del año a la temperatura crítica máxima (TCM) de los quelonios (Hutchison et al. 1966.). Por ello estos individuos han adoptado una estrategia de comportamiento de heliatermia, limitado a ciertas épocas del año, teniendo un amplio rango de termoconformidad con la T_a , manteniendo estable así la temperatura corporal (T_c) dentro de un amplio rango de valores térmicos.

Nos interesaba comprobar si las condiciones del medio ambiente podían modificar

el comportamiento termorregulador de esta especie, teniendo en cuenta que los individuos que hemos utilizado pertenecen a una población del sur de España, concretamente de la provincia de Almería, y es de suponer que las condiciones térmicas de esta zona son diferentes de las existentes en la región de Marruecos de la que procedían los ejemplares estudiados por Meek.

Midiendo el rango de T_c de la zona de origen de los individuos utilizados por nosotros, (entre 15-29°C en agua y 10-35°C en aire), hemos comprobado que es mucho menor del que existe en la zona estudiada de Marruecos (entre 24-31°C en agua y 30-60°C en aire), lo cual es de suponer que puede dar lugar a algunas modificaciones de su comportamiento termorregulador.

Meek (1983) describe una escasa exposición al sol a lo largo del año en los individuos estudiados por él, observando en cambio, un cierto grado de heliatermia en algunos períodos del año, de manera que mantienen su T_c por encima de la T_a . El resto del año, observó que su T_c estaba por debajo de la T_a , en el aire y por encima, en el agua, actuando de este modo como individuos de comportamiento de exposición.

En la población estudiada por nosotros, no se ha observado ningún comportamiento de heliatermia para ninguno de los rangos de temperatura estudiados y tal como se puede comprobar en las Figuras 38, 42 y 43 ($T_a = 30, 40, 43, \text{ y } 47^\circ\text{C}$). Esto nos indica que pueden considerarse como animales con un comportamiento de exposición al sol, tanto en la orilla como en la superficie del agua, confirmado por observaciones personales en el hábitat natural de la laguna de Adra.

Por datos bibliográficos se conoce que el comportamiento heliotérmico, se presenta mayoritariamente en reptiles terrestres, tanto tortugas como lagartos (Bartholomew y Tucker, 1963, 1964; Bartholomew y Lasiewski, 1965; Weathers, 1970; Spray y May, 1972; Voigt y Johnson, 1976; Sturbaum, 1981; Earll, 1982; Meek, 1982; Meek y Jayes, 1984), mientras que el comportamiento de exposición al sol generalmente lo tienen reptiles acuáticos (Weathers y White, 1971; Spray y May, 1972; Lucey, 1974).

El hecho de que en la población de Marruecos se haya encontrado un comportamiento de heliatermia y otro de exposición, podría estar relacionado con las altas temperaturas ambientales a que se encuentran sometidos estos individuos, algunas veces incluso por encima de su temperatura crítica máxima, habiendo desarrollado por

esta causa un comportamiento termorregulador adaptado a cada época del año.

En nuestra población, al ser mucho menor el rango de T_c a que se encuentran sometidas, podrían presentar durante todo el año un comportamiento de exposición al sol de forma continuada, manteniendo siempre su T_c a valores inferiores a la T_a .

Según demostraron Boyer (1965) y Cagle et al. (1950), la exposición al sol contribuye a eliminar algas y otros organismos parásitos del caparazón de las tortugas acuáticas con comportamiento expositor, frente a las no expositoras, ya que el agua favorece el desarrollo de parásitos. En esta teoría se apoyaban los estudios de Meek (1983), al afirmar que la población de *Mauremys caspica* de Marruecos, no eran expositores permanentes, debido a que un 20% de los individuos observados presentaban parásitos en abundancia.

Por contra, en la población estudiada por nosotros, los parásitos son prácticamente inexistentes, así como también las escamas que se forman en los escudos. Al secarse el caparazón al sol, saltan estas escamas, eliminándose. Utilizando el mismo razonamiento empleado por Meek (1983), estas características podrían considerarse como una prueba del comportamiento de exposición que presenta la población estudiada por nosotros.

4.4.2. TASAS TERMICAS

Hemos analizado en esta especie el tiempo necesario de intercambio de calor con su medio ambiente, observándose que este parámetro mantiene una relación directa con el peso corporal (Figura 39), estando de acuerdo con los datos encontrados para otras especies de tortugas acuáticas como *P. scripta elegans* (Lucey, 1974), *Chrysemys scripta* (Glidewell et al., 1981) y *P. floridana* (Weathers y White, 1971). También en *Iguana iguana* Pough y McFarland (1976), encontraron la misma relación (30 minutos para animales de 10 g y 180 min. para 264 g), empleando el mismo tiempo para calentamiento (C) y para enfriamiento (E). En *Mauremys* hemos encontrado que en aire, este tiempo varía de 42 a 150 minutos para pesos corporales comprendidos entre 75 y 550 g. durante el enfriamiento ($T_c = 15^\circ\text{C}$), mientras que para el calentamiento ($T_c = 30^\circ\text{C}$) y dentro del mismo rango de pesos, varía de 130 a 280 min. (Tabla 17). En

agua el tiempo empleado es mucho menor, estando alrededor de los 20 min. para enfriar y 10 min. para calentar, con un peso corporal medio de 250 g.

Hemos encontrado que en *Mauremys* es mayor el tiempo necesario para ganar calor que para perderlo. Esto influiría en el cálculo de tasas de calentamiento y enfriamiento, de manera que la razón entre estos dos parámetros resultaría:

$$\frac{\text{Tasa calentamiento}}{\text{Tasa enfriamiento}} = 0.45$$

Al mismo tiempo, el tamaño corporal influye sobre los ajustes térmicos, de manera que frente a una mayor masa, menor es la tasa de intercambio de calor (Figura 41, Tabla 18). Este es mucho más rápido en agua, con lo cual, las tasas de calentamiento y enfriamiento son mucho mayores en ésta que en aire, siendo la razón C/E = 1.33.

Cloudsley-Thompson (1971) y Meek y Jayes (1982) encontraron que en tortugas terrestres, el tamaño corporal influía inversamente sobre la tasa de intercambio de calor. También Earll (1982) observó esta relación en *Varanus bengalensis* de manera que para T_c entre 10 y 40°C había una relación inversa entre tasas de intercambio de calor y peso corporal (C = 0.19°C/min.; E = 0.12°C/min.), según lo cual el enfriamiento sería más lento que el calentamiento, siendo su razón 0.63. Este autor halló también una relación logarítmica inversa entre ΔT ($T_c - T_a$) con respecto al tiempo, en esta misma especie.

Bartholomew y Tucker (1964), Brattstrom (1973) y Glidewell et al. (1981), observaron que el calentamiento en lagartos es más rápido que el enfriamiento, al revés de lo encontrado por nosotros en *Mauremys*, quizás debido a la condición de expositor que presenta esta especie ($T_c < T_a$), frente a la helioterminia ($T_c > T_a$) de los lagartos, lo que implica que éstos últimos necesitan elevar más rápidamente la T_c para sobrepasar a la T_a .

El que *Mauremys* pueda controlar su tasa de intercambio de calor, manteniendo su T_c por debajo de la T_a , puede ser un indicador de que el control fisiológico sobre termorregulación se complementaría por un control de comportamiento, tal como lo

demonstraron Cowles y Bogert (1944); Bogert (1949, 1959); Brattstrom (1965, 1971); Heath (1965) y Cowles (1958).

Se han descrito bajas tasas de enfriamiento aportados en numerosos reptiles acuáticos (Weathers y White, 1971; Smith, 1976; Smith et al. 1981) y en reptiles aéreos (Bartholomew y Tucker, 1963; Bartholomew y Lasiewski, 1965; D'Miel y Borut, 1972; Lilly et al. 1978), así como en diversas especies de peces (Spigarelli et al. 1977; Beitinger et al. 1977).

Glidewell et al. (1981), obtuvieron un valor de aproximadamente 0.75 para el cociente calentamiento/enfriamiento en *Chrysemys scripta*, siendo el calentamiento más rápido que el enfriamiento. Según estos autores una razón menor de 1 es característica de reptiles semiacuáticos, sugiriendo efectos fisiológicos distintos para ganancia o pérdida de calor, considerándose esto como una adaptación ecológica.

Esta dinámica distinta entre calentamiento y enfriamiento, que podríamos describir como una histéresis, la hemos hallado también nosotros en *Mauremys*, estando posiblemente relacionada con respuestas vasculares o modificaciones del flujo térmico por evaporación o ambos mecanismos a la vez, en modo parecido a los resultados descritos por Weathers y White (1971); Sturbaum y Riedesel (1974) y Sturbaum (1981) en tortugas acuáticas y terrestres, con variaciones de hematocrito, hemoglobina, viscosidad y flujo sanguíneo y frecuencia cardíaca.

Hemos descrito anteriormente que *Mauremys*, en aire, tiene un calentamiento más lento que en agua ($C/E = 0.45$ en aire, $C/E = 1.33$ en agua) (Tablas 17 y 18). Esto implica que en el agua tarda más tiempo en perder el calor acumulado en el cuerpo, en consecuencia, puede permanecer más tiempo sumergida.

Según estos resultados, no seguiría el patrón descrito para reptiles acuáticos por diversos autores, que daban, en el aire, tasas de calentamiento superiores a las de enfriamiento (Bartholomew y Lasiewski, 1965; Weathers y White, 1971; Spray y May, 1972; Crigg y Alchin, 1976; Smith, 1976; Glidewell et al. 1981). En cambio, estaría de acuerdo con los modelos descritos para tortugas terrestres por Spray y May (1972), Bethea (1972) y Craig (1973).

Spray y May (1972) encuentran que la tasa de calentamiento es mayor que la de enfriamiento en tortugas acuáticas (*C. picta* y *P. scripta*), mientras que en *Terrapene*

carolina es a la inversa. En todas las especies han encontrado que las tasas de calentamiento y enfriamiento decrecen con respecto al peso corporal, lo cual puede justificarse por el concomitante descenso de la razón entre superficie y peso corporal (área/masa). Estos autores encuentran tasas más bajas de intercambio de calor en tortugas que no en lagartos o serpientes, con excepción de *Terrapene carolina*, alegando que probablemente sea el resultado del aislamiento proporcionado por el caparazón. Especies de reptiles terrestres tienen tasas de calentamiento y enfriamiento más altas que especies de reptiles acuáticos.

Una razón alta entre enfriamiento y calentamiento implica que existen unos mecanismos para retardar la ganancia de calor y aumentar su pérdida, tal como se ha encontrado en tortugas terrestres. Weathers y White (1971) encontraron que en *P. scripta* y *C. serpentina* el incremento de temperatura ($T = T_c - T_a$) es más lento para el enfriamiento que para el calentamiento en agua, dando una tasa de calentamiento mayor que de enfriamiento ($E/C < 1$), mientras que en aire es al revés ($E/C > 1$). La misma dinámica hemos encontrado en *Mauremys* en el aire, excediendo el tiempo de calentamiento de 2 a 3 veces el de enfriamiento. Esto sugiere que *Mauremys* posee respuestas fisiológicas capaces de alterar la tasa de transferencia de calor, similar a la de lagartos u otras tortugas semiacuáticas como *C. serpentina* o *P. scripta* (Weathers y White, 1971). La causa de que la pérdida de calor en agua sea más lenta que en aire, podría ser debida a una vasoconstricción periférica para conseguir mantener una T_c interna estable, tal como ocurre en *Iguana* (Bartholomew y Lasiewski, 1965; Morgareidge y White, 1969) y en tortugas con comportamiento de exposición (Weathers y White, 1971). En aire, por el contrario, *Mauremys* tiene una tasa de calentamiento 2 veces menor que la de enfriamiento. Esto podría ser debido a la relativamente alta tasa de pérdida de agua por evaporación ($EWL = \text{evaporative water loss}$), que puede llegar a ser de hasta el 10% del peso del animal a T_a de 45°C y en 5 horas de exposición.

Según el calor latente de vaporización, la evaporación de agua puede reducir la tasa de ganancia de calor durante el calentamiento e incrementar la tasa de pérdida de calor durante el enfriamiento.

Las altas tasas de pérdida de agua por evaporación, pueden apoyarse en la observación del gradiente entre T_c en equilibrio final y T_a en que la temperatura

corporal permanece por debajo de la ambiental entre 1 y 5°C según el rango de T_a (30 y 45°C respectivamente) (Figuras 42 y 43 y Tabla 19).

