



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México

Diurnal and nocturnal thermoregulation in the lizard *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) in a semiarid region of central Mexico

RAFAEL A. LARA-RESENDIZ^{1,2}, DIEGO M. ARENAS-MORENO^{1,2} & FAUSTO R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ^{2,*}

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, D. F., México

²Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A. P. 70515, C. P. 04510, D. F., México

*Autor correspondiente: faustor@ibiologia.unam.mx

RESUMEN

Los reptiles nocturnos dependen de la calidad térmica del hábitat para regular eficientemente su temperatura corporal y realizar sus actividades biológicas diurnas y nocturnas. Previamente, se ha sugerido que los ectotermos nocturnos mantienen estrategias diferentes para termorregular entre el día y la noche. Por lo tanto, los objetivos en este estudio fueron: (1) examinar las temperaturas corporales en campo y preferidas en laboratorio de la lagartija nocturna *Phyllodactylus bordai* durante la fotofase y escotofase y cuantificar la temperatura operativa disponible; y (2) evaluar la precisión, eficiencia en la termorregulación y la calidad térmica del hábitat en ambas fases. El área de estudio se centró en una región semiárida del centro de México. Los resultados mostraron que *P. bordai* presentó un patrón bimodal de termorregulación con temperaturas corporales altas durante la fotofase y bajas en la escotofase; además mantuvo una estrategia euriterma caracterizada por un amplio intervalo de temperaturas corporales; y finalmente, fue una especie altamente precisa y eficiente en la termorregulación durante ambas fases. La región semiárida del centro de México proporcionó a *P. bordai* microclimas térmicamente óptimos y estables dentro de cada fase para alcanzar y mantener su temperatura en el intervalo óptimo con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio. En general, los resultados estuvieron de acuerdo con estudios y predicciones anteriores y expanden el trabajo previo en ecología térmica de reptiles nocturnos.

Palabras clave: calidad térmica, eficiencia térmica, escotofase, fotofase, termorregulación.

ABSTRACT

Nocturnal reptiles depend on habitat thermal quality to efficiently regulate their body temperature and to perform diurnal and nocturnal biological activities. It has previously been suggested that nocturnal ectotherms maintain different strategies to thermoregulate between day and night. Therefore, the objectives of the present study were: (1) to examine the field and preferred body temperature of the nocturnal lizard *Phyllodactylus bordai* throughout the photophase and scotophase and to quantify available operative temperature; and (2) to evaluate the accuracy and effectiveness of thermoregulation and the thermal quality of habitat in both phases. Our study area focuses within a semiarid region of central Mexico. Results show that *P. bordai* presents a bimodal thermoregulatory pattern with high body temperatures during photophase and low body temperatures during scotophase. This species exhibits a eurythermic strategy characterized by a wide range of body temperatures and was highly accurate and efficient in regulating its body temperature in both phases. The semiarid region of central Mexico provides *P. bordai* with a thermally optimal and stable microclimate during each phase to achieve and maintain its optimal body temperature with relatively low thermoregulatory effort. Our results are in general agreement with previous studies and predictions and expand prior work regarding the thermal ecology of nocturnal reptiles.

Key words: photophase, scotophase, thermoregulation, thermal efficiency, thermal quality.

INTRODUCCIÓN

La termorregulación de reptiles, como de otros ectotermos, implica un proceso regulatorio que depende de ajustes morfo-fisiológicos,

conductuales, así como de las características térmicas ambientales para mantenerse lo más cerca posible de su temperatura óptima y realizar sus actividades biológicas cotidianas (Cowles & Bogert 1944, Avery 1979). Debido

a la ausencia de radiación solar, los ectotermos nocturnos dependen significativamente de la calidad térmica del hábitat para regular eficientemente su temperatura corporal (T_c) y así desempeñar diferentes conductas y procesos fisiológicos entre el día y la noche (Huey 1982, Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Kearney & Predavec 2000, Aguilar & Cruz 2010).

Los reptiles nocturnos, durante el día (fotofase) y normalmente dentro del refugio, mantienen su T_c dentro de un intervalo de temperatura seleccionada o “preferida” (T_p) para efectuar sus procesos fisiológicos dependientes de la temperatura como la digestión, crecimiento, reproducción, etc. (Dial 1978, Angilletta & Werner 1998). También se ha documentado que durante esta fase de “inactividad” las lagartijas termorregulan activamente seleccionando refugios donde la temperatura puede ser diferente a la disponible en la superficie (Dial 1978, Huey 1982). Por otro lado, durante la noche (escotofase), la calidad térmica del ambiente decrece y las oportunidades de alcanzar T_c s adecuadas para el forrajeo, locomoción, socialización, escape o defensa de depredadores son limitadas (Angilletta et al. 1999, Kearney & Predavec 2000, Aguilar & Cruz 2010).

Es importante mencionar que el estudio de la biología térmica se ha convertido en un aspecto importante de la fisiología y ecología de reptiles (Avery 1982, Bartholomew 1982, Angilletta 2009, Sinervo et al. 2010); sin embargo, se han centrado principalmente en los grupos diurnos, quienes presentan un comportamiento termorregulador evidente, y se ha puesto menor atención a grupos nocturnos (Avery 1982). Además, existen escasos trabajos que examinen y comparen la variación en la termorregulación de especies nocturnas en la fotofase y escotofase (e.g., Bustard 1967, Werner & Whitaker 1978, Sievert & Hutchison 1988, Gil et al. 1994, Autumn & Nardo 1995, Werner et al. 1996, Refinetti & Susalka 1997, Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Cruz et al. 2004). En este sentido, la termorregulación de pequeños ectotermos puede ser evaluada por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), el cual ha mostrado ventajas sobre otros métodos y es posible cuantificar la termorregulación individualmente durante el día y la noche

(Kearney & Predavec 2000, Blouin-Demers & Nadeau 2005, Hitchcock & McBrayer 2006).

