

**¿QUÉ IMPLICACIONES ECOFISIOLÓGICAS TIENE LA ACTIVIDAD NOCTURNA EN REPTILES “DIURNOS”? UNA REVISIÓN****What are the ecophysiological implications of nocturnal activity in “diurnal” reptiles? A review**Rafael Alejandro LARA RESENDIZ^{1,2*}¹Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Playa Palo de Santa Rita Sur, C.P. 23096, La Paz, Baja California Sur, México²Instituto de Diversidad y Ecología Animal (CONICET-UNC), Centro de Zoología Aplicada (FCEfyN, UNC), Rondeau 798 X5000AVP, Córdoba, Argentina**For correspondence:* rafas.lara@gmail.com**Received:** 15th March 2019, **Returned for revision:** 04th May 2019, **Accepted:** 18th May 2019.**Associate Editor:** Martha Patricia Ramírez Pinilla.**Citation/Citar este artículo como:** Lara-Resendiz RA. ¿Qué implicaciones ecofisiológicas tiene la actividad nocturna en reptiles “diurnos”? Una revisión. Acta biol. Colomb. 2020;25(2):314-326. DOI: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v25n2.78511>**RESUMEN**

En esta revisión se resumen por primera vez los estudios publicados que documentan los eventos de actividad nocturna en reptiles considerados exclusivamente como diurnos. Asimismo, se describen y discuten sus implicaciones ecofisiológicas en ambientes tropicales y de altas latitudes desde la perspectiva de los intervalos óptimos de temperatura de actividad, umbrales de tolerancia, periodo de actividad, catemeralidad, hipotermia voluntaria y su importancia ante el cambio climático global. Finalmente, se identifican los aspectos que aún no han sido estudiados a profundidad en este campo de estudio y se proponen nuevas líneas de investigación.

Palabras clave: Catemeral; diurno-nocturno; ectotermos; factores ecológicos; hipotermia voluntaria; patrones de actividad; requerimientos térmicos.

ABSTRACT

This review is the first to summarize published studies that document nocturnal activity events in reptiles previously considered exclusively diurnal. The ecophysiological implications of this nocturnal activity in tropical and high-latitude environments are described and discussed from the perspective of optimal activity temperature ranges, tolerance thresholds, activity periods, cathemerality, voluntary hypothermia and its importance in the face of global climate change. Gaps in the research field are finally identified, and new lines of study are proposed.

Keywords: Activity patterns, cathemeral, diurnal-nocturnal, ecological factors, ectotherms, thermal requirements, voluntary hypothermia.

INTRODUCCIÓN

La temperatura es un factor ambiental clave en la biología de los organismos ectotermos, como los reptiles, anfibios, peces y la mayoría de los invertebrados, debido a su baja capacidad de producir calor de manera interna (Bennett y Dawson, 1976). Así, estos organismos dependen de fuentes externas de calor, de adaptaciones morfofisiológicas y de estrategias conductuales para mantener constante su temperatura corporal y dentro de los niveles térmicos óptimos para realizar sus actividades y procesos fisiológicos (Huey y Slatkin, 1976). La regulación de la temperatura implica procesos fisiológicos complejos que involucran la detección térmica del medio ambiente y el procesamiento de esta información; aquí el complejo pineal es fundamental en el ritmo de termorregulación de los reptiles y opera directamente en la sincronización de procesos fisiológicos con respecto a la luminosidad ambiental (Firth y Turner, 1982). Posterior a la termorrecepción y al procesamiento de las señales térmicas dentro del sistema nervioso central, la temperatura corporal es controlada conductualmente (e.g., posturas, ángulo de orientación, altura de percha) y depende de múltiples factores extrínsecos (e.g., oferta térmica y complejidad del hábitat) e intrínsecos (e.g., requerimientos térmicos y tolerancia al calor) (Bennett y Dawson, 1976; Firth y Turner, 1982; Huey, 1982).