Este control de la T_c se ha observado también en otros reptiles y anfibios (Hall y Root 1930; Weathers y White, 1971). En formas terrestres, las tasas de calentamiento exceden a las de enfriamiento contrastando con los valores hallados para las acuáticas. Bentley y Schmidt-Nielsen (1966) calcularon que la tasa de pérdida de calor por evaporación (EWL) para *Pseudemys scripta* era alrededor de 10 veces la de la tortuga terrestre *Gopherus agassizzi* (Schmidt-Nielsen y Dawson, 1964), apoyando la teoría de que en tortugas acuáticas el EWL es un factor determinante de mayor importancia en el cálculo de las tasas de calentamiento y enfriamiento en aire, siendo de menor importancia en las tortugas terrestres.

Lucey (1974) encontró en *P. scripta* tasas de calentamiento mayores que las de enfriamiento ($C=0.29$; $E=0.26$), con un valor para el cociente $E/C = 0.90$ (frente a 2.01 de *Mauremys*) inferior al de otras tortugas. Esta baja tasa de intercambio de calor en *Pseudemys*, Lucey lo achacó en parte, al pequeño valor encontrado entre superficie/peso y al efecto aislante de los escudos y de la piel.

En *Mauremys*, aunque el cociente E/C es superior al de *Pseudemys*, la tasa de calentamiento ($T_a = 30^\circ\text{C}$) es igual al de esta especie, la cual podríamos relacionar con las características anatómicas citadas por Lucey, ayudado quizás, de una mayor evaporación de calor por pérdida de agua. Esta pérdida, según Bentley y Schmidt-Nielsen (1966), estaría relacionada con la aridez del medio ambiente, de manera que cuanto más árido sea éste, menor será la pérdida de agua y por tanto, menor la tasa de enfriamiento con respecto a la de calentamiento.

Lucey (1974) comprobó que en *Pseudemys*, la pérdida de agua es mayor que en tortugas terrestres y lagartos. Del total de agua evaporada, el 78 % era vía cutánea y el 22 % restante se perdía por vía respiratoria. También describió que presentar una mayor superficie del cuerpo expuesta al aire, con las patas y cabeza fuera del caparazón, disminuiría el tiempo de enfriamiento y por tanto aumentaría su tasa de pérdida de calor, dando una relación $E/C > 1$, tal como hemos encontrado nosotros en *Mauremys*, aunque Lucey no la describió en *Pseudemys*.

4.4.3. AJUSTES TERMICOS

Respecto al gradiente entre T_a y T_c encontrado en *Mauremys*, podemos compararlo a los datos hallados por Sturbaum (1981) y Sturbaum y Riedesel (1974) en *Terrapene carolina triunguis* y *Terrapene ornata* en que en un rango de temperaturas de 40-45°C y a las 3 horas de exposición, encuentran una diferencia entre aire y cuerpo de 0.56 a 3.88°C respectivamente. Es la misma relación que la descrita por nosotros, de manera que cuanto mayor es la T_a a que está expuesto el animal, más se amplía el gradiente entre T_a y T_c . Cuando los citados autores sometían a las tortugas a una exposición a 48°C durante 3 horas, el gradiente pasaba a ser de 8°C, mientras que a 51°C durante 1.5 horas la diferencia era de 10°C, pero no resistían un tiempo más prolongado de exposición. Comprobaron que efectuaban la regulación por medio de jadeo, que empezaba sobre los 35-36°C de T_c e iba acompañado de movimientos bucofaríngeos. Observaron que la mucosa oral cambiaba de color, pasando de rosado a rojo, por un aumento de flujo sanguíneo.

En *Mauremys*, hemos encontrado que también existe una relación directa entre un incremento de T_a y un aumento del gradiente entre T_c y T_a , de manera que mientras a los 30°C de T_a , el gradiente es de 1°C, a 43°C es de 5°C con un tiempo mínimo de exposición en ambos casos de 3 horas (Tabla 19 y Figuras 42 y 43). Subiendo la T_a a 47°C, se observa que cuando la T_c llega a 40°C hay una disminución transitoria de su T_c en 2-3°C y a partir de aquí vuelve a aumentar, repitiéndose sucesivamente este ciclo durante un periodo aproximado de 2 horas de exposición. A partir de este tiempo, la T_c sufre un aumento progresivo que provoca la muerte del animal. El gradiente encontrado al cabo de 1 hora de exposición a estas temperaturas extremas era de 6.4°C.

Estos intentos de mantener la T_c por debajo de un cierto límite, a partir del cual se considera como letal, podría llevarse a cabo por diferentes mecanismos termorreguladores, tanto fisiológicos, (modificación de la frecuencia cardíaca, aumento de la frecuencia respiratoria, aumento de la ventilación, pérdida de calor por evaporación, jadeo, disminución del hematocrito con la consecuente disminución de viscosidad para facilitar el flujo sanguíneo), como de comportamiento (movimientos de cuello y patas, movimientos bucofaríngeos, huida, cambios de postura).

Hemos podido comprobar algunos de estos mecanismos. Entre ellos, el aumento de frecuencia respiratoria y de la ventilación (descritos en el apartado correspondiente de esta tesis) y pérdida de calor por evaporación de agua, de hasta el 10 % del peso corporal, así como también los referentes a regulación por comportamiento.

Los demás mecanismos fisiológicos citados, son datos observados por Sturbaum (1981) en *T. ornata triunguis*. En esta especie, describió que a temperaturas ambientales de 40-45°C, el hematocrito calculado antes de la exposición al calor era superior al obtenido después de ésta. A 50°C aumentaba un poco. Esta disminución de hematocrito, suponía una disminución de la viscosidad sanguínea, lo cual implicaría una reducción de la resistencia periférica, permitiendo a la sangre circular más fluidamente, e incrementando así la capacidad de disipación de calor por la circulación de la sangre. Dicho autor proponía dos posibles mecanismos para esta disminución del hematocrito: (1) secuestro de las células rojas de la sangre por algunos órganos y (2) incremento del volumen de plasma a expensas del líquido intracelular o intersticial o de ambos.

Es de suponer que si una especie terrestre como es *Terrapene*, es capaz de disminuir el hematocrito por alguna de estas dos causas, una especie semiacuática como *Mauremys* que presenta mayor cantidad de líquido intersticial, podría producir una respuesta similar. El comprobar esta situación se cuenta entre nuestros futuros proyectos de investigación. En cuanto a la pérdida de calor por evaporación, Sturbaum (1981) en *T. carolina triunguis* dio unos valores de 4 a 7 % de pérdida de peso, mientras que Riedesel et al. (1971) en *T. ornata* encontró una pérdida de peso del 4 al 10 % con temperaturas de 45 a 55°C. Por el tipo de hábitat es de suponer que una especie acuática podrá perder más fácilmente agua por evaporación, como mecanismo termorregulador, por su mayor facilidad de obtenerla del medio en que vive, en comparación a una terrestre. Esto podría explicar los altos valores de pérdida de agua por evaporación encontrados en *Mauremys* (10 % del peso corporal).

En otras especies de reptiles no quelonios se ha hallado algo semejante. Así, Case (1972) describió que *Sauromalus obesus*, sometido a una temperatura de 47°C puede mantener su T_b 4°C por debajo de la ambiental durante un periodo de 3 horas de exposición, termorregulando por evaporación.

Boyer (1965) y Weathers y White (1971) observaron también otros mecanismos

termorreguladores en *C. serpentina* y *P. scripta*. Durante el calentamiento se producía una vasodilatación cutánea, con un aumento del flujo sanguíneo, tanto en piel como en la zona del caparazón y se producía una vasoconstricción durante el enfriamiento, lo que ayudaría a modificar las tasas de calentamiento y enfriamiento.

Estos estudios demuestran que las tortugas poseen respuestas fisiológicas para incrementar la tasa de ganancia de calor y disminuir su tasa de pérdida. Estos datos sugieren que las respuestas vasculares del caparazón y piel para calentar y enfriar pueden servir como un determinante de la insolación funcional. Cada respuesta vascular periférica puede disminuir la amplitud de las fluctuaciones de la T_c dentro de un nivel de preferencia. La eficacia de estos mecanismos fisiológicos y de comportamiento para la regulación de la temperatura en tortugas, no puede ser plenamente evaluada si no hay estudios térmicos y de comportamiento apropiados, bajo condiciones naturales del medio ambiente.

Datos publicados por Cagle (1950), Neil y Allen (1954) y Brattstrom (1965) sobre temperaturas corporales de tortugas, no indican claramente si las tortugas mantienen una T_c alrededor de una T_o media de preferencia, como es el caso de lagartos y serpientes (Whitfield y Livezey, 1973). Mientras otros autores si aportan datos de este rango de preferencias (Voight y Johnson, 1976; Graham y Hutchison, 1979; Hutchison, 1979; Gordon y Gatten, 1980; Jarling et al. 1984).

Se ha encontrado que la familia Emyidae presenta frecuentemente exposición al sol, (lo que apoyaría nuestros datos sobre *Mauremys*), mientras que en la familia Chelydridae no se observa. Así, Hammon et al. (1988) describen un comportamiento de exposición en *P. scripta*, mientras que Boyer (1965) sugiere que la absorción de radiación solar por medio de esta exposición y como medio para elevar la T_c , es un mecanismo adaptativo para acelerar los procesos fisiológicos. Se ha sugerido también, que esta exposición puede jugar algún papel en otras funciones relacionadas con la salud del tegumento interno (Cagle, 1950; Neil y Allen, 1954; Brattstrom, 1965).

Bartholomew y Tucker (1963) han sugerido en reptiles distintas vías para el control fisiológico de la T_c , entre ellos: (1) cambios en las propiedades de radiación de la piel; (2) cambios en la ventilación y evaporación; (3) cambios en el flujo de sangre; (4) cambios en la tasa metabólica. Teniendo en cuenta que los poiquiloterms acuáticos

probablemente no pueden mantener la T_c por encima de la T_a (tal como hacen en el aire), estos autores se preguntaron el por qué tenían un comportamiento de exposición.

Hay diversas explicaciones al respecto, propuestas por Boyer (1965). Dicho autor ofrece como hipótesis el que la exposición tendría como propósito: (1) La termorregulación intermitente para acelerar algunas funciones no continuas, como la nutrición o la digestión (apoyando estudios de Cagle, 1950). (2) Acondicionamiento de la piel y caparazón, permitiendo su renovación, liberándolos de parásitos y provocando la eliminación de escamas. (3) Inhibición del desarrollo de algas y ectoparásitos como hongos y sanguijuelas, por medio de la desecación. (4) Permite a la tortuga respirar con menor costo energético. (5) Le permite la síntesis de vitamina D en la piel (corroborado por Pritchard y Greenwood, 1968). (6) Permite a la tortuga descansar de la natación especialmente en aguas con corrientes rápidas.

Estas hipótesis, según el autor, no tienen porque ser excluyentes entre sí, sino que probablemente se combinan entre ellas, produciendo un mayor beneficio.

Hay resultados que apoyan que la capacidad de calentar más rápidamente y disminuir la tasa de enfriamiento en agua, tal como ocurre en *Mauremys*, representa una ganancia de tiempo en la transferencia térmica, de modo que pueda mantenerse una T_c relativamente alta que permita mantener niveles de actividad óptimos para el animal.

Como hemos descrito anteriormente, las tortugas terrestres presentan unas tasas más altas de enfriamiento que de calentamiento, estando adaptadas a retardar la ganancia de calor y aumentar su pérdida, lo que haría aparentar que estos animales presentan algunas veces una situación que favorece el soportar mejor un estrés frente al calor. Sin embargo, están preparados con diversos mecanismos para disminuir el tiempo de exposición a temperaturas ambientes elevadas, que puedan resultar peligrosas, disminuyendo su actividad diurna, ampliándola a horas crepusculares o nocturnas. Si no es este su comportamiento, pueden desarrollar la capacidad de controlar la conductancia, como ocurre en el caso de *Terrapene ornata* y *Terrapene carolina triunguis* (Sturbaum y Riedesel, 1974) Sturbaum, 1981) y en *T. carolina* y *Gopherus polyphemus* (Spray y May, 1972), todas de hábitat terrestre.

Las tortugas acuáticas como *Mauremys* y que siguen el patrón de comportamiento

de las terrestres, de mantener unas tasas de calentamiento inferiores a las de enfriamiento, en aire, usan una estrategia diferente: al estar expuestas a altas T_a , reducen el tiempo de exposición al sol, sumergiéndose, si están en la superficie del agua, o retornando a ella si están en la orilla, con lo cual disminuyen la T_c hasta unos niveles óptimos. Estos datos estarían apoyados por los trabajos de Spray y May (1972) sobre *P. scripta*, *P. floridana* y *C. picta belli*.