Los costos y beneficios energéticos de la termorregulación de lagartijas nocturnas en cada fase son diferentes (Huey & Slatkin 1976), por lo tanto, el periodo diurno de “inactividad” podría ser térmicamente ventajoso ya que varios reptiles pueden controlar activamente su T_c con mayor precisión dentro del refugio que cuando están fuera y activos (Cowles & Bogert 1944, Huey 1982). No obstante, en el periodo nocturno de actividad disminuyen las oportunidades para termorregular, pero incrementan las actividades sociales, el riesgo de lesiones, depredación y existe un mayor gasto energético. En este sentido, el tipo de hábitat y la variabilidad de la temperatura son fundamentales en la ecología térmica, ya que los ambientes térmicamente homogéneos, como hábitats tropicales, pueden proporcionar climas térmicos estables; mientras que ambientes desérticos o térmicamente heterogéneos, podrían proveer más alternativas para la termorregulación de reptiles nocturnos y otros termoconformistas. Por lo anterior, el objetivo principal del presente trabajo fue evaluar y contrastar la regulación de la temperatura de una lagartija nocturna (*Phyllodactylus bordai* Taylor, 1942) durante el día y la noche en una región semiárida del centro de México. Primeramente, se analizaron y compararon las temperaturas corporales en campo, preferidas en laboratorio y operativas ambientales durante la fotofase y escotofase; lo que permitió cuantificar y comparar la precisión y eficiencia en la termorregulación de la lagartija y la calidad térmica del hábitat en cada fase.

MÉTODOS

Especie y área de estudio

Phyllodactylus bordai es un geco nocturno, endémico de México y está sujeto a protección especial bajo la NOM-059-Semarnat (2010). Es de talla pequeña con una longitud hocico-cloaca (LHC) de 69 mm, el cuerpo presenta numerosos tubérculos aquillados separados por escamas pequeñas, la coloración dorsal es parda amarillenta con manchas irregulares pardas oscuras y el vientre es blanco amarillento (Woolrich-Piña et al. 2005, Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Habita en árboles, tocones, cactáceas, grietas de rocas y frecuentemente en construcciones humanas. El intervalo altitudinal donde se encuentra esta lagartija es desde los 461 m hasta 1725 m de elevación (Dixon 1964) y se distribuye ampliamente en la región semiárida de

Tehuacán-Cuicatlán (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Esta región abarca el suroeste de Puebla y norte de Oaxaca en México; es considerada la región de clima seco más sureña del país, la más aislada y la más pequeña con solo 10 000 km² (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010). Particularmente, el área de estudio se ubica en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla en las coordenadas 18° 19' 39" N y 97° 27' 16" E a 1600 msnm. El clima es seco con dos periodos de lluvia, uno en mayo-junio y otro en septiembre, los que promedian 400 mm de precipitación anual; la temperatura media anual varía entre los 18 y 22 °C. La vegetación dominante es matorral xerófilo donde destacan las cactáceas *Neobuxbaumia tetetzo*, *Cephalocereus columna-trajani* y *Myrtillocactus geometrizans*, el mezquite *Prosopis laevigata*, el palo verde *Parkinsonia praecox* y la pata de elefante *Beaucarnea gracilis* (Rzedowski 1981).

Trabajo de campo

Durante octubre y noviembre de 2011 y entre abril a junio de 2012 se colectaron 3 ejemplares de *P. bordai* durante la fotofase y 31 en la escotofase. Además se incluyeron 27 registros de T_c diurna de ejemplares dentro del refugio (G. Woolrich-Piña, datos no publicados), todos para la misma zona de estudio. Durante los primeros 20 s luego de su captura se midió su T_c con un termómetro digital Fluke modelo 51-II con un sensor tipo K (± 0.1 °C) insertado 1 cm dentro de la cloaca. La medición se realizó durante los primeros 20 segundos después de su captura. También se registró la hora, la LHC (en mm), el género (macho o hembra) y sus coordenadas geográficas con un sistema de posicionamiento global. Para el análisis estadístico se utilizaron únicamente datos de ejemplares adultos superiores a 44 mm de LHC (Dixon 1964).

Una metodología que permite explorar un ambiente térmico particular es la determinación de la T_o , que representa la temperatura de equilibrio de un objeto inanimado con su hábitat. Esta metodología permite replicar con facilidad múltiples condiciones térmicas espacio-temporales (Bakken 1992). Trabajos previos han utilizado diferentes materiales para medir la T_o (ver Dzialowski 2005). Recientemente se han validado las T_o s medidas con modelos de PVC y con la T_c de pequeños ectotermos (Dzialowski 2005, también ver Material de Apoyo en Línea en Sinervo et al. 2010). Con base en lo anterior, los modelos térmicos diseñados para imitar las propiedades térmicas de las lagartijas fueron de tubo de PVC semejantes a *P. bordai* en forma y tamaño, pintados de gris 33. La calibración del modelo biofísico de T_o (ver Dzialowski 2005) se realizó un día característico en campo mediante el registro de T_c s de un ejemplar de *P. bordai* y de un modelo de PVC conectados al termómetro digital durante el experimento. La toma de temperatura se efectuó cada tres minutos durante tres horas; el ejemplar y el modelo se colocaron dentro de un refugio artificial completamente a la sombra. Se encontró una correlación significativa de la T_c y la T_o del modelo durante la calibración ($r = 0.82$; $n = 59$; $P < 0.0001$).