Así, la termorregulación de los reptiles es producto de una compleja red de variables espacio-temporales, las cuales proporcionan costos y beneficios (Huey y Slatkin, 1976). Por esta razón, una estrategia conductual de termorregulación adecuada les permite aprovechar la energía calorífica disponible para tener un mejor rendimiento y realizar los procesos y actividades biológicas vitales tales como la alimentación, el crecimiento, la reproducción, el desempeño locomotor y el escape de depredadores, siendo determinantes en la supervivencia (Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2014). Actualmente, existe una vasta literatura sobre el comportamiento termorregulador de reptiles y se ha documentado que ante ambientes térmicamente adversos o desfavorables este comportamiento juega un papel importante para compensar las temperaturas extremas (Cowles y Bogert, 1944; Avery, 1982; Gans y Pough, 1982). Por ejemplo, una estrategia en reptiles diurnos es refugiarse en los momentos más desfavorables del día (por competencia, depredación, para termorregulación, etc.) y posteriormente ampliar su período de actividad hacia el crepúsculo o la noche para mantener su balance energético (Huey, 1982).

Recientemente, ha habido muchos trabajos, principalmente notas aisladas de historia natural, que documentan conductas nocturnas o crepusculares en especies catalogadas como exclusivamente diurnas (e.g., Klauber, 1939; Williams, 1959; Mays y Nickerson, 1968; Adest *et al.*, 1988; Levy *et al.*, 2019). Esta estrategia puede tener implicaciones ecofisiológicas importantes en los

intervalos de temperaturas óptimas de actividad, umbrales de tolerancia térmica, periodo de actividad, hipotermia voluntaria, catemeralidad y ante cambios climáticos extremos. Además, el potencial de actividad nocturna de muchas especies diurnas es poco conocido. Por lo anterior, los objetivos de este trabajo son: 1) revisar los eventos de actividad nocturna en reptiles considerados exclusivamente diurnos; 2) discutir las implicaciones ecofisiológicas sobre este tópico; 3) identificar los aspectos que aún no han sido abordados a profundidad; y 4) proponer posibles direcciones para futuras líneas de investigación.

Para esta revisión se realizó una búsqueda bibliográfica en *Web of Science* para las publicaciones que documentaron la actividad nocturna en especies diurnas de reptiles. Las palabras de búsqueda fueron: *crepuscular-nocturnal-activity-behavior-reptile* y sus variantes en español. También se realizó una búsqueda en *Google Scholar*. Asimismo, se incluyeron estudios que se encontraron en el proceso de contacto con autores y lectura de otros artículos. Todas las especies y publicaciones están incluidas en la tabla 1.

ACTIVIDAD NOCTURNA EN ESPECIES CATALOGADAS COMO DIURNAS

La actividad nocturna en reptiles diurnos ha sido documentada en medio silvestre (Klauber, 1939), bajo condiciones de laboratorio (Regal, 1967), indirectamente por la evidencia de depredación por aves rapaces nocturnas (Duncan *et al.*, 2003), debido a iluminación artificial (Perry y Fisher, 2006) y también ha sido ampliamente documentada en carreteras durante la noche (Trombulak y Frissell, 2000). Varios autores sugieren que la herpetofauna diurna se siente atraída por sitios térmicamente óptimos durante la noche para elevar la temperatura corporal durante los períodos más fríos, ocupándolas como “islas” o parches de calor (Mays y Nickerson, 1968; Ruben, 1976; Dodd *et al.*, 1989) ya que una temperatura corporal nocturna más elevada puede promover y aumentar la eficiencia de procesos fisiológicos críticos (e.g., digestión; Harlow *et al.*, 1976).