Por último, solamente nos queda explicar que ajustando los datos a un sistema de 2º orden para comprobar la respuesta dinámica de *M. caspica* frente a las variaciones de temperatura ambiental, se obtiene una mejora con respecto al ajuste a un sistema de primer orden como el utilizado por otros autores (Batholomew y Tucker, 1964; Weathers, 1970; Grigg y Alchin, 1976; Smith, 1976; Drane, 1980; Drane y Yerbury, 1982; Dupré et al. 1986).

De forma general, en un vertebrado ectotermo se tiene que considerar que está constituido por dos compartimentos: uno central isotérmico y otro periférico aislante, con una cierta capacitancia térmica. Esto hace que cuando un animal de este tipo se encuentra sometido a unas variaciones de T_a , se produzcan unas respuestas del tipo función escalón. Es decir, en una primera fase del proceso, no hay una respuesta marcada de la T_c frente a las variaciones de T_a y es a partir de un determinado periodo de tiempo cuando si se produce una respuesta de tipo exponencial. Este escalón vendría determinado precisamente por este compartimento externo, además de por otras respuestas fisiológicas ya descritas.

De forma generalizada, se considera que cuando un vertebrado ectotermo es expuesto a una variación de T_a del tipo función escalón, tras un retardo temporal, la temperatura corporal del animal varía de forma exponencial con respecto al tiempo, según la forma expresada por Drane y Yerbury (1982):

$$T = T_i - (T_i - T_f) \cdot (1 - e^{-t/T'})$$

siendo:

T = temperatura corporal al tiempo t (°C)

T_i = temperatura inicial a $t = 0$ (°C)

T_F = temperatura final en equilibrio ($^{\circ}\text{C}$)

t = tiempo (segundos)

τ' = constante de tiempo térmica de un reptil (segundos)

Una τ' alta resulta de una relativamente baja respuesta a la función escalón, mientras que una pequeña τ' produce una importante respuesta.

Para facilitar el cálculo de intercambio de calor con el medio, la mayoría de autores utilizan una función lineal de 1^{er} orden, considerando lineal la relación de T_c con la tasa de intercambio de calor respecto al tiempo, restringiendo el estudio dentro del margen térmico donde dicha relación es lineal.

Usualmente se asume como simplificación, la existencia de un compartimento central isotérmico y de otro periférico, cuya capacitancia térmica se considera despreciable frente a la del primero. La delimitación entre ambos es difícil, pues son susceptibles de modificación mediante respuestas vasculares que varían el grado de convección de calor. También se presupone que la producción metabólica de calor y su pérdida por evaporación guardan una proporcionalidad con respecto a la T_c . Sin embargo, algunos autores han señalado desviaciones frente a esta dinámica de 1^{er} orden (Bartholomew y Tucker, 1964; Weathers, 1970; Smith, 1976; Grigg y Alchin, 1976; Dupré et al. 1986).

Nosotros también detectamos desviaciones de este tipo en los estudios realizados sobre intercambio de calor en *M. caspica*, sobre todo hacia los extremos del intervalo de temperaturas estudiadas. Esto nos llevó a intentar aplicar una función de transferencia de 2^o orden que tenía en cuenta la capacitancia térmica del compartimento periférico.

5. CONCLUSIONES

1.- El valor de la compliancia hallado en *Mauremys caspica* corresponde al de una estructura de pulmón multicameral. La compliancia guarda una relación alométrica con respecto al peso corporal que indica una pérdida de elasticidad de los tejidos con la edad.

2.- El grado de histéresis se encuentra dentro del margen inferior de valores hallados para otros quelonios, siendo indicativo de un pulmón poco septado.

3.- El volumen pulmonar en relación al peso corporal hallado en *Mauremys caspica*, es el mayor descrito en los quelonios y guarda relación con su capacidad de flotación. El exponente alométrico hallado entre peso corporal y volumen pulmonar, es inferior a 1.

4.- En el diagrama O_2 - CO_2 , se observa un aumento progresivo de la P_{ACO_2} frente a una disminución de la P_{AO_2} , al incrementarse la temperatura corporal, lo que indica un control ventilatorio efectivo de la alcalinidad relativa entre 5-35°C, no así para 40°C.

5.- La tasa de intercambio respiratorio pulmonar (R) se incrementa de forma lineal con la temperatura corporal desde 5 a 40°C. No obstante la ventilación relativa al consumo de oxígeno disminuye con la temperatura entre 5 y 35°C.

6.- La frecuencia ventilatoria aumenta en relación a la temperatura corporal, a expensas de una menor duración de los períodos de apnea.

7.- A 40°C de temperatura corporal, se produce una respuesta hiperventilatoria frente a la hipertermia y un aumento de la ventilación relativa (\dot{V}/\dot{V}_{CO_2}), no manteniéndose el patrón típico de control del equilibrio ácido-base dado para ectotermos.

8.- El impacto de la respuesta ventilatoria que se produce a 40°C sobre la P_{ACO_2} , es menor de lo esperado debido a la no homogeneidad en la composición de los gases pulmonares y al marcado incremento del espacio muerto fisiológico (V_D). Esto representa un patrón ventilatorio eficaz para la regulación térmica, pues permite un incremento de pérdida de agua por evaporación, con menor incidencia sobre el equilibrio ácido-base.

9.- Durante un proceso de calentamiento y enfriamiento continuo entre 25 y 45°C, los valores de la P_{ACO_2} describen un ciclo de histéresis, siendo más bajos para la fase de enfriamiento.

10.- La tasa de intercambio de calor en aire, es mayor durante la fase de enfriamiento que durante el calentamiento. En agua se invierten los resultados, lo que indica la existencia de mecanismos fisiológicos de control.

11.- Se han encontrado desviaciones con respecto a una relación logarítmica inversa entre peso corporal y tasa de intercambio de calor. La variación de la temperatura con respecto al tiempo, en animales sometidos a un escalón térmico ambiental, se ajusta mejor a un sistema de segundo orden, que considera la capacidad calorífica del compartimento periférico, que no a uno de primer orden. La constante de tiempo para ganancia o pérdida de calor presenta una relación lineal con el peso corporal.

6. BIBLIOGRAFIA

- Ackerman, R.A., White, F.N. (1980). The effects of temperature on acid-base balance and ventilation of the marine iguana. *Resp. Physiol.*, 39: 133-147.
- Ackerman, R.A., White, F.N. (1979). Cyclic carbon dioxide exchange in the turtle, *Pseudemys scripta*. *Physiol. Zool.*, 52: 378-389
- Adams, W.E. (1958). The comparative morphology of the carotid body and carotid sinus. Springfield, ILL, C.C. Thomas, 272 pp.
- Adrian, E.D. (1933). Afferent impulses in the vagus and their effect on respiration. *J. Physiol. (London)*. 79: 332-358.
- Agassiz, J.L.R. (1857). Contributions to the Natural History of the United States. Vol. I, li + 452 pp. Boston: Little, Brown and Co.
- Agostoni, E., Thimm, F.F., Fenn, W.O. (1959). Comparative features of the mechanics of breathing. *J. Appl. Physiol.* 14: 679-683.
- Agostoni, E., Mead, J. (1964). Statics of respiratory system. In: *Handbook of Physiology, Section 3. Respiration. Vol. I* edited by W.O. Fenn and H. Rahn. Washington, D.C., American Physiology Society, pp. 387-409.
- Alberts, C., Gotz, K.H., Welbers, P. (1978). Adaptation of blood gases to diurnal temperature changes in a desert lizard, *Uromastyx ancanthinurus*. *J. Physiol. (London)*. 217: 80P-81P.
- Alexandrov, V.Y. (1964). Cytophysiological and cytoecological investigations of resistance of plant cells towards the action of high and low temperature. *Q. Rev. Biol.* 39: 35-77.
- Anthonisen, N.R., Bartlett, D., Tenney, S.M. (1965). Postural effect on ventilatory control. *J. Appl. Physiol.* 20: 191-196.
- Austin, J.H., Sunderman, F.W., Camack, J.G. (1927). Studies in serum electrolyte composition and the pH of a poikilotherms animal at different temperatures. *J. Biol. Chem.* 72: 677-685.
- Austin, J.H., Cullen, G.E. (1925). Hydrogen ion concentration of the blood in health and disease. *Medicine*, 4: 275-343.
- Avery, R.A. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. In: *Biology of the Reptilia, Vol. 12. Physiology C: Physiological Ecology*, 93-166. Gans, C. and Pough, F.H. (eds.). London: Academic Press.
- Babák, E. (1914a). Über die atembewegungen und ihre regulation bei eidechsen. *Pflug. Arch. Ges. Physiol.* 16: 531-571.
- Babák, E. (1914b). Über die atembewegungen und ihre regulation bei den pauzerrechenen. *Pflug. Arch. Ges. Physiol.* 156: 572-601.
- Ballintijn, C.M. (1982). Neural control of respiration in fishes and mammals. In: *Proc. Third Congress of ESCPB. Vol. 1*, edited by A.D.F. Adink and N. Spronk. Oxford. Pergamon Press, pp. 127-140.
- Barrow, R.F. (1976). Nonbreathing valve system for small animal respiratory measurements. *J. Appl. Physiol.* 40(1): 108-109.
- Bartels, H., Dejours, P., Kellogg, H., Mead, J. (1973). Glossary on respiration and gas exchange. *J. Appl. Physiol.* 34: 549-558.

- Bartels, H. (1971). Biological Handbooks: Respiration and circulation. Federation of the American Societies of Experimental Biology. Bethesda, Md. Table 14, p.22.
- Bartholomew, G.A., Tucker, U.A. (1963). Control of changes in body temperature, metabolism and circulation by the agamid lizard *Amphibolurus barbatus*. *Physiol. Zool.* 36: 199-218.
- Bartholomew, G.A., Tucker, V.A. (1964). Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption and heart rate in Australian varanid lizards. *Physiol. Zool.* 37: 341-354.
- Bartholomew, G.A., Lasiewsky, R.C. (1965). Heating and cooling rates, heart rate and simulated diving in the Galapagos marine iguana. *Comp. Biochem. Physiol.* 16: 537-582.
- Bartholomew, G.A., Tucker, V.A., Lee, A.K. (1965). Oxygen consumption, thermal conductance and heart rate in the Australian skink, *Tiliqua scincoides*. *Copeia*, 169-173.
- Bartlett, D.Jr., Mortola, J.P., Doll, E.J. (1986). Respiratory mechanics and control of the ventilatory cycle in the garter snake. *Respir. Physiol.* 64: 13-27.
- Bazzet, H.C., Love, L., Newton, L., Eisenberg, L., Day, R., Forster, R. (1948). Temperature changes, in blood flowing in arteries and veins in man. *J. Appl. Physiol.* 1: 3-19.
- Beitinger, T.L., Thommes, M.M., Spigarelli, S.A. (1977). Relative roles of conduction and convection in the body temperature change of gizzard shad, *Porosoma cepedianum*. *Comp. Biochem. Physiol.* 57A: 275-279.
- Belkin, D.A. (1968a). Aquatic respiration and underwater survival of two freshwater turtle species. *Respir. Physiol.* 41(1):1-4.
- Belkin, D.A. (1968b). Anaerobic brain function: Effects of stagnant and anoxic anoxia on persistence of brathing in reptiles. *Science, New York.* 162: 1017-1018.
- Belkin, D.A. (1961). Anaerobic mechanisms in the diving of the loggerhead musk turtle, *Sternotherus minor*. Ph. D. dissertation, University of Florida.
- Belkin, D.A. (1964). Variations in the heart rate during voluntary diving in the turtle *Pseudemys concinna*. *Copeia*, 321-330.
- Benchetrit, G., Armand, J., Dejourns, P. (1977). Ventilatory chemoreflex drive in the tortoise, *Testudo horsfieldi*. *Respir. Physiol.* 31: 183-191.
- Benchetrit, G., Dejourns, P. (1980). Ventilatory CO₂ drive in the tortoise *Testudo horsfieldi*. *J. Exp. Biol.* 87: 229-236.
- Benedict, F.G. (1932). The physiology of large reptiles. *Publ. Carneg. Inst.* 425.
- Bennet, A.F., Dawson, W.R. (1976). Metabolism In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 5, Physiology A. Gans, C. and Dawson, W.R. eds. pp. 127-233. Academic Press, New York.
- Bennet, A.F. (1973a). Ventilation in two species of lizards during rest and activity. *Comp. Biochem. Physiol.* 46A: 653-671.
- Bennet, A.F. (1973b). Blood physiology and oxygen transport during activity in two lizards, *Varanus gouldii* and *Sauromalus hispidus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 46A: 673-690.
- Bennet, A.F., Dawson, W.R. (1971). Oxygen consumption reptiles. In: *Respiration and Circulation*. Edited by Altman, P.L. and Dittner, D.S., pp. 472-481. Fedn. Amer. Soc. Exp. Biol., Bethesda, Md.