Los modelos fueron conectados a seis data-loggers (HOBOTEMP®) y se registró la T_o cada 30 minutos durante las 24 horas durante los mismos meses de trabajo de campo. Debido a que los gecos son organismos tigmotermos, es decir, que captan calor por conducción, los modelos fueron ubicados en los siguientes microhábitats en plena sombra: dos en cactus a 2 m de alto, dos en grietas de rocas a 2 m de alto y a 3 cm de profundidad y dos en construcciones humanas a 2 m de alto. Se justificaron este tipo de microhábitats

como potenciales refugios y sitios de actividad nocturna basados en la historia de vida del organismo (Woolrich-Piña et al. 2005, Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén 2010), observaciones durante el estudio y trabajos previos de selección de refugios por gecos (Schlesinger & Shine 1994). Se delimitó la fotofase de 9:00 a 20:59 horas y la escotofase de 21:00 a 08:59 horas, teniendo en cuenta los horarios de la salida y puesta del sol.

Trabajo de laboratorio

Se obtuvo la T_p de siete ejemplares en un gradiente térmico en condiciones de laboratorio. El gradiente fue diseñado de acuerdo con estudios previos para la familia Gekkonidae (Angilletta & Werner 1998, Angilletta et al. 1999, Hitchcock & McBrayer 2006, Aguilar & Cruz 2010). Este consistió de una caja de madera de 100 x 10 x 15 cm (largo, ancho y alto) dividida en siete carriles. El extremo frío se consiguó colocando la caja en una habitación con temperatura constante de 16 a 18 °C y para el extremo caliente se colocaron tres focos de 100 W suspendidos a 30 cm de altura para conseguir 45 °C. A lo largo de cada carril, se colocó un centímetro de tierra como sustrato, cortezas y troncos, en la misma posición y proporción, para permitir la termorregulación y el refugio de los gecos. Las lagartijas fueron privadas de alimento entre uno o dos días antes del experimento y se hidrataron cada mañana. Antes de comenzar a registrar la T_p los ejemplares se aclimataron en el gradiente térmico durante dos horas para su utilización eficiente. Los registros de T_p fueron realizados con el termómetro digital cada hora desde las 13:30 hasta las 02:30 horas; a partir de las 20:00 se cubrió la pista con cartón para simular el fotoperiodo natural y así obtener las T_p s en las fases de luz y oscuridad, pero manteniendo el gradiente de temperatura en ambas fases. Se calculó el intervalo de T_p con los cuartiles del 25 y 75 % (T_{p25} y T_{p75}) para cada fase (sensu Hertz et al. 1993). Una vez finalizado el experimento, los ejemplares fueron devueltos a su lugar de origen.

Índices de termorregulación y análisis estadístico

Se calcularon los índices de termorregulación por medio del protocolo propuesto por Hertz et al. (1993), a través del empleo de tres índices biofísicos: calidad térmica del hábitat (d_e), precisión (d_b) y eficiencia (E) en la termorregulación. Dichos índices fueron calculados con tres variables térmicas: la distribución de T_c s de campo durante el periodo de actividad, la T_p seleccionada en el gradiente térmico y la distribución de T_o s del microambiente ocupado por el organismo. Asimismo, si la T_c o $T_o < T_p$, entonces $d_b = T_c - T_{p25}$ y $d_e = T_o - T_{p25}$, respectivamente y si la T_c o $T_o > T_p$ entonces $d_b = T_c - T_{p75}$ y $d_e = T_o - T_{p75}$, respectivamente. Cuando la T_c o T_o estuvo dentro del intervalo T_p se consideró d_b y d_e igual a cero. Valores altos de d_b y d_e indican precisión y calidad térmica baja y un valor igual o cercano a cero son altamente precisas y representan ambientes térmicamente ideales. Posteriormente, se calculó el índice E con la ecuación: $E = 1 - (d_b / d_e)$. Un valor de E cercano a uno refiere termorregulación activa, mientras que igual o cercano a cero es termoconforme o termorregulación pasiva (ver detalles en Hertz et al. 1993). Finalmente, se identificó la proporción de T_c y T_o que fue superior, inferior y estuvo dentro del intervalo T_p durante ambas fases.

Los datos que cumplieron con los requerimientos para el uso de pruebas paramétricas (normalidad y homogeneidad de varianzas; prueba de Kolmogorov-

Smirnov y Levene, respectivamente) se compararon por medio de pruebas de t de Student o ANDEVA de una o dos vías; en caso contrario se utilizó la prueba no paramétrica correspondiente. También se utilizó un ANDEVA multivariado de dos factores con medidas repetidas (Factor 1-intrafase con siete niveles o tomas de temperatura cada hora y factor 2-interfase con dos niveles: luz y oscuridad) para encontrar posibles diferencias en la T_p entre las tomas dentro de cada una de las fases y entre las fases. Se utilizaron los programas JMP versión 10.0.0 (SAS 2007) y SigmaPlot versión 10 (Systat Software, San Jose, CA) para los análisis estadísticos y elaboración de gráficas. El valor de significancia para todas las pruebas estadísticas fue de $P < 0.05$ (Sokal & Rohlf 2000). En el texto y figuras se muestran los promedios \pm error estándar (EE), tamaño de muestra (n) y el intervalo entre el valor mínimo y máximo.