Muchos autores han reportado un gran número de avistamientos anecdóticos sobre conductas nocturnas en reptiles considerados exclusivamente diurnos (Tabla 1). Estas observaciones han sido principalmente en lagartijas de los géneros *Agama* (Pauwels *et al.*, 2004; Böhme, 2005), *Anolis* (Garber, 1978; Powell y Henderson, 1992; Perry y Lazell, 2000; Perry y Fisher, 2006; Perry *et al.*, 2008; Stroud y Giery, 2013; Metcalfe y Metcalfe, 2014), *Callisaurus* (Mays y Nickerson, 1968), *Ctenotus* (Gordon *et al.*, 2010), *Dipsosaurus* (Klauber, 1939; Norris, 1953; Mays y Nickerson, 1968), *Gerrhonotus* (Fernández-Badillo *et al.*, 2016), *Liolaemus* (Avila y Morando, 2015), *Ophisaurus* (Krysko y Reppas, 1998), *Phrynosoma* (Harris, 1958; Williams, 1959; Mays y Nickerson, 1968; Sherbrooke, 2000; Lara-Resendiz *et al.*, 2013b; Raya-García, 2014; Lara-Resendiz *et al.*, 2016),

Tabla 1. Especies de reptiles considerados diurnos que han registrado actividad nocturna, localidad y referencia. Condiciones de la observación: 1 = en luz artificial, 2 = construcciones humanas (sin luz), 3 = caminos y carreteras, 4 = ambiente natural, 5 = en laboratorio y 6 = en cautividad.

Especies	Localidad	Referencias
Tortugas		
Testudinidae		
<i>Gopherus agassizii</i> ⁴	California	McGinnis y Voigt, 1971
<i>Gopherus flavomarginatus</i> ⁴	Durango	Adest <i>et al.</i> , 1988
<i>Astrochelys radiata</i> ³	Madagascar	Leuteritz, 2003
Cheloniidae		
<i>Chelonia mydas</i> ^{4,5}	Australia	Jessop <i>et al.</i> , 2002
Lagartijas		
Agamidae		
<i>Agama agama</i> ¹	Gabón y Camerún	Pauwels <i>et al.</i> , 2004; Böhme, 2005
Corytophanidae		
<i>Basiliscus basiliscus</i> ¹	Costa Rica	Perry <i>et al.</i> , 2008
Dactyloidae		
<i>Anolis aeneus</i> ¹	Granada	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis bimaculatus</i> ¹	San Eustaquio, Isla Antigua	Powell y Henderson, 1992; Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis brevirostris</i> ¹	La Española	Bowersox <i>et al.</i> , 1994 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis carolinensis</i> ¹	Hawái (introducido), Misisipi y Texas	Perry y Fisher, 2006
<i>Anolis cristatellus</i> ^{1,2}	Isla Tórtola, República Dominicana (introducido), Isla de Guana y Puerto Rico	Garber, 1978; Perry y Lazell, 2000; Schwartz y Henderson 1991 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008; Metcalfe y Metcalfe, 2014
<i>Anolis cybotes</i> ¹	La Española	Henderson y Powell, 2001 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis distichus</i> ¹	La Española	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis equestris</i> ¹	Florida (introducido)	Stroud y Giery, 2013
<i>Anolis gingivinus</i> ¹	San Martín	Powell y Henderson, 1992
<i>Anolis leachii</i> ¹	Isla Antigua	Schwartz y Henderson, 1991 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis lineatopus</i> ¹	Jamaica	Rand, 1967 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis luteocularis</i> ¹	Cuba	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis marmoratus</i> ¹	Guadalupe	Powell y Henderson, 1992
<i>Anolis richardii</i> ¹	Granada	Perry y Fisher, 2006
<i>Anolis sabanus</i> ¹	Isla de Saba	Powell y Henderson, 1992
<i>Anolis sagrei</i> ¹	Bahamas y Florida (introducido)	Powell y Henderson, 1992; Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis schwartzi</i> ¹	San Eustaquio	Powell <i>et al.</i> , 2005 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Anolis trinitatus</i> ¹	San Vicente e Isla Young	Perry <i>et al.</i> , 2008
Leiocephalidae		
<i>Leiocephalus carinatus</i> ¹	Florida (introducido)	Perry <i>et al.</i> , 2008

(Continúa)

Tabla 1. Especies de reptiles considerados diurnos que han registrado actividad nocturna, localidad y referencia. Condiciones de la observación: 1 = en luz artificial, 2 = construcciones humanas (sin luz), 3 = caminos y carreteras, 4 = ambiente natural, 5 = en laboratorio y 6 = en cautividad.