- Bennet, A.F., Dawson, W.R. (1972). Aerobic and anaerobic metabolism during activity in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. *J. Comp. Physiol.* 81: 289-299.
- Bennet, A.F., Litch, P. (1972). Anaerobic metabolism during activity in lizards. *J. Comp. Biochem.* 81: 277-288.
- Bentley, P.J., Schmidt-Nielsen, K. (1966). Cutaneous water loss in reptiles. *Science*, 151: 1547-1549.
- Berkson, H. (1966). Physiological adjustments to prolonged diving in the Pacific green turtle (*Chelonia mydas agassizii*). *Comp. Biochem. Physiol.* 18: 101-119.
- Betha, N.J. (1972). Effects of temperature on heart rate and rates of cooling and warming in *Terrapene ornata*. *Comp. Biochem. Physiol.* 41A: 301-305.
- Bickler, P.F. (1981). Effects of temperature on acid-base balance and ventilation in desert iguanas. *J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Physiol.* 51: 452-460.
- Black, C.P., Tenney, S.M. (1980). Oxygen transport during progressive hypoxia in high-altitude and sea-level water fowl. *Respir. Physiol.* 39: 217-239.
- Boelaert, R. (1941). Sur la physiologie de la respiration des Lacertiens. *Arch. Intern. Physiol.* 51: 379-437.
- Bogert, C.M. (1949a). Thermoregulation in reptiles: a factor in evolution. *Evolution*, 3: 195-211.
- Bogert, C.M. (1949b). Thermoregulation and eccentric body temperatures in Mexican lizards of the genus *Sceloporus*. *An. Inst. Biol. Mexico*, 20: 415-426.
- Bogert, C.M. (1959a). How reptiles regulate their body temperature. *Sci. Amer.* 200: 105-120.
- Boggs, D.F., Kilgore, D.L., Birchard, G.F. (1984). Respiratory physiology of burrowing mammals and birds. *Comp. Biochem, Physiol.* 77A: 1-7
- Bohr, C. (1891). Ueber die lungenathmung. *Skand. Arch. Physiol.* 2: 236-268.
- Bouhuys, A. (1977). The physiology of breathing. Edited by Grune & Stratton, Academic Press.
- Boutilier, R.G., Glass, M.L., Heisler, N. (1987). Blood gases, function of temperature in the anuran amphibious *Xenopus laevis* and *Bufo marinus*. *J. Exp. Biol.* 130: 13-25.
- Bouverot, P. (1978). Control of breathing in birds compared with mammals. *Physiol. Rev.* 58: 604-655.
- Boyer, D.R. (1965). Ecology and the basking habit in turtles. *Ecology*, 46: 99-118.
- Boyer, D.R. (1963). Hypoxia: effects on heart rate and respiration in the snapping turtle. *Science*, 140: 813-814.
- Brattstrom, B.H. (1961b). Thermoregulation in tropical amphibians. (Yearbook). *Amer. Philos. Soc.*, 284-287.
- Brattstrom, B.H. (1963). A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. *Ecology*, 44: 238-255.
- Brattstrom, B.H. (1970). Amphibia. In: *Comp. Physiol. of Thermoregulation. Vol. I. Invertebrates and Nonmammalian Vertebrates*. Edited by G.C. Whittow, pp. 135-166. Academic Press, New York.

- Brattstrom, B.H. (1965). Body temperature of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73: 376-422.
- Brattstrom, B.H. (1971). Social and thermoregulatory behavior of the bearded dragon, *Amphibolurus barbatus*. *Copeia*, 484-497.
- Brattstrom, B.H. (1973). Rate of heat loss by large Australian monitor lizards. *Bull. 5th. Calif. Acad. Sci.* 73: 52-54.
- Brett, J.R. (1972). The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* 14: 151-170.
- Brett, J.R. (1956). Some principles in the thermal requirements of fishes. *Q. Rev. Biol.* 31: 75-87.
- Brongersma, L.D. (1957a). Notes upon the trachea, the lungs and the pulmonary artery in snakes. III. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* C60: 299-313.
- Brongersma, L.D. (1957b). Notes upon the trachea, the lungs and the pulmonary artery in snakes. III. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* C60: 451-457.
- Burggren, W.W. (1975). A quantitative analysis of ventilation tachycardia and its control in two chelonians, *Pseudemys scripta* and *Testudo graeca*. *J. Exp. Biol.*, 63: 367-380.
- Burggren, W.W., Shelton, G. (1979). Gas exchange and transport during intermittent breathing in chelonian reptiles. *J. Exp. Biol.*, 82: 75-92
- Burggren, W.W., Glass, M.L., Johansen, K. (1978). Intrapulmonary variation of gas partial pressures and ventilation inequalities in chelonian reptiles. *J. Comp. Physiol.* 126: 203-209.
- Burggren, W.W. (1978). Influence of intermittent breathing on ventricular depolarization patterns in Chelonian reptiles. *J. Physiol. (London)*. 278: 349-364.
- Burggren, W.E. (1977). The pulmonary circulation of the chelonian reptile: Morphology, haemodynamics and pharmacology. *J. Comp. Physiol.* 116: 303-323.
- Cabanac, M., Hammel, H.T., Hardy, J.D. (1967). *Tiliqua scincoides*: temperature-sensitive units in lizard brain. *Science, New York*, 158: 1050-1051.
- Cagle, R.F. (1950). The life history of the slider turtle, *Pseudemys scripta troosti* (Holbrook). *Ecological Monographs*, 20: 31-54.
- Cameron, J.N. (1976). Branchial ion uptake in arctic grayling: Resting values and effects of acid-base disturbance. *J. Exp. Biol.* 64: 711-725.
- Case, T.J. (1972). Thermoregulation and evaporative cooling in the chuckwalle, *Sauromalus obesus*. *Copeia*, 145-150.
- Cherchi, M.A. (1956). Thermoregolazione in *Testudo hermanni*. *Gnelin. Boll. Mns. Inst. Biol. Univ. Genova*, 26: 5-46.
- Cherchi, M.A. (1958). Termoregolazione in *Emys orbicularis* (Linneo). *Bolletino Museo Istituti Biologici Universite Genova*, 28: 123-168.
- Cherniack, N.S., Longobardo, G.S. (1970). Oxygen and carbon dioxide gas stores of the body. *Physiol. Rev.* 50: 196-243
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1968). Thermoregulation in tortoises. *Nature, London*. 217: 575.

- Cloudsley-Thompson, J.L. (1971). The temperature and water relations of reptiles. Marrow Technical Library, Watford, 159 pp.
- Cloudsley-Thompson, J.L. (1974). Physiological thermoregulation in the spurred tortoise (*Testudo graeca*, L.). J. Natur. Hist. 8: 577-587.
- Colbert, E.H., Cowles, R.B., Bogert, C.M. (1946). Temperature tolerances in the American alligator and their bearing on the habits, evolution, and extinction of the dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 87: 327-374.
- Comroe, J.H., Forster, R.E.II, Dubois, A.B., Briscoe, W.A., Carlsen, E. (1955). The lung. Clinical physiology and pulmonary function tests. Year book medical publishers, Inc. Chicago.
- Coon, R.L., Zupertu, E. J., Kampine, J.P. (1984). Systemic arterial pH servocontrolled ventilator simulation of the respiratory control system. Respir. Physiol. 58: 345-350.
- Cowles, R.B. (1958). Evolution of dermal temperature regulation. Evolution. 12: 347-357.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 83: 261-296.
- Cowles, R.B. (1962). Semantics in biothermal studies. Science, 135: 670.
- Craig, A.J. (1973). Evidence for thermoregulation in the tortoise *Chersine angulata*. Zoologica Africana, 8: 259-264.
- Crawford, C., Kempe, G. (1971). Physiological responses of the lizard *Sauromalus obesus* to changes in ambient temperatures. Am. J. Physiol. 220: 1256-1260.
- Crawford, E.C., Gatz, R.N. (1974). Carbon dioxide tension and pH of the blood of the lizard, *Sauromalus obesus*, at different temperatures. Comp. Biochem. Physiol. A47: 529-534.
- Crawford, E.C.Jr., Schultetus, R.R. (1970). Cutaneous gas exchange in the lizard *Sauromalus obesus*. Copeia, 179-180.
- Crawford, E.C.Jr., Gratz, R.N., Magnussen, H., Perry, S.F., Piiper, J. (1976). Lung volumes pulmonary blood flow and carbon monoxide diffusing capacity of turtles. J. Comp. Physiol. 107: 169-178.
- Crawshaw, L.I. (1979). Responses to rapid temperature change in vertebrate ectotherms. Am. Zool. 19: 225-237.
- Crawshaw, L.I., Johnson, M.H., Lemons, D.E. (1978). Temperature selection and responses to rapid temperature change in the turtle *Pseudemys scripta*. Fed. Proc. 37: 622.
- Crosfill, M.L., Widdicombe, J.G. (1961). Physical characteristics of the chest and lungs and the work of breathing in different mammalian species. J. Physiol. (London), 158: 1-14.
- Cunningham, D.J.C. (1987). Review lecture. Studies on arterial chemoreceptors in man. J. Physiol. (London), 384: 1-26.
- D'Miel, R., Borut, A. (1972). Thermal behavior, heat exchange and metabolism in the desert snake *Spalerosophis cliffordi*. Physiol. Zool. 45, 78-94.
- Davies, D.G., Thomas, J.L., Smith, E.N. (1982). Effect of body temperature on ventilatory control in the alligator. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 52(1): 114-118.

- Davies, D.G. (1978). Temperature-induced changes in blood acid-base status in the alligator, *Alligator mississippiensis*. J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol. 45, 922-926.
- Dawson, W.R. (1967). Interspecific variation in physiological responses of lizards to temperature. In: Lizard Ecology: A Symposium. Edited by W.W. Milstead. Columbia, MO., University Missouri Press, pp. 230-257.
- Dejours, P. (1976). Water versus air as the respiratory media. Respiration of amphibious vertebrates. Ed. G.M. Hughes: 1-15. London, New York, San Francisco. Academic Press.
- Dejours, P. (1975). Principles of Comparative Respiratory Physiology. American Elsevier, pp. 1-253. Amsterdam: North Holland Publishing Company.
- Dejours, P. (1988). Respiration in water and air: Adaptations. Regulation. Evolution. Elsevier Science Publishing, pp. 1-179.
- Dejours, P., Garey, W.F., Rahn, H. (1970). Comparison of ventilatory and circulatory flow rates between animals in various physiological conditions. Respir. Physiol. 9, 108-117.
- Dejours, P. (1972). Comparison of gas transport by convection among animals. Respir. Physiol. 14: 96-104.
- Dejours, P. (1966). Respiration. New York, Oxford University Press. 244 p.
- Dejours, P., Puccinelli, R., Armand, J., Dicharry, M. (1965). Concept and measurement of ventilatory sensitivity to carbon dioxide. J. Appl. Physiol. 20: 890-897.
- Dejours, P. (1979a). La vie dans l'eau et dans l'air. Pour la Science No. 20: 87-95.
- Dejours, P. (1979b). L'Everest sans oxygene: le probleme respiratoire. J. Physiol. (Paris) 75: 49A.
- Dejours, P. (1981). Principles of Comparative Respiratory Physiology, 2nd edition. (First edition 1975). Elsevier, Amsterdam, North-Holland, 265 p.
- Dejours, P. (1982). Mount Everest and beyond: breathing air. In: A Companion to Animal Physiology, edited by C.R. Taylor, K. Johansen and L. Bolis. New York, Cambridge University Press, pp. 17-30.
- Dejours, P. (1959). La regulation de la ventilation au cours de l'exercice musculaire chez l'homme. J. Physiol. (Paris), 51: 163-261.
- Dessaner, H.C. (1970). Blood chemistry of reptiles: physiological and evolutionary aspects. Biology of the Reptilia, edited by C. Gans. New York, Academic Press.
- Dill, D.B. and Edwards, H.T. (1935). Properties of reptilian blood IV. The alligator (*Alligator mississippiensis dandius*). J. Cell. Comp. Physiol. 2, 243-254.
- Dill, D.B. and Edwards, H.T. (1931). Physicochemical properties of crocodile blood (*Crocodylus acutus*, Cuvier). J. Biol. Chem. 90, 515-530.
- Donnelly, P. and Woolcock, A.J. (1977). Ventilation and gas exchange in the carpet python, *Morelia spilotes variegata*. J. Comp. Physiol. 122: 403-418.
- Dontcheff, L. and Kayser, C. (1937). Les effets des variations de la temperature ambiante sur le quotient respiratoire et le reserve alcaline de la tortue. C.r. hebd. Seanc. Soc. Biol. 124, 364-366.