RESULTADOS

Se recolectaron 31 ejemplares de *P. bordai* (16 hembras y 15 machos) durante la noche y el periodo de actividad fue crepuscular-nocturno desde las 19:14 hasta las 00:10 horas, en este intervalo se observó el primer y último organismo fuera del refugio. No se encontraron diferencias significativas entre la temperatura

corporal de los periodos de trabajo de campo ($U_1 = 116.5$; $P = 0.937$). La actividad nocturna inició a 30 °C y cesó por debajo de 20 °C de T_o . Por otro lado, se incluyeron 27 registros diurnos de ejemplares dentro del refugio (G. Woolrich-Piña, datos no publicados) y tres observaciones durante el trabajo de campo; estos ejemplares fueron recolectados entre las 09:00 y 18:00 horas y no se pudo determinar el sexo en esta fase. Todos los ejemplares analizados estuvieron asociados a cactáceas, construcciones humanas, así como grietas y oquedades de rocas.

Los resultados de las temperaturas de campo, laboratorio e índices de termorregulación se resumen en la Tabla 1. Asimismo, la Fig. 1 muestra la distribución de T_c s (A y B) y T_o s (C y D) diurnas y nocturnas y los intervalos de T_p s.

La T_c en campo difirió estadísticamente entre fases con la prueba de Mann-Whitney ($U_1 = 135$; $P = 0.001$), pero la T_c diurna entre machos y hembras no difirió estadísticamente ($U_1 = 114.5$; $P = 0.843$). Con respecto a la T_p , la

TABLA 1

Temperatura corporal de campo (T_c), operativa (T_o), preferida en laboratorio (T_p) e intervalo de T_p (cuartiles 25 y 75 %) durante la fotofase y escotofase en grados centígrados, precisión en la termorregulación (d_b), calidad térmica del hábitat (d_e) y eficiencia de la termorregulación (E). Mostrando la media \pm EE y entre paréntesis el tamaño de muestra, valor mínimo y máximo.

Field body temperature (T_c), operative temperature (T_o), preferred temperature in the laboratory (T_p), and the T_p range (quartiles 25 and 75 %) throughout photophase and scotophase in degrees Celsius, accuracy in thermoregulation (d_b), habitat thermal quality (d_e), and thermoregulatory efficiency (E). Showing mean \pm SE and in parenthesis sample size, minimum and maximum.

<i>Phyllodactylus bordai</i>	T_c	T_o	T_p	Intervalo de T_p (25-75 %)	d_b	d_e	E
Fotofase	28.2 \pm 0.51 (30; 22.6-34.2)	24.1 \pm 0.09 (5809; 11.47-44.81)	29.9 \pm 0.44 (51; 24.9-37.6)	27.8-32.6	0.96 \pm 0.2 (30; 0-5.2)	5.73 \pm 0.05 (5809; 0-16.3)	0.83
Escotofase	25.4 \pm 0.31 (31; 21.7-31.5)	23.1 \pm 0.06 (5843; 12.6-43.9)	25.1 \pm 0.11 (51; 22.7-26.3)	24.6-25.8	0.70 \pm 0.21 (31; 0-5.7)	3.68 \pm 0.03 (5843; 0-18.1)	0.81
Total	26.8 \pm 0.35 (61; 21.7-34.2)	23.61 \pm 0.05 (11652; 11.5-44.8)	27.5 \pm 0.33 (102; 22.7-37.6)	25.4-28.7	0.83 \pm 0.15 (61; 0-5.7)	4.7 \pm 0.03 (11652; 0-18.1)	0.82

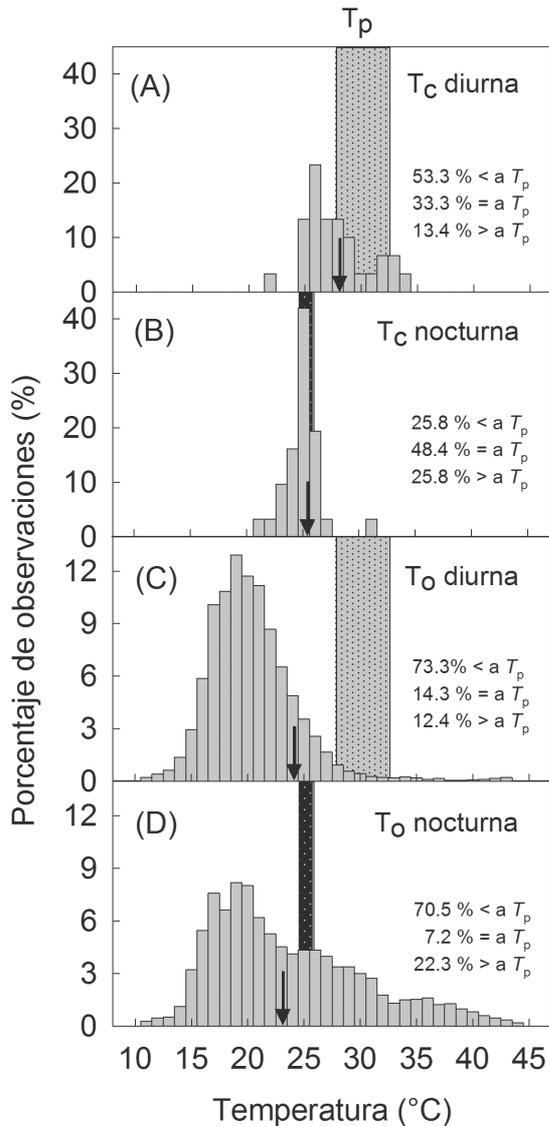


Fig. 1: Distribución de temperatura corporal (T_c) diurna (A) y nocturna (B) de *Phyllodactylus bordai* y temperatura operativa (T_o) diurna (C) y nocturna (D), en relación al porcentaje de observaciones (nótese las diferencia de escalas). El área sombreada indica la temperatura preferida en gradiente térmico (T_p) en cada fase. La flecha indica el promedio de las temperaturas. También se indica el porcentaje de temperatura superior, dentro e inferior a T_p .