Especies	Localidad	Referencias
Liolaemidae		
<i>Liolaemus tenuis</i> ¹	Neuquén	Avila y Morando, 2015
Iguanidae		
<i>Dipsosaurus dorsalis</i> ^{3,4}	Arizona y California	Klauber, 1939; Norris, 1953; Mays y Nickerson, 1968
Phrynosomatidae		
<i>Callisaurus draconoides</i> ^{3,4}	Arizona y California	Cowles y Bogert, 1944; Mays y Nickerson, 1968;
<i>Phrynosoma asio</i> ⁴	Michoacán	Raya-García, 2014
<i>Phrynosoma cornutum</i> ⁴	Chihuahua	Williams, 1959; Lara-Resendiz <i>et al.</i> , 2013b
<i>Phrynosoma modestum</i> ⁴	Chihuahua y Arizona	Williams, 1959; Sherbrooke, 2000
<i>Phrynosoma platyrhinos</i> ^{3,4}	Arizona y California	Harris, 1958; Mays y Nickerson, 1968
<i>Phrynosoma solare</i> ⁴	Sonora	Lara-Resendiz <i>et al.</i> , 2016
<i>Sceloporus clarkii</i> ^{2,4,5}	Arizona y Sonora	Duncan <i>et al.</i> , 2003; Martínez-Méndez <i>et al.</i> , 2013
<i>Sceloporus jarrovi</i> ^{4,5}	Arizona	Duncan <i>et al.</i> , 2003
<i>Sceloporus virgatus</i> ^{4,5}	Arizona	Duncan <i>et al.</i> , 2003
<i>Urosaurus ornatus</i> ^{4,5}	Arizona	Duncan <i>et al.</i> , 2003
<i>Uta stansburiana</i> ^{3,4}	California y Washington	Cowles y Bogert, 1944, Weaver, 2009
Tropiduridae		
<i>Plica plica</i> ¹	Isla Trinidad	Perry y Fisher, 2006
<i>Tropidurus hispidus</i> ¹	Brasil	Zanchi-Silva, 2016
Gekkonidae		
<i>Lygodactylus capensis</i> ¹	Sudáfrica	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Phelsuma laticauda</i> ¹	Hawái (introducido)	Perry y Fisher, 2006
<i>Phelsuma madagascariensis</i> ¹	Madagascar	García y Vences, 2002
Sphaerodactylidae		
<i>Gonatodes humeralis</i> ¹	Perú	Dixon y Soini, 1975 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Gonatodes vittatus</i> ¹	Trinidad y Tobago	Quesnel <i>et al.</i> , 2002 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Sphaerodactylus cinereus</i> ¹	Florida y Haití	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Sphaerodactylus difficilis</i> ¹	La Española	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Sphaerodactylus elegans</i> ¹	Florida (introducido)	Meshaka <i>et al.</i> , 2004 citado en Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Sphaerodactylus macrolepis</i> ¹	Isla de Guana	Perry y Lazell, 2000; Perry y Fisher, 2006
<i>Sphaerodactylus sputator</i> ¹	Anguila	Howard, 2001
Lacertidae		
<i>Podarcis muralis</i> ⁴	Serbia	Carretero <i>et al.</i> , 2012

(Continúa)

Tabla 1. Especies de reptiles considerados diurnos que han registrado actividad nocturna, localidad y referencia. Condiciones de la observación: 1 = en luz artificial, 2 = construcciones humanas (sin luz), 3 = caminos y carreteras, 4 = ambiente natural, 5 = en laboratorio y 6 = en cautividad.