-Drane, C.R. and Yerbury, M.J. (1982). Measuring thermal time constants of reptiles under conditions of linearly-varying ambient temperatures. *J. Theor. Biol.* 95: 531-542.

-Drane, C.R. (1980). Mathematical modelling of transient heat transfer in animals. PhD. Thesis, University of Sydney.

-Drastich, L. (1925). Ueber das leben der salamandre larven bei hohem und niedrigem sauerstoffpartialdruck. *Z. Vgl. Physiol.* 2: 632-657.

-Drorbaugh, J.E. (1960). Pulmonary function in different animals. *J. Appl. Physiol.* 15: 1069-1072.

-DuBois, A.B., Fowler, R.C., Soffer, A., Fenn, W.O. (1952). Alveolar CO₂ measured by expiration into the rapid infrared gas analyzer. *J. Appl. Physiol.* 4: 526-534.

-DuBois, A.B. (1952). Alveolar CO₂ and O₂ during breath holding, expiration and inspiration. *J. Appl. Physiol.* 5: 1-12.

-Duncker, H.R. (1978). Funktionsmorphologia des atemapparates und coelom-gliederung bei reptilien, vogeln und saugern. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 99-132.

-Duncker, H.R. (1977). General morphological principles of amniotic lungs. In: *Respiratory function in birds, adult and embryonic*. Edited by J. Piiper. Heidelberg. Springer Verlag, pp. 2-15.

-Dupré, R.F., Taylor, R.F., Frazier, D.T. (1986). Static lung compliance during the development of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Respir. Physiol.* 59: 231-238.

-Earll, Ch.R. (1982). Heating, cooling and oxygen consumption rates in *Varanus bengalensis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 72A (2): 377-381.

-Edgren, R.A. and Edgren, M.K. (1955). Thermoregulation in the musk turtle *Sternotherus odoratus*. *Herpetologica*, 11: 213-217.

-Edwards, H.T. and Dill, D.B. (1935). Properties of reptilian blood II. The gila monster (*Heloderma suspectum cope*). *J. Cell. Comp. Physiol.* 6: 21-35.

-Ellis, H.I. and Ross, J.P. (1978). Field observations of cooling rates of Galapagos land iguanas (*Cronolophus subcristatus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 59A: 205-209.

-Farber, J. and Rahn, H. (1970). Gas exchange between air and water and the ventilation pattern in the electric eel. *Respir. Physiol.* 9: 151-161.

-Fedde, M.R., Kuhlmann, W.D., Scheid, P. (1977). Intrapulmonary receptors in the Tegu lizard. I. Sensitive to CO₂. *Respir. Physiol.* 29: 35-48.

-Fedde, M.R., Peterson, D.F. (1970). Intrapulmonary receptor response to changes in airway-gas composition in *Gallus domesticus*. *J. Comp. Physiol.*, (London) 209: 609-625.

-Fedde, M.R., Kuhlmann, W.D. (1978). Intrapulmonary carbon dioxide sensitive receptors: amphibians to mammals. In: *Respiratory Function in Birds Adult, and Embryonic*. Edited by J. Piiper. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, pp. 33-50.

-Fenn, W.O., Rahn, H., Otis, A.B. (1946). A theoretical study of the composition of alveolar air at altitude. *Am. J. Physiol.* 146: 637-653

-Fitch, H.S. (1956). Temperature responses in free-living amphibians and reptiles of northeastern Kansas. *Univ. Kansas Pub. Mus. Natur. Hist.*, 8: 417-476.

- Folk, G.E.Jr. (1974). Textbook of Environmental Physiology. Lea and Febiger, Philadelphia.
- Frankel, H.M., Stemberg, G., Gordon, J. (1966). Effects, of temperature on blood gases, lactate and pyruvate in turtles, *Pseudemys scripta elegans*, in vivo. Comp. Biochem. Physiol. 19: 279-283.
- Frankel, H.M., Spitzer, A., Blaine, J., Schoener, E.P. (1969). Respiratory response of turtles (*Pseudemys scripta*) to changes in arterial blood gas composition. Comp. Biochem. Physiol. 31: 535-546.
- Fry, F.E.J. (1967). Responses of vertebrate poikilotherms to temperature. In: Thermobiology. Edited by Rose, A.H., Academic Press, New York, pp. 375-409.
- Fry, F.E.J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Fish Physiology VI. Environmental Relations and Behavior. Edited by Hoar, W.S. and Randall, D.J., Academic Press, New York, pp. 79-88.
- Fry, F.E.J. (1947). Effects of the environmental on animal activity. Pub. Ont. Fish Res. Lab. 68: 1-62.
- Funck, G.D., Milsom, W.K. (1987). Changes in ventilation and breathing pattern produced by changing body temperature and inspired CO₂ concentration in turtles. Resp. Physiol. 67: 37-51.
- Gans, C., Hughes, G.M. (1967). The mechanism of lung ventilation in the tortoise *Testudo graeca* (Linne). J. Exp. Biol. 47: 1-20
- Gans, C., Clark, B. (1976). Studies on ventilation of *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Reptilia). Respir. Physiol. 26: 285-301.
- Gans, C. (1970a). Respiration in early tetrapods the frog is a red herring. Evolution, 24: 723-724.
- Gans, C. (1970b). Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates. Forma Functio, 3: 61-104.
- Gans, C. (1976). Ventilatory mechanics and problems in some amphibious aspiration breathers (Chelydra, caiman-Reptilia). In: Respiration in Lower Vertebrates. Edited by G.M. Hughes, Academic Press, London, pp. 357-374.
- Gatten, R.E. (1974). Effects of temperature and activity on aerobic and anaerobic metabolism and heart rate in the turtles, *Pseudemys scripta* and *Terrapene ornata*. Comp. Biochem. Physiol. 48A: 619-648.
- Gaunt, A.S., Gans, C. (1969). Mechanics of respiration in the snapping turtle *Chelydra serpentina* (Linne). J. Morph. 128: 195-227.
- Gautier, H. (1973). Respiratory responses of the anesthetized rabbit to vagotomy and thoracic dorsal rhizotomy. Respir. Physiol. 17: 238-247.
- George, J.C., Shah, R.V. (1954). The occurrence of a striated outer muscular sheath in the lungs of *Lissemys punctata granosap* (Schoepff.) J. Anim. Morph. Physiol. 1: 13-16.
- George, J.C. and Shah, R.V. (1959a). The structural basis of the evolution of the respiratory mechanism in Chelonia. J. Anim. Morph. Physiol. 6: 1-9.
- George, J.C. and Shah, R.V. (1955). Respiratory mechanism in the Chelonia. J. Anim. Morph. Physiol. 1: 30-32
- Giordano, R.V., Jackson, D.C. (1973.). The effect of temperature on ventilation in the green iguana, *Iguana iguana*. Comp. Biochem. Physiol. A45: 235-238.

- Girgis, S. (1961). Aquatic respiration in the common Nile turtle *Trionyx tringuis* (Forsk.). *Comp. Biochem. Physiol.* 3: 206-217.
- Glass, M.L., Hicks, J.W., Riedesel, M.L. (1979). Respiratory responses to long term temperature exposure in the box turtle, *Terrapene ornata*. *J. Comp. Physiol.*, 131: 353-359
- Glass, M., Burggren, W.W., Johansen, K. (1978). Ventilation in an aquatic and a terrestrial chelonian reptile *J. Exp. Biol.*, 72: 165-179
- Glass, M.L., Boutilier, R.G., Heisler, N. (1983). Ventilatory control of arterial P_{O_2} in turtle *Chrysemys picta bellii*. Effects of temperature and hypoxia. *J. Comp. Physiol.* 151: 145-153
- Glass, M.L., Boutilier, R.G., Heisler, N. (1985). Effects of body temperature on respiration, blood gases and acid-base status in the turtle *Chrysemys picta bellii*. *J. Exp. Biol.* 114: 37-51
- Glass, M.L., Johansen, K. (1976). Control of brathing in *Acrochordus javanicus*, and aquatic snake. *Physiol. Zool.* 49: 328-340.
- Glass, M.L., Johansen, K. (1979). Periodic breathing in the crocodile, *Crocodylus niloticus*: Consequences for the gas exchange ratio and control of breathing. *J. Exp. Zool.* 208: 319-326.
- Glass, M.L. and Wood, S.C. (1983). Gas exchange and control of breathing in reptiles. *Physiol. Rev.* 63: 232-260.
- Glidewell, J.R., Beitinger, T.L., Fitzpatrick, L.C. (1981). Heat exchange in submerged red-eared turtle, *Chrysemys scripta*. *Comp. Biochem. Physiol.* 70A: 141-143.
- Gordon, W.S. and Gatten, R.E. (1980). Thermal preference in snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Copeia*, 1: 149-152.
- Graham, T.E. and Hutchison, V.H. (1979). Turtle diel activity: response to different regimes of temperature and photoperiod. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A: 299-305.
- Graham, J.B. (1974). Aquatic respiration in the sea snake *Pelamis platuris*. *Respir. Physiol.* 21: 1-7.
- Gratz, R.K. and Dean, J.B. (1981). The effect of inspired gases, body temperature and bilateral vagotomy on ventilation in snakes. *Physiologist*, 24: 129.
- Grigg, G.C. and Alchin, J. (1976). The role of the cardiovascular system in thermoregulation of *Crocodylus johnstoni*. *Physiol. Zool.* 49: 24-36.
- Haldane, J.S. and Priestley, J.G. (1935). *Respiration*. Clarendon Press. Oxford.
- Hall, F.G. and Root, R.W. (1930). The influence of humidity on the body temperature of certain poikilotherms. *Biol. Bull.* 58: 52-58.
- Hammel, H.T., Caldwell, F.T.Jr., Abrams, R.M. (1967). Regulation of body temperature in the blue-tongued skink. *Science*, New York, 156: 1260-1262.
- Hammond, K.A., Spotila, J.R., Standora, E.A. (1988). Basking behavior of the turtle *Pseudemys scripta*: Effects of digestive state, acclimation temperature, sex and season. *Physiol. Zool.* 61 (1): 69-77.
- Hansen, I.B. (1941). The breathing mechanism of turtles. *Science*, New York. 96:64.
- Hardy, J.D. (1961). Physiology of temperature regulation. *Physiol. Rev.* 41: 521-606.

- Hazel, J.R., Garlick, W.S., Sellner, P.A. (1978). The effects of assay temperature upon the pH optima of enzymes from poikilotherms: A test of the imidazole alaphastat hypothesis. *J. Comp. Physiol.* 123B: 97-104.
- Heath, J.E., Gasdorf, E., Northcutt, R.G. (1968). The effect of thermal stimulation of anterior hypothalamus on blood pressure in the turtle. *Comp. Biochem. Physiol.* 26: 509-518.
- Heath, S.E. (1965). Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 64: 97-136.
- Heath, S.E., and Adams, P.A. (1967). Regulation of heat production by large months. *J. Exp. Biol.* 47: 21-33.
- Heisler, N. (1986). Comparative aspects of acid-base regulation. In: *Acid-base Regulation in Animals*. Edited by N. Heisler. Amsterdam, Elsevier Science Publishers, pp. 397-450.
- Heymans, C. and Neil, E. (1958). *Reflexogenic areas of the cardiovascular system* Churchill, London, 271 p.
- Hicks, J.W., Ishimatsu, A., Heisler, N. (1987). Oxygen and carbon dioxide transport characteristics of the blood of the Nile monitor lizard (*Varanus niloticus*). *J. Exp. Biol.* 130: 27-38.
- Hitchcock, K.K.R. and Parsons, W.J. (1977). Separation and partial characterization of fractions derived from frog lung homogenates: A possible marker system for amphibian pulmonary surfactant. *J. Histochem. Cytochem.* 25: 1363-1367.
- Hitzig, B.M. (1982). Temperature-induced changes in turtle CSF pH central control of ventilation. *Resp. Physiol.* 49: 205-222
- Hitzig, B.M., Jackson, D.C. (1978). Control chemical control of ventilation in the unanesthetized turtle. *Am. J. Physiol.* 235 (Regulatory Integrative Comp. Physiol. 4): R257-R264.
- Hitzig, B.M. and Nattie, E.E. (1982). Acid-base stress and central chemical control of ventilation in turtles. *J. Appl. Physiol.* 53: 1365-1370.
- Hitzig, B.M. (1977). Control of ventilation by central respiratory chemosensors in the unanesthetized turtle, *Pseudemys scripta elegans*. Ph.D. Dissertation, Brown University, Providence, RI, U.S.A.
- Howell, B.J., Baumgardner, F.W., Bondi, K., Rahn, H. (1970). Acid-base balance in cold-blooded vertebrates as a function of body temperature. *Am. J. Physiol.* 218: 600-606.
- Howell, B.J., Rahn, H. (1976). Regulation of acid-base balance in reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 5. Physiology A; edited by C. Gans and W.R. Dawson. Academic Press, London, New York, pp. 335-365.
- Howell, B.J., Rahn, H., Goodfellow, D., Herreid, C. (1973). Acid-base regulation and temperature in selected invetebrates as a function of temperature. *Am Zool.* 13: 557-563.
- Huey, R.B. and Webster, T.P. (1975). Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe. Lesser Antilles. *Ecology*, 56: 445-452.
- Hughes, G.M. (1967). Development of the lung. *En Evolution between water and air*. A.V.S. de Renck and P. Porter Eds. p. 64-84. London. Churchill.
- Hughes, G.M., Gaymer, R., Moore, M., Woakes, A.J. (1971). Respiratory exchange and body size in the Aldabra giant tortoise. *J. Exp. Biol.* 55: 651-665.