Distributions of body temperature (T_c) diurnal (A) and nocturnal (B) of *Phyllodactylus bordai* and available operative diurnal (C) and nocturnal (D) temperature (T_o), with respect to the percentage of observations (Note that the scales differ across graphs). The shaded area identifies the lizard's preferred temperature range in a thermal gradient (T_p) for each phase. The arrow points to the temperature average. It is indicated the percentage of temperatures above, within and below to T_p .

prueba de ANDEVA con medidas repetidas no encontró efecto significativo dentro las siete tomas de T_p en cada una de las fases (λ de Wilk = 0.845; $F_{6, 96} = 0.31$; $P = 0.999$); sin embargo, hubo un efecto significativo de la fase sobre la T_p (λ de Wilk = 0.018; $F_{1, 96} = 319.716$; $P < 0.001$). El efecto de las fases no dependió de las tomas dentro de cada una (λ de Wilk = 0.092; $F_{6, 96} = 1.653$; $P < 0.534$).

El índice de precisión térmica d_b en la escotofase fue de 0.70, mientras que en la fotofase fue de 0.96, ambos índices no presentaron diferencias estadísticas ($U_1 = 373.5$; $P = 0.173$). Esto sugiere termorregulación precisa en ambas fases ya que *P. bordai* estuvo generalmente activo a temperaturas cercanas o dentro de su de su intervalo de T_p .

Las T_o s fueron estadísticamente significativas entre fases con ANDEVA ($F_{1, 11646} = 81.595$; $P < 0.001$; ver Fig. 2A); sin embargo, al comparar la T_o no se encontraron diferencias significativas entre los tres microhábitats evaluados ($F_{2, 11646} = 0.833$; $P = 0.435$) y el efecto de las fases no dependió del tipo de microhábitat ($F_{2, 11646} = 0.644$; $P = 0.525$).

El índice de calidad térmica d_e resultó ser estadísticamente diferente entre ambas fases ($U_1 = 12118227.5$; $P < 0.001$), por lo cual la calidad fue mayor en la noche que en el día (Figs. 1C y D y 2B).

Finalmente, el índice de eficiencia térmica E indica que *P. bordai* es una lagartija altamente eficiente para regular su temperatura ya sea durante el día o la noche ($E = 0.83$ y 0.81 , respectivamente).

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que *Phyllodactylus bordai* exhibe distintos patrones termorreguladores. En primer lugar, su T_c en campo (26.8°C) y T_p en laboratorio (27.5°C) fueron ligeramente más bajas que otras lagartijas de la familia Phyllodactylidae citadas por Sinervo et al. (2010), quienes mencionan una T_c de $30.6 \pm 1.42^\circ\text{C}$, pero puede variar entre 16.6 y 38.9°C . El género *Phyllodactylus*, en el hemisferio norte, generalmente se distribuye en lugares semiáridos, tropicales e inferiores a 1000 metros; sin embargo, *P. bordai* es la especie de mayor altitud ya que alcanza los 1750 metros (Dixon 1964), por lo cual se atribuye la ligera variación con otras

especies. Además, *P. bordai* mantuvo similitudes térmicas con lagartijas nocturnas de lugares semiáridos como *H. turcicus* (Hitchcock & McBrayer 2006), *Nephrurus stellatus* (Angilletta & Werner 1998), *P. microphyllus* (Werner et al. 1996), *Christinus marmoratus* (Kearney & Predavec 2000) y con su especie simpátrida *P. tuberculosis* (Lara-Resendiz et al. En prensa). Por el contrario, lagartijas nocturnas tropicales como *Coleonyx brevis*, *C. variegatus*, *Hemidactylus frenatus* y *Lepidodactylus lugubris* mantuvieron temperaturas ligeramente más altas (Huey et al. 1989). Esto sugiere que la población estudiada de *P. bordai* es similar a otras especies nocturnas de clima semiárido, a pesar de ser la especie que se encuentra casi en el límite de la distribución altitudinal del género (Dixon, 1964).

Por otro lado, la T_c diurna de *P. bordai* fue de 28.2 °C, la T_c nocturna fue de 25.4 °C y tuvo un intervalo general de variación de 12.5 °C. Además, la T_p diurna fue de 29.9 °C, la nocturna de 25.1 °C y el intervalo general fue de 15 °C. Por lo anterior, se puede sugerir que *P. bordai* adoptó una estrategia euriterma debido a la amplia variación de su temperatura de campo y laboratorio durante ambas fases. En este sentido, Bustard (1967), Avery (1982) y Rock & Cree (2008) proponen que las lagartijas tigmotermas nocturnas presentan amplia variabilidad en su temperatura corporal, ya que durante el día mantienen temperaturas relativamente altas dentro del refugio para incrementar su eficiencia metabólica y en la noche operan a temperaturas corporales bajas o subóptimas (ver también Dial 1978, Refinetti & Susalka 1997, Angilletta & Werner 1998, Kearney & Predavec 2000, Cruz et al. 2004, Aguilar & Cruz 2010). Además, la variación significativa de las temperaturas corporales entre el día y la noche revela un patrón termorregulador bimodal, es decir, su actividad nocturna e "inactividad" diurna son térmicamente diferentes. En este sentido, Avery (1982) propone que las actividades y procesos fisiológicos podrían tener temperaturas óptimas distintas en la fotofase y escotofase; esta hipótesis es apoyada por la existencia de un ritmo circadiano en la selección de temperatura en ectotermos nocturnos (Refinetti & Susalka 1997) y por estudios previos de biología térmica (Bustard 1967, Dial 1978, Werner &

Whitaker 1978, Sievert & Hutchison 1988, Gil et al. 1994, Autumn & Nardo 1995, Werner et al. 1996, Angilletta et al. 1999, Cruz et al. 2004, Ibarquengoytía et al. 2007, Rock & Cree 2008).

La selección de diferentes temperaturas ambientales durante cada fase, tiene implicaciones ecofisiológicas y evolutivas en los lagartos nocturnos (Autumn et al. 1994), los cuales son fisiológicamente activos durante el día ya que presentan conductas termorreguladoras seleccionando sitios de refugio con mayor temperatura ambiental y adoptando posturas especiales con respecto a la temperatura dentro del refugio. De esta manera, las lagartijas consiguen alcanzar temperaturas corporales altas permitiendo la máxima eficiencia de los procesos de digestión, reproducción y crecimiento (Bustard 1967, Dial 1978, Autumn & Nardo 1995, Cruz et al. 2004, Aguilar & Cruz 2010). En este sentido, las lagartijas son ancestralmente diurnas y la temperatura óptima para dichos procesos fisiológicos es alta y generalmente solo es posible de alcanzar durante el día (Huey 1982). Desde esta perspectiva, no es de extrañar que la capacidad de rendimiento locomotor y forrajeo de los lagartijas nocturnas sea en temperaturas subóptimas debido a la ausencia de radiación solar (Autumn et al. 1994, Ibarquengoytía et al. 2007). Por lo tanto, la suma de calor durante ambas fases es necesaria para el ciclo de vida completo de las especies ectotermas nocturnas.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas en la T_c entre los sexos (aunque las T_c y T_p de hembras preñadas no fueron examinadas). Esto probablemente se debe a que ambos sexos seleccionan microclimas térmicamente similares. Por el contrario, Hitchcock & McBrayer (2006) y Rock et al. (2002) encontraron que las hembras grávidas de dos especies de geos nocturnos mantienen T_p s más altas. Ellos sugieren que representan condiciones óptimas para el desarrollo embrionario y por consiguiente las hembras grávidas ocupan sitios más cálidos que los machos y hembras no grávidas. Por esta razón, se propone para futuros estudios examinar posibles diferencias térmicas entre la condición reproductora de *P. bordai*.

En el presente trabajo, la T_o fue un buen reflejo de la temperatura del refugio ya que los modelos biofísicos estuvieron altamente asociados a la T_c de *P. bordai* ($r = 0.82$). La

selección de microhábitats por parte del gecko fue importante para realizar sus actividades nocturnas, ya que explotó los sitios y horarios con mayor calidad térmica (Fig. 2A y B). En este sentido, las lagartijas fueron encontradas activas en rocas, tocones, cactáceas y en construcciones humanas. Análogamente, Thierry et al. (2009) mencionan que los refugios artificiales son térmicamente óptimos para reptiles nocturnos. En términos de calidad térmica la región semiárida de Tehuacán-Cuicatlán fue considerada relativamente alta ($d_e = 4.3$). Sin embargo, en términos comparativos, este índice debe interpretarse con precaución. Por un lado, es un índice especie-específico, es decir, que está relacionado directamente con el intervalo de preferencias térmicas de cada especie (Hertz et al. 1993). Por otro lado, el índice depende de la heterogeneidad espacio-temporal de la temperatura ambiental (e.g., variación térmica diaria, estacional, anual, altitudinal, latitudinal, etc.); en consecuencia tiene limitaciones cuando se contrasta con otras especies. De acuerdo con este enfoque, Woolrich-Piña et al. (2012a) indican para la misma región una calidad térmica más baja para *Xenosaurus rectocollaris* ($d_e = 13.3$) (ver también para otras lagartijas diurnas Woolrich-Piña et al. 2011, Woolrich-Piña et al. 2012b, Woolrich-Piña et al. 2012c). Además, trabajos previos en reptiles nocturnos han sugerido valores de desviación de T_o s con respecto al intervalo de T_p (i.e., d_e) desde 0.85 °C en estaciones térmicamente óptimas hasta 10.9 °C en condiciones extremas de temperatura (ver apéndice A en Blouin-Demers & Nadeau 2005 y sus referencias).