- Hughes, G.M. (1963). *Comparative Physiology of Vertebrate Respiration*. Heinemann, London, 145 p.
- Hughes, G.M. and Vergara, G.A. (1978). Static pressure-volume curves for the lung of the frog (*Rana pipiens*). *J. Exp. Biol.* 76: 149-165.
- Hughes, G.M. and Gans, C. (1966). Electromyographic analysis of respiratory movements in *Testudo graeca*. *Am. Zool.*, 6: 566-567.
- Hutchison, V.H., Dowling, H.G., Vinegar, A. (1966). Thermoregulation in a brooding female indian python, *Python molurus bivittatus*. *Science*, 151: 694-695.
- Hutchison, V.H. and Maness J.D. (1979). The role of behavior in temperature acclimation and tolerance in ectotherms. *Am. Zool.* 19: 367-384.
- Hutchison, V.H. (1979). *Thermoregulation. Turtles: Perspectives and Research*. J. Wiley and Sons, Inc.
- Hutchison, V.H. (1976). Factors influencing thermal tolerances of individual organism. In: *Thermal Ecology, II*. Edited by Esch, G.W. and McFarlane, R.W., U.S. Natl. Tech. Inform. Serv., Springfield, Virginia, pp. 10-26.
- Hutchison, V.H. and Kosh, R.J. (1965). The effect of photoperiod on the critical thermal maxima of painted turtles (*Chrysemys picta*). *Herpetologica*, 20: 233-238.
- Hutchison, V.H. (1961). Critical thermal maxima in Salamanders. *Physiol. Zool.* 34: 92-125.
- Hutchison, V.H., Vinegar, A., Kosh, R.J. (1966). Critical thermal maxima in turtles. *Herpetologica*, 22: 32-41.
- Hutchison, V.H. (1980). The concept of critical thermal maximum. *Am. J. Physiol.* 237(5): R367-R368. (Letters of the editor).
- Irwing, L. (1973). Aquatic animals. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. III. Special Aspects of Thermoregulation*. Edited by G.C. Whitrow, Academic Press, New York, pp. 47-96.
- Ishii, K., Ishii, K., Kusakabe, T. (1985). Electrophysiological aspects of reflexogenic area in the chelonian, *Geoclemmys reevesii*. *Respir. Physiol.* 59: 45-54.
- Jackson, D.C. (1978). Research topics in Physiology: Regulation of ventilation and gas exchange. *Respiratory control in air breathing ectotherms*. Ed. D.G. Davies and C.D. Barnes: 93-130. Academic Press.
- Jackson, D.C., Allen, J. and Strupp, P.K. (1976). The contribution of non-pulmonary surfaces to CO₂ loss in 6 species of turtles at 20°C. *Comp. Biochem. Physiol.* 55 A, 243-246.
- Jackson, D.C., Palmer, S.E. and Meadow, W.L. (1974). The effect of temperature and carbon dioxide breathing on ventilation and acid-base of turtles. *Resp. Physiol.* 20: 131-146
- Jackson, D.C., Kraus, D.R., Prange, H.D. (1979). Ventilatory response to inspired CO₂ in the sea turtle: effects of body size and temperature. *Resp. Physiol.* 38: 71-81
- Jackson, D.C., Kagen, R.D. (1976). Effects of temperature transients on gas exchange and acid-base status of turtles. *Am. J. Physiol.* 230: 1389-1393.
- Jackson, D.C. (1978). Respiratory control and CO₂ conductance: temperature effects in a turtle and a frog. *Respir. Physiol.* 33: 103-114.

- Jackson, D.C. (1971a). The effect of temperature on ventilation in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Respir. Physiol.* 12: 131-140.
- Jackson, D.C. (1971b). Mechanical basis for lung volume variability in the turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Am. J. Physiol.* 220: 754-758.
- Jackson, D.C. and Silverblatt, H. (1974). Respiration and acid-base status of turtles following experimental dives. *Am. J. Physiol.* 226: 903-909.
- Jackson, D.C. (1968). Metabolic depression and oxygen depletion in the diving turtle. *J. Appl. Physiol.* 24(4): 503-509.
- Jackson, D.C. (1969). The responses of the body fluid of the turtle to imposed acid-base disturbances. *Comp. Biochem. Physiol.* 29(3): 1105-1110.
- Jackson, D.C. (1973). Ventilatory response to hypoxia in turtles at various temperatures. *Respir. Physiol.* 18: 178-187.
- Jackson, D.C. (1976). Non-pulmonary CO₂ loss during diving in the turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Comp. Biochem. Physiol.* 55A: 237-241.
- Jackson, D.C. (1986). Acid-base regulation of reptiles. Edited by N. Heisler. Elsevier Science Publishers, B.V. (Biomedical Division).
- Jackson, D.C. (1982). Strategies of blood acid-base control in ectothermic vertebrates. In: *A Companion to Animal Physiology*. Edited by C.R. Taylor, K. Johansen and L. Bolis, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-90.
- Jacobson, E.R., Whitford, W.G. (1970). The effect of acclimation on physiological responses to temperature in the snakes, *Thamnophis proximus* and *Natrix rhombifera*. *Comp. Biochem. Physiol.* 35: 439-449.
- Jarling, Ch., Scarperi, M., Bleichert, A. (1984). Thermoregulatory behavior of the turtle, *Pseudemys scripta elegans*, in a thermal gradient. *Comp. Biochem. Physiol.* 77A(4): 675-678.
- Johansen, K., Burggren, W., Glass, M. (1977). Pulmonary stretch receptors influence pulmonary blood flow and heart rate in the turtle *Pseudemys scripta*. *Comp. Biochem. Physiol.* 58A: 185-191.
- Johnson, C.R. (1972). Head body temperature differences in *Varanus gouldii* (Sauria: Varanidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 43A: 1025-1030.
- Jones, D.R. and Milsom, W.K. (1979). Functional characteristics of slowly adapting pulmonary stretch receptors in the turtle (*Chrysemys picta*). *J. Physiol. (London)*. 291: 37-49.
- Kayser, Ch. (1970). *Physiologie: Les grandes fonctions*. Editions Medicales Flammarion. Tome III.
- Kayser, C. (1940). Le quotient respiratoire chez quelques especes poikilothermes. *Ann. Physiol. Physicochim. Biol.* 16: 1-68.
- Kinney, J.L., Matura, D.T., White, F.N. (1977). Cardiorespiratory effects of temperature in the turtle, *Pseudemys floridana*. *Respir. Physiol.* 31: 309-325.
- Kinney, J.S., White, F.N. (1977). Oxidative cost of ventilation in a turtle, *Pseudemys floridana*. *Respir. Physiol.* 31:327-332.
- Klaver, C.J.J. (1973). Lung anatomy: aid chameleon taxonomy. *Beaufortia*, 269: 155-177.

- Klaver, C.J.J. (1977). Comparative lung morphology in the genus *Chamaeleo laurenti*, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. *Beaufortia*, 327: 167-199.
- Klaver, C.J.J. (1979). A review of *Brookesia* systematics with a special reference to lung morphology (Reptilia sauria: Chamaeleonidae). *Bonn. Zool. Beitr.* 30: 162-175.
- Kosh, R.J. and Hutchison, V.H. (1968). Daily rhythmicity of temperature tolerance in eastern painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia*, 244-246.
- Kour, E.L. and Hutchison, V.H. (1970). Critical thermal tolerances and heating and cooling rates of lizards from diverse habitats. *Copeia*, 219-229.
- Kraus, D.R., Jackson, D.C. (1980). Temperature effects on ventilation and acid-base balance of the green turtle. *Am. J. Physiol.*, 239: R254-R258
- Krogh, A. (1904). On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. *Scand. Arch. Physiol.* 15: 328-419.
- Krogh, A. (1941). Comparative physiology of respiratory mechanisms. University of Pennsylvania Press. Philadelphia, pp. 172.
- Lahiri, S., Cherniack, N.S., Edelman, N.H., Fishman, A.P. (1971). Regulation of respiration in goat and its adaptation to chronic and life-long hypoxia. *Respir. Physiol.* 12: 388-403.
- Langille, B.L. and Crisp, B. (1980). Temperature dependence of blood viscosity in frogs and turtles: effect on heat exchange with environment. *Am. J. Physiol.* 239: R248-R253.
- Larson, M. (1961). The critical thermal maximum of the lizard *Sceloporus occidentalis occidentalis* baird and girard. *Herpetologica*, 17: 113-122.
- Leith, D.E. (1976). Comparative mammalian respiratory mechanics. *Physiologist*, 19: 485-510.
- Lenfant, C., Johansen, J., Petersen, J.A., Schmidt-Nielsen, K. (1970). Respiration in the fresh water turtle *Chelys fimbriata*. *Resp. Physiol.* 8: 261-275.
- Lilly, H.B., White, F.N., Seymour, R.S. (1978). Regulation of arterial blood pressure in Australian tiger snakes. *J. Exp. Biol.* 75: 65-79.
- Litch, P., Dawson, W.R., Schoemaker, V.H., Main, A.R. (1966). Observations on the thermal relations of western Australia lizards. *Copeia*, 97-110.
- Lowe, C.H. and Vance, V.J. (1955). Acclimation of the critical thermal maximum of the reptile *Urosaurus ornatus*. *Science*, 122: 73-75.
- Lucey, E.C. (1974). Heart rate and physiological thermoregulation in a basking turtle, *Pseudemys scripta elegans*. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 471-482.
- Lutcavage, M.E., Lutz, P.L., Baier, H. (1989). Respiratory mechanics of the loggerhead sea turtle, *Caretta caretta*. *Respir. Physiol.* 76: 13-24.
- Lutz, P.L., Bergey, A., Bergey, M. (1989). Effects of temperature on gas exchange and acid-base balance in the sea turtle *Caretta caretta* at rest and during routine activity. *J. Exp. Biol.* 144: 155-169.
- Malan, A. Wilson, T.L., Reeves, R.B. (1976). Intracellular pH in cold-blooded vertebrates as a function of body temperature. *Resp. Physiol.* 28: 29-47