De acuerdo con lo anterior y al modelo costo-beneficio de Huey & Slatkin (1976) un organismo euritermo en un ambiente de bajo costo (calidad térmica alta) puede regular su T_c de manera parcial, pero nunca completamente. Esto es consistente con los resultados generales obtenidos aquí, debido a que *P. bordai* fue una especie altamente precisa ($d_b = 0.83$) y eficiente en la termorregulación ($E = 0.82$) en un hábitat con alta calidad térmica ($d_e = 4.7$) basado en su amplio intervalo de requerimientos térmicos. En conclusión, las estrategias termorreguladoras exhibidas por *P. bordai* le permiten explotar exitosamente los sitios disponibles durante la noche y los refugios durante el día. Además, las zonas

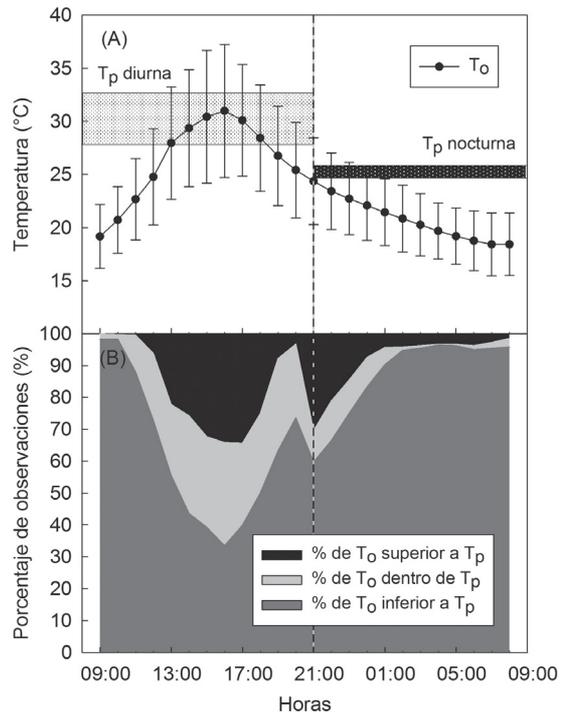


Fig. 2: (A) Variación de la temperatura operativa (T_o ; media ± 1 DE) de los modelos biofísicos durante el día y la noche; las áreas sombreadas horizontales indican la temperaturas preferidas en gradiente térmico (T_p) para cada fase. (B) Porcentaje de T_o superior, dentro e inferior al intervalo de T_p en ambas fases. La línea punteada indica el crepúsculo.

(A) Operative temperature variation (T_o ; open circles; mean ± 1 SD) recorded by the biophysical models for the day and night; horizontal shaded areas identify the lizard's preferred temperature range in a thermal gradient (T_p) for each phase. (B) Percentage of T_o above, within, and below T_p range for each phase. Dashed line identifies the dusk.

áridas, como Tehuacán-Cuicatlán, proporcionan a los reptiles nocturnos microclimas térmicamente óptimos y estables dentro de cada fase para alcanzar y mantener su T_c dentro del intervalo preferido con relativamente poco esfuerzo termorregulatorio.

AGRADECIMIENTOS: Los autores agradecemos las becas otorgadas por CONACyT a Rafael A. Lara-Resendiz (165066) y Diego M. Arenas-Moreno (412744). Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. El apoyo otorgado por DGAPA-PAPIIT/IN215011 a Fausto R. Méndez-de la Cruz. A Guillermo Woolrich-Piña por proveer datos de la termorregulación diurna del gecko. También a

Bárbara Larrain, Jimena Fernández, Saúl López-Alcaide, Christopher Blair y tres revisores anónimos por la revisión del manuscrito. Finalmente, agradecemos a los administradores del Parque Tehuacán-Cuicatlán y Jardín Botánico Helia Bravo Hollis por su ayuda en la logística. Los permisos de colecta fueron otorgados por la Dirección General de Vida Silvestre, México número 05570/10; Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de R. A. Lara-Resendiz.