- Malpighi, M. (1671). Letter concerning some anatomical observations about the structure of the lungs of frogs, tortoises and perfecter animals. *Phil. Trans.* 6: 2149-2150.
- Maness, F.D. and Hutchison, V.H. (1980). Acute adjustment of thermal tolerance in vertebrate ectotherms following exposure to critical thermal maxima. *J. Therm. Biol.* 5: 225-233.
- Marcus, H. (1937). Lungen. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Edited by L. Bolk, E. Goppert, E. Kalius and W. Lubosh. Urban. und Schwarzenberg, Berlin and Wien. 3 (III,B), 909-988.
- McCutcheon, F.H. (1943). The respiratory mechanism in turtles. *Physiol. Zool.* 16: 255-269.
- McKean, T. (1969). A linear approximation of the transfer function of pulmonary mechanoreceptors of the frog. *J. Appl. Physiol.* 27: 775-781.
- McKenna, T.N. and Packard, G.C. (1975). Rates of heat exchange in the lizards *Cnemidophorus sexlineatus* and *Sceloporus undulatus*. *Copeia*, 1957: 162-169.
- Mead, J., Whittenberg, J.L., Radford, E.P.Jr. (1957). Surface tension as a factor in pulmonary volume-pressure hysteresis. *J. Appl. Physiol.* 10: 191-196.
- Meek, R. (1983). Body temperatures of a desert population of the stripe-necked terrapin, *Mauremys caspica*. *Brit. J. Herpet.* 6: 335-337.
- Meek, R. and Jayes, A.S. (1982). Body temperatures and activity patterns of *Testudo graeca* in north west Africa. *Brit. J. Herpet.* 6: 194-197.
- Meek, R. (1984). Thermoregulatory behaviour in a population of hermann's tortoise (*Testudo hermannii*) in southern Yugoslavia. *Brit. J. Herpet.* 6: 387-391.
- Meek, R. (1983). Body temperatures of two species of desert amphibious, *Rana perezi* and *Bufo mauritanicus*. *Brit. J. Herpet.* 6: 284-286.
- Meyer, Ph. (1985). *Fisiologia humana*. Salvat Editores, S.A. pp. 1311.
- Milani, A. (1894). Beitrage zur kenntnis der reptilien lunge. I. Lacertilia. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 7: 545-592.
- Milani, A. (1897). Beitrage zur kenntnis der reptilienlunge. II. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Tiere.* 10: 93-153.
- Millen, J.E., Murdaugh, H.V.Jr., Bauer, C.B., Robin, E.D. (1964). Circulatory adaptation to diving in the freshwater turtle. *Science*, 145: 591-593.
- Milne-Edwards, H. (1858). *Lessons sur le physiologie et l'anatomie comparee de l'homme et des animaux*. Masson, Paris, 2(2): 387.
- Milsom, W.K., Jones, D.R. (1976). An reptilian pulmonary receptors mechano-or-chemo-sensitive. *Nature, Lond.*, 261: 327-328.
- Milsom, W.K., Langille, B.L., Jones, D.R. (1977). Vagal control of pulmonary vascular resistance in the turtle, *Chrysemys scripta*. *Can. J. Zool.*, 55: 359-367
- Milsom, W.K., Jones, D.R. (1980.). The role of vagal afferent information and hypercapnia in control of the breathing pattern in Chelonia. *J. Exp. Biol.* 87: 53-63

- Milsom, W.K., Jones, D.R. (1979). Pulmonary receptor chemosensitivity and the ventilatory response to inhaled CO₂ in the turtle. *Resp. Physiol.* 37: 101-108.
- Milsom, W.K. (1979). The role of pulmonary afferent information and hypercapnia in the control of breathing pattern in Chelonia. *Respir. Physiol.* 37: 101-107.
- Milsom, W.K. and Vitalis, T.Z. (1984). Pulmonary mechanics and the work of breathing in the lizard, *Gekko gekko*. *J. Exp. Biol.* 113: 187-202.
- Milsom, W.K. (1984). The interrelationship between pulmonary mechanics and spontaneous breathing pattern in the tokay lizard, *Gekko gekko*. *J. Exp. Biol.* 113: 203-214.
- Milsom, W.K. and Jones, D.R. (1977). Carbon dioxide sensitivity of pulmonary receptors in the frog. *Experientia*, 33: 1167-1168.
- Milsom, W.K. (1975). Development of buoyancy control in juvenile atlantic loggerhead turtles, *Caretta c. caretta*. *Copeia*, 4: 756-762.
- Mines, A.H. (1986). *Respiratory Physiology*. Second edition. Raven Press Series in Physiology. Edited by W.F. Ganong. New York, pp.168.
- Mitchell, G.S., Gleason, T.T., Bennet, A.F. (1981). Ventilation and acid-base balance during activity in lizards. *Am. J. Physiol.* 240: R29-R37.
- Mitchell, S.W. and Morehouse, G.R. (1863). *Anatomy and Physiology of respiration in the Chelonia*. Smithsonian Contr. Knowl. 159: 1-41.
- Moler, P.E. (1970). Rates of heating and cooling and associated heart rates in the brown water snake, *Natrix taxispilota*. M.S. Thesis, University of Florida.
- Morgagni, J.B. (1719). *Adversaria anatomica omnia petavii*. Sect. 5. *Animadversio* 29, pp. 42-43.
- Morgareidge, K.R. and White, F.N. (1969). Cutaneous vascular changes during heating and cooling in the Galapagos marine iguana. *Nature*, London, 223: 587-591.
- Mrosovsky, N. (1980). Thermal biology of sea turtles. *Am. Zool.* 20: 531-547.
- Mueller, C.F. (1970). Temperature acclimation in two species of sceloporus. *Herpetologica*, 26: 83-85.
- Murrish, D.E. and Vance, V.J. (1968). Physiological response to temperature acclimation in the lizard *Uta mearusi*. *Comp. Biochem. Physiol.* 27: 329-337.
- Mustafa, M.E.K.Y. and Purves, M.J. (1972). The effect of CO₂ upon discharge from slowly adapting stretch receptors in the lungs of rabbits. *Respir. Physiol.* 16: 197-212.
- Naifeh, K.H., Higgins, S.E., Hoff, H.E. (1970). The nature of the ventilatory period in crocodilian respiration. *Respir. Physiol.* 10: 338-348.
- Neil, W.T., Allen, E.R. (1954). Algae on turtles: some additional considerations. *Ecology*, 35: 581-584.
- Newman, L.M., Johnson, E.M., Roth, J.M. (1984). Lung volume and compliance in neonatal rats. *Labor. Anim. Science*, 371-375.
- Nicol, S.C., Glass, M.L., Heisler, N. (1983). Comparison of directly determined and calculated plasma bicarbonate concentration in the turtle *Chrysemys picta bellii* at different temperatures. *J. Exp. Biol.* 107: 521-525.

- Piiper, J. (1982). A model for evaluating diffusion limitation in gas exchange organs of vertebrates. *A Companion to Animal Physiology*. C.R. Taylor, K. Johansen and L. Bolis, eds. Cambridge University Press, London; pp. 49-64.
- Piiper, J., Scheid, P. (1972). Maximum gas transfer efficacy of models for fish gills, avian lungs and mammalian lungs. *Respir. Physiol.* 14: 115-124.
- Piiper, J. and Scheid, P. (1975). Gas transport efficacy of gills, lungs and skin: theory and experimental data. *Respir. Physiol.* 23: 209-221.
- Porter, W.P., Mitchell, J.N., Beckman, W.A., DeWitt, C.B. (1973). Behavioral implications of mechanistic ecology: Thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironment. *Oecologia (Berl.)* 13: 1-54.
- Pough, F.H. and McFarland, W.N. (1976). A physical basis for head-body temperature differences in reptiles. *Comp. Biochem. Physiol.* 3A: 301-301.
- Prange, H.D., Jackson, D.C. (1976). Ventilation, gas exchange and metabolic scaling of a sea turtle. *Respir. Physiol.* 27: 369-377.
- Precht, H. (1973). Limiting temperatures of life functions. In: *Temperature and Life*. Edited by H. Precht, J. Christophenson, H. Hensel and W. Larcher. Springer, New York, pp. 400-440.
- Pritchard, P.C.H. (1979). Taxonomy, evolution and zoogeography. In: *Turtles, perspectives and research*. Edited by M. Harless and H. Morlock. Wiley, New York, pp. 1-45.
- Pritchard, P.C.H. and Greenhood, W.F. (1968). The sun and the turtle. *Int. Turtle Tortoise Soc. J.* 2: 1-7.
- Prosser, C.L. (1973). *Comparative Animal Physiology*. Vol. 1. Environmental Physiology. Edited by W. Saunders, Philadelphia. 456 p.
- Rahn, H., Fenn, W.O. (1955). A graphical analysis of the respiratory gas exchange. *The American Physiological society*, p.38
- Rahn, H. (1949). A concept of mean alveolar air and the ventilation-blood flow relationships during pulmonary gas exchange. *Am. J. Physiol.* 158: 21-30
- Rahn, H., Otis, A.B. (1949a). Continuous analysis of alveolar gas composition during work hyperpnea, hypercapnia and anoxia. *J. Appl. Physiol.* 1: 717-724
- Rahn, H., Otis, A.B. (1949b). Man's respiratory response during and after acclimatization to high altitude. *Am. J. Physiol.* 157: 445-462
- Rahn, H., Wangensteen, O.D., Farhi, L.E. (1971). Convection and diffusion gas exchange in air or water. *Resp. Physiol.* 12: 1-6
- Rahn, H., Garey, W.F. (1973). Arterial CO₂, O₂, pH and HCO₃⁻ values of ectotherms living in the Amazon. *Am. J. Physiol.* 225: 735-738
- Rahn, H. (1974). Carbon dioxide and metabolic regulations. Pco₂, pH and body temperature. Edited by G. Nahas and K.E. Schaefer. New York. Springer-Verlag, pp. 152-162
- Rahn, H., Reeves, R.B. Howell, B.J. (1974). Intra- and extracellular pH as a function of body temperature. *Proc. 25th Congress of IUPS*. New Delhi, 10: 56-57

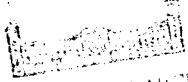
- Rahn, H., Otis, A.B., Chadwick, L.E., Fenn, W.O. (1946). The pressure-volume diagram of the thorax and lung. *Am J. Physiol.* 146: 161-178.
- Rahn, H. (1967). Gas transport from the external environment to the cell. In: *Development of the lung. A Ciba Foundation Symposium*, edited by A.V.S. de Renck and R. Porter. London, J. and A. Churchill Ltd. pp. 3-29.
- Rahn, H. and Farhi, L.E. (1964). Ventilation, perfusion, and gas exchange the VA/Q concept. In: *Handbook of Physiology. Section III. Respiration. Volume I*, edited by W.O. Fenn and H. Rahn. Washington, D.C. The American Physiological Society, pp. 735-766.
- Rahn, H., Reeves, R.B., Howell, B.J. (1975). Hydrogen ion regulation, temperature and evolution. The 1975 J. Burns Amberson Lecture. *Am Rev. Respir. Dis.* 112: 165-172.
- Randall, W.C., Stullken, D.E., Hiestand, W.A. (1944). Respiration of reptiles as influenced by the composition of the inspired air. *Copeia*, 136-144.
- Reeves, R.B. (1972). An imidazole alaphastat hypothesis for vertebrate acid-base regulation: tissue carbon dioxide content and body temperature in bull frogs. *Resp. Physiol.* 14: 219-236.
- Reeves, R.B. (1976). Temperature-induced changes in blood acid-base status: pH and Pco₂ in a binary system. *J. Appl. Physiol.* 40: 752-761.
- Reeves, R.B. (1977). The interaction of body temperature and acid-base balance in ectothermic vertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* 39: 559-586
- Regal, P.J. (1967). Voluntary hypothermia in reptiles. *Science, New York*, 155: 1551-1553.
- Remmers, J.E. (1970). Inhibition of inspiratory activity by intercostal muscle afferents. *Respir. Physiol.* 10: 358-383.
- Riedesel, M.L., Cloudsley-Thompson, J.L., Cloudsley-Thompson, J.A. (1971). Evaporative thermoregulation in turtles. *Physiol. Zool.* 44: 28-32.
- Robin, E.D. (1962). Relationship between temperature and plasma pH and carbon dioxide in the turtle. *Nature, London*, 195: 249-251.
- Robin, E.D., Murdaugh, H.V., Pyron, W., Weiss, E., Soteres, P. (1963). Adaptations to diving in the harbor seal-gas exchange and ventilatory response to CO₂. *Am J. Physiol.* 205: 1175-1177.
- Robin, E.D., Wester, J.W., Murdaugh, H.V., Millen, J.E. (1964). Prolonged anaerobiosis in a vertebrate: anaerobic metabolism in the fresh water turtle. *J. Cell. Comp. Physiol.* 63: 287-297.
- Robin, E.D., Bromberg, P.A., Cross, C.E. (1969). Some aspects of the evolution of vertebrate acid-base regulation. *Yale. J. Biol. Med.* 14: 443-467.
- Romer, A.S. (1972). Skin breathing-primary or secondary? *Respir. Physiol.* 14: 183-192.
- Root, A.W. (1949). Aquatic respiration in the musk turtle. *Physiol. Zool.* 22: 172-178.
- Rose, A.H. (1967). *Thermobiology*. Academic Press, New York.
- Rosenthal, T.B. (1948). The effect of temperature on the pH of blood and plasma in vitro. *J. Biol. Chem.* 173: 25-30.