LITERATURA CITADA

- AGUILAR R & FB CRUZ (2010) Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology* 44: 236-241.
- ANGILLETTA MJ (2009) Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, USA.
- ANGILLETTA MJ, JR & YL WERNER (1998) Australian geckos do not display diel variation in thermoregulatory behavior. *Copeia* 1998: 736-742.
- ANGILLETTA MJ, LG MONTGOMERY & YL WERNER (1999) Temperature preference in geckos: diel variation in juveniles and adults. *Herpetologica* 55: 212-222.
- AUTUMN K & DFD NARDO (1995) Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *Journal of Herpetology* 29: 157-162.
- AUTUMN K, RB WEINSTEIN & RJ FULL (1994) Low-cost of locomotion increases performance at low-temperature in a nocturnal lizard. *Physiological Zoology* 67: 238-262.
- EVERY RA (1979) *Lizards - a study in thermoregulation*. University Park Press, Baltimore, USA.
- EVERY RA (1982) Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 93-166. Academic press, New York, USA.
- BAKKEN GS (1992) Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology. *American Zoologist* 32: 194-216.
- BARTHOLOMEW GA (1982) Physiological control of temperature. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 167-211. Academic press, New York, USA.
- BLOUIN-DEMERS G & P NADEAU (2005) The cost-benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology* 86: 560-566.
- BUSTARD HR (1967) Activity cycle and thermoregulation in the Australian Gecko *Gehyra variegata*. *Copeia* 1967: 753-758.
- CANSECO-MÁRQUEZ L & MG GUTIÉRREZ-MAYÉN (2010) Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera, Cuicatlán, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México.
- COWLES RB & CM BOGERT (1944) A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 263-296.
- CRUZ FB, M KOZYKARISKI, MG PEROTTI, M PUETA & L MORENO (2004) Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata, Gekkonidae, *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 18: 15-22.
- DIAL BE (1978) The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 32: 194-201.
- DIXON JR (1964) The systematic and distribution of lizards of the genus *Phyllodactylus* in North and Central America. *New Mexico State University Scientific Bulletin, USA* 64: 1-139.
- DZIALOWSKI EM (2005) Use of operative temperature and standard operative temperature models in thermal biology. *Journal of Thermal Biology* 30: 317-334.
- GIL M, JF GUERRERO & V PÉREZ-MELLADO (1994) Diel variation in preferred body temperatures of the Moorish Gecko *Tarentola mauritanica* during summer. *Herpetological Journal* 4: 56-59.
- HERTZ PE, RB HUEY & RD STEVENSON (1993) Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142: 796-818.
- HITCHCOCK MA & LD MCBRAYER (2006) Thermoregulation in nocturnal ectotherms: seasonal and intraspecific variation in the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*). *Journal of Herpetology* 40: 185-195.
- HUEY RB (1982) Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En: Gans C & FH Pough (eds) *Biology of the Reptilia*: 25-91. Academic press, New York, USA.
- HUEY RB, PH NIEWIAROWSKI, J KAUFMANN & JC HERRON (1989) Thermal biology of nocturnal ectotherms - is sprint performance of geckos maximal at low body temperatures. *Physiological Zoology* 62: 488-504.
- HUEY RB & M SLATKIN (1976) Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363-384.
- IBARGÜENGOYTÍA NR, ML RENNER, JM BORETTO, C PIANTONI & VE CUSSAC (2007) Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28: 235-246.
- KEARNEY M & M PREDAVEC (2000) Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* 81: 2984-2996.
- LARA-RESENDIZ RA, D ARENAS-MORENO & FI VALLE-JIMÉNEZ (En prensa) *Phyllodactylus tuberculatus* (Yellow-Bellied Gecko). Body temperature. *Herpetological Review*.
- NOM-059-SEMARNAT (2010) Norma Oficial Mexicana. Diario Oficial de la Federación, México.
- REFINETTI R & SJ SUSALKA (1997) Circadian rhythm of temperature selection in a nocturnal lizard. *Physiology & Behavior* 62: 331-336.
- ROCK J & A CREE (2008) Extreme variation in body temperature in a nocturnal thigmothermic lizard. *Herpetological Journal* 18: 69-76.
- ROCK J, A CREE & RM ANDREWS (2002) The effect of reproductive condition on thermoregulation in a viviparous gecko from a cool climate. *Journal of Thermal Biology* 27: 17-27.
- RZEDOWSKI J (1981) *Vegetación de México*. Limusa, Distrito Federal, México.
- SAS 2007, JMP v.10.0.0. Pacific Grove: SAS Institute Inc.
- SCHLESINGER CA & R SHINE (1994) Selection of diurnal retreat sites by the nocturnal gekkonid lizard *Oedura lesueurii*. *Herpetologica* 50: 156-163.

- SIEVERT LM & VH HUTCHISON (1988) Light versus heat: thermoregulatory behavior in a nocturnal lizard (*Gekko gekko*). *Herpetologica* 44: 266-273.
- SINERVO B, F MÉNDEZ-DE LA CRUZ, DB MILES, B HEULIN, E BASTIAANS, et al. (2010) Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894-899.
- SOKAL RR & FS ROHLF (2000) *Biometry*. Freeman and Company, New York, USA.
- THIERRY A, M LETTINK, AA BESSON & A CREE (2009) Thermal properties of artificial refuges and their implications for retreat-site selection in lizards. *Applied Herpetology* 6: 307-326.
- WERNER YL, N CARRILLO DE ESPINOZA, RB HUEY, D ROTHENSTEIN, AW SALAS & F VIDELA (1996) Observations on body temperatures of some neotropical desert geckos (Reptilia: Sauria: Gekkoninae). *Cuadernos de Herpetología (Argentina)* 10: 62-67.
- WERNER YL & AH WHITAKER (1978) Observations and comments on the body temperatures of some New Zealand reptiles. *New Zealand Journal of Zoology* 5: 375-393.
- WOOLRICH-PIÑA GA, JA LEMOS-ESPINAL, L OLIVER-LÓPEZ & GR SMITH (2012a) Ecology of *Xenosaurus rectocollaris* in Tehuacan Valley, Puebla, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 57: 157-161.
- WOOLRICH-PIÑA GA, JA LEMOS-ESPINAL, GR SMITH, L OLIVER-LÓPEZ, F CORREA-SANCHEZ, TA ALTAMIRANO-ÁLVAREZ & R MONTOYA-AYALA (2012b) Thermal ecology of the lizard *Sceloporus gadoviae* (Squamata: Phrynosomatidae) in a semiarid region of southern Puebla, Mexico. *Phyllomedusa (Brasil)* 11: 21-27.
- WOOLRICH-PIÑA GA, L OLIVER-LÓPEZ & JA LEMOS-ESPINAL (2005) Anfibios y reptiles del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México; Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Distrito Federal, México.
- WOOLRICH-PIÑA GA, GR SMITH & JA LEMOS-ESPINAL (2011) Body temperatures of two species of *Aspidoscelis* from Zapotitlán Salinas, Puebla, Mexico. *Herpetology Notes (Netherlands)* 4: 387-390.
- WOOLRICH-PIÑA GA, GR SMITH & JA LEMOS-ESPINAL (2012c) Body temperatures of three species of *Phrynosoma* from Puebla, Mexico. *Herpetology Notes (Netherlands)* 5: 361-364.

Responsabilidad editorial: Pablo Sabat

Recibido el 6 de septiembre de 2012; aceptado el 2 de abril de 2013