- Ruibal, R. (1961). Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution*, 15: 98-111.
- Sealfeld, E. (1934a). Die mechanik der atmung bei uromastic. *Pflüg. Arch. Physiol.* 233: 431-448.
- Saint-Girons, H. (1975). Observations preliminaires sur la thermoregulation des viperes d'Europe. *Vie Milieu*. Vol. XXV, fasc. 1, serie C, pp. 137-168.
- Scheid, P. and Piiper, J. (1969). Volume, ventilation and compliance of the respiratory system in the fowl. *Respir. Physiol.* 6: 298-308
- Scheid, P, Gratz, R.K., Powell, F.L., Fedde, R. (1978). Ventilation response to CO₂ in birds. II. Contribution by intrapulmonary CO₂ receptors. *Respir. Physiol.* 35: 361-372.
- Schmidt-Nielsen, K., Dawson, W.R. (1964). Terrestrial animals in dry heat: Desert reptiles. In: *Handbook of Physiology, Section 40. Adaptation to the environment Amer. Physiol. Soc., Washington, D.C.* Edited by D.B. Dill.
- Schmidt-Nielsen, K. and Bentley, P.J. (1966). Desert tortoise *Gopherus agassizii*: cutaneous water loss. *Science*, New York, 154: 911.
- Scholander, P.F. (1947). Analyzer for accurate estimation of respiratory gases in one-half cubic centimeter samples. *J. Biol. Chem.* 167: 235-250.
- Sears, T.A. and Davies, N. (1968). The control of respiratory muscles during voluntary breathing. *Ann. Y.Y. Acad. Sci.* 155 (art. 1): 183-190.
- Shaw, R.J. and Baldwin, F.M. (1935). The mechanics of respiration in turtles. *Copeia*, 12-15.
- Shelton, G. and Boutilier, R.G. (1982). Apnoea in amphibians and reptiles. *J. Exp. Biol.* 100:245-273.
- Shelton, G.S. and Burggren, W. (1976). Cardiovascular dynamic of the Chelonia during apnoea and lung ventilation. *J. Exp. Biol.* 64: 323-343.
- Shelton, G.S., Jones, D.R., Milsom, W.K. (1986). Control of brathing in lower vertebrates. In: *Handbook of Physiology. The Respiratory System. Vol. II. Control of Breathing, part. 2.* Edited by N. Cherniak and J. Widdicombe. Bethesda, Maryland, American Physiological Society.
- Siefert, E. (1896). Ueber die athmung der reptilien und vogel. *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.* 64: 321-506
- Silver, R.B., Jackson, D.C. (1985). Ventilatory and acid-base responses to long-term hypercapnia in the freshwater turtle, *Chrysemys picta bellii*. *J. Exp. Biol.* 114: 661-672.
- Smith, E.N. (1976). Heating and cooling rates of the American alligator, *Alligato mississippiensis*. *Physiol. Zool.* 49: 37-48.
- Smith, E.N. (1979). Behavioral and physiological thermoregulation in crocodilians. *Am. Zool.* 19: 239-247.
- Smith, E.N., Robertson, S.L., Adams, S.R. (1981). Thermoregulation of the spiny soft-shelled turtle *Trionyx spiniferus*. *Physiol. Zool.* 54(1): 74-80.
- Smith, H.M. and Nickon, D.C. (1961). Preliminary experiments on the role of the cloacal bursae in hibernating turtles. *Natural History Miscelanea. Publish. by Chicago Academy of Sciences*, 178: 1-8.
- Spigarelli, S.A., Thommas, M.M., Beitinger, T.L. (1977). The influence of body weight on heating and cooling of selected Lake Michigan fishes. *Comp. Biochem. Physiol.* 5: 51-57.

- Spragg, R.G., Ackerman, R., White, F.N. (1980). Distribution of ventilation in the turtle *Pseudemys scripta*. *Respir. Physiol.* 42: 73-86.
- Spray, D.C. and May, M.L. (1975). Heating and cooling rates and their effects upon heart rate and subcutaneous temperatures in the desert tortoise *Gopherus agassizii*. *Comp. Biochem. Physiol.* 52A: 527-531.
- Spray, D.C. and May, M.L. (1972). Heating and cooling rates in four species of turtles. *Comp. Biochem. Physiol.* 41A: 507-522.
- Standaert, T. and Johansen, K. (1974). Cutaneous gas exchange in snakes. *J. Comp. Physiol.* 89: 313-320.
- Stebbins, R.C. and Hendrickson, J.R. (1959). Field studies of amphibians in Colombia, South American. Univ. California Pub. Zool. 56: 497-540.
- Steggerda, F.R. and Essex, H.E. (1957). Circulation and blood pressure in the great vessels and heart of the turtle (*Chelydra serpentina*). *Am. J. Physiol.* 190: 310-326.
- Stinner, J.N. (1982). Ventilation, gas exchange and blood gases in the snake, *Pituophis melanoleucus*. *Respir. Physiol.* 47: 279-298.
- Stinner, J.N. (1987). Thermal dependence of air convection requirement and blood gases in the snake *Coluber constrictor*. *Amer. Zool.* 27: 41-47.
- Stinner, J.N. and Wardle, R.L. (1988). Effect of temperature upon carbon dioxide stores in the snake *Coluber constrictor* and the turtle *Chrysemys scripta*. *J. Exp. Biol.* 137: 529-548.
- Stubbs, D.A., Hailey, A., Tyler, W., Pulford, E. (1981). University of London Natural History Society; Expedition Greece 1980, London. University of London Union.
- Sturbaum, B.A. and Riedesel, M.L. (1974). Temperature regulation responses of ornate box turtles, *Terrapene ornata* to heat. *Comp. Biochem. Physiol.* 48A: 527-538.
- Sturbaum, B.A. (1981). Responses of the three-toed box turtle, *Terrapene carolina triunguis*, to heat stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 70A: 199-204.
- Taglietti, V. and Casella, V. (1966). Stretch receptors stimulation in frog's lungs. *Pflüg. Arch. Ges. Physiol.* 292: 297-308.
- Tauvery, D. (1701). A new rational anatomy. Midwinter and Leigh, xli+301, 301 pp., London.
- Templeton, S.M. and Dawson, W.R. (1963). Respiration in the lizard *Crotaphytus collaris*. *Physiol. Zool.* 36: 104-121.
- Templeton, J.R. (1970). Reptiles. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Edited by G.C. Whittow. Academic Press, New York, 1: 167-221.
- Tenney, S.M., Tenney, J.B. (1970). Quantitative morphology of clod-blooded lungs: amphibia and reptilia. *Respir. Physiol.* 9: 197-215.
- Tenney, S.M., Bartlett, D.Jr., Farber, J.P., Remmers, J.E. (1974). Mechanics of the respiratory cycle in the green turtle. *Respir. Physiol.* 22: 361-368.
- Tenney, S.M. and Remmers, J.E. (1963). Comparative quantitative morphology of the mammalian lung: diffusing area. *Nature*, 197: 54-56.

- Townson, R. (1799). Tracts and observation on natural history and physiology. London, ix + 323 pp., London.
- Underwood, G. (1967). A contribution to the classification of snakes. British Museum of Natural History. London 179 pp.
- Velasquez, T. (1959). Tolerance to acute anoxia in high altitude natives. J. Appl. Physiol. 14: 357-362.
- Vitalis, T.Z. and Milsom, W.K. (1986). Mechanical analysis of spontaneous breathing in the semi-aquatic turtle, *Pseudemys scripta*. J. Exp. Biol. 125: 157-171.
- Vitalis, T.Z. and Milsom, W.K. (1986). Pulmonary mechanics and the work of breathing in the semi-aquatic turtle, *Pseudemys scripta*. J. Exp. Biol. 125: 137-155.
- Voigt, W.G. (1975). Heating and cooling rates and their effects upon heart rate and subcutaneous temperatures in the desert tortoise *Gopherus agassizii*. Comp. Biochem. Physiol. 52A: 527-531.
- Voigt, W.G. and Johnson, C.R. (1976). Aestivation and thermoregulation in the texas tortoise, *Gopherus berlandieri*. 153A: 41-44.
- Von Euler, C. (1973). The role of proprioceptive afferents in the control of respiratory muscles. Acte Neurobiol. Exper. 33: 329-341.
- Vos, H.J. (1936). Over ademhaling en reukzin bij reptilien en amphibien. Proefschrift, Groningen.
- Walker, W.F. (1963). An analysis of forces developed at the feet of turtles during walking. Am Zoologist, 3: 488.
- Wasser, J.S. and Jackson, D.C. (1988). Acid-base balance and the control of respiration during anoxic and anoxic-hypercapnic gas breathing in turtles. Respir. Physiol. 71: 213-226.
- Wasserman, K., Van Kessel, A.L., Burton, G.G. (1967). Interaction of physiological mechanisms during exercise. J. Appl. Physiol. 22: 71-85.
- Weathers, W.W., White, F.N. (1971). Physiological thermoregulation in turtles. Am. J. Physiol. 221: 704-710.
- Weathers, W.W. (1971). Some cardiovascular aspects of temperature regulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. Comp. Biochem. Physiol. 40A: 503-515.
- Weathers, W.W. (1969). Physiological control of rates of heating and cooling in the Iguanid lizard *Dipsosaurus dorsalis*. Ph D. Thesis, university of California, Los Angeles.
- Weathers, W.W. (1970). Physiological thermoregulation in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. Copeia, 549-557.
- Weeb, G.J. and Johnson, C.R. (1972). Heat-body temperature differences in turtles. Comp. Biochem. Physiol. 43A 593-611.
- Weeb, G.J.W. and Witten, G.J. (1973). Critical thermal maxima of turtles: validity of body temperature. Comp. Biochem. Physiol. 45A: 829-832.
- West, J.B. (1983). Climbing Mt. Everest without oxygen: an analysis of maximal exercise during extreme hypoxia. Respir. Physiol. 52: 265-279.

- West, J.B. (1974). *Respiratory physiology. The Essentials*. Baltimore: Williams and Wilkens. Oxford: Blackwell Scientific Publ.
- White, F.N. and Somero, G. (1982). Acid-base regulation and phospholipid adaptations to temperature. Time courses and physiological significance of modifying the milieu for protein function. *Physiol Rev.* 62: 40-90
- White, F.N. and Ross, G. (1966). Circulatory changes during experimental diving in the turtles. *Am. J. Physiol.* 211: 15-18.
- White, F.N. (1973). Temperature and the Galapagos marine iguana insights into reptilian thermoregulation. *Comp. Biochem. Physiol.* 45A: 503-513.
- White, F.N. and Ross, G. (1965). Blood flow in turtles in turtles. *Nature, London* 208: 759-760.
- White, F.N. (1968). Functional anatomy of heart of reptiles. *Am Zool.* 8: 211-219.
- White, F.N. (1978). Comparative aspects of vertebrate cardiorespiratory physiology. *Ann. Rev. Physiol.* 40: 471-499.
- White, F.N. (1976). Circulation. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 5. Edited by C. Gans. New York, Academic Press.
- White, F.N. and Kinney, J.L. (1976). Ventilation-perfusion relationship in the turtle. *Physiologist*, 19: 409.
- Whitfield, C.L. and Lizevey, R.L. (1973). Thermoregulatory patterns in lizards. *Physiol. Zool.* 46(4): 285-296.
- Whitford, W.G. (1973). The effects of temperature on respiration in the amphibia. *Am.Zool.*,13: 505-512
- Whittow, C.H. (1970). *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Academic Press, Inc., New York. Vol. 1.
- Widdicombe, J.G. (1964). Respiratory reflexes. In: *Handbook of physiology*. Sect. 3. Respiration. Vol. 1, edited by W.O. Fenn and H. Rahn, Washington, D.C. American Physiological Society.
- Wilkins, J.L. (1976). Neural control of respiration in decapod crustacea. *Fed. Proc.* 35: 2000-2006.
- Wood, S.C., Glass, M.L., Johansen, K. (1977). Effects of temperature on respiration and acid-base balance in a monitor lizard. *J. Comp. Physiol.*, 116: 287-296
- Wood, S.C., Moberly, W.R. (1970). The influence of temperature on the respiratory properties of iguana blood. *Respir. Physiol.* 10: 20-29.
- Wood, S.C. and Lenfant, C. J. M. (1976). Respiration. Mechanics, control and gas exchange. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 5. Edited by C. Gans. New York, Academic Press, pp. 225-274.
- Wood, S.C., Johansen, K., Glass, M.L., Hoyt, R.W. (1981). Acid-base regulation during heating and cooling in the lizard, *Varanus exanthematicus*. *J. Appl. Physiol. Respirat. Environ. Exerc. Physiol.* 50: 779-783.
- Woolf, S. (1933). Zur zenntnis von bau und function der reptilienlunge. *Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ont.* 57: 139-140.


UNIVERSITAT DE BARCELONA
Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques
Facultat de Biologia


UNIVERSITAT DE BARCELONA
Divisió de Ciències Experimentals i Matemàtiques
Facultat de Biologia