Especies	Localidad	Referencias
Scincidae		
<i>Cryptoblepharus poecilopleurus</i> ¹	Isla Cocos	Perry y Lazell, 2000; Perry y Fisher, 2006
<i>Ctenopus pantherinus</i> ⁵	Australia	Gordon <i>et al.</i> , 2010
<i>Lamprolepis smaragdina</i> ¹	Ponapé	Perry y Lazell, 2000; Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Oligosoma striatum</i> ⁴	Nueva Zelanda	Neilson <i>et al.</i> , 2004
<i>Plestiodon kishinouyei</i> ³	Isla Iriomote	Diaz-Sacco, 2015
<i>Scincella lateralis</i> ⁴	Virginia	Townsend <i>et al.</i> , 2005
<i>Scincella silvicola</i> ⁴	Oaxaca	Clause <i>et al.</i> , 2015
Anguidae		
<i>Gerrhonotus liocephalus</i> ⁴	Hidalgo	Fernández-Badillo <i>et al.</i> , 2016
<i>Ophisaurus ventralis</i> ⁴	Florida	Krysko y Reppas, 1998
Varanidae		
<i>Varanus acanthurus</i> ⁶	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus dumerilii</i> ⁴	Tailandia	Cota <i>et al.</i> , 2008
<i>Varanus giganteus</i> ⁴	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus glebopalma</i> ⁴	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996; Rhind <i>et al.</i> , 2013
<i>Varanus gouldii</i> ⁶	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus indicus</i> ⁴	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus keithhornei</i> ^{4,6}	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus mertensi</i> ⁴	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus spenceri</i> ^{3,6}	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
<i>Varanus tristis</i> ¹	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996; Rhind <i>et al.</i> , 2013
<i>Varanus varius</i> ⁶	Australia	Irwin <i>et al.</i> , 1996
Serpientes		
Boidae		
<i>Charina bottae</i> ⁴	Idaho	Dorcas y Peterson, 1998
Colubridae		
<i>Borikenophis portoricensis</i> ¹	Isla de Guana	Perry <i>et al.</i> , 2008
<i>Contia tenuis</i> ⁴	Washington	Weaver, 2004
<i>Masticophis flagellum</i> ³	New Mexico	Gross <i>et al.</i> , 2014
<i>Pantherophis obsoletus</i> ⁴	Texas	Weatherhead <i>et al.</i> , 2012; Sperry <i>et al.</i> , 2013
Viperidae		
<i>Vipera ammodytes</i> ³	Croacia	Zadavec y Koren, 2017

Oligosoma (Neilson *et al.*, 2004), *Plestiodon* (Diaz-Sacco, 2015), *Podarcis* (Carretero *et al.*, 2012), *Sceloporus* (Duncan *et al.*, 2003; Martínez-Méndez *et al.*, 2013), *Scincella* (Townsend *et al.*, 2005; Clause *et al.*, 2015), *Tropidurus* (Zanchi-Silva, 2016), *Varanus* (Rhind *et al.*, 2013) y *Uta* (Weaver, 2009). También se ha documentado en serpientes de los géneros *Charina* (Dorcas y Peterson, 1998), *Contia* (Weaver, 2004), *Masticophis* (Gross *et al.*, 2014), *Pantherophis* (Sperry *et al.*, 2013) y *Vipera* (Zadavec y Koren, 2017). Asimismo, en tortugas de los géneros *Gopherus* (McGinnis y Voigt, 1971; Adest *et al.*, 1988), *Geochelone* (Leuteritz, 2003) y tortugas marinas como *Chelonia* (Jessop *et al.*, 2002). Del mismo modo, Perry y Fisher (2006) proveen una lista de las especies de reptiles considerados diurnos que utilizan lugares con iluminación artificial nocturna, en la que destacan algunas especies de los géneros de lagartijas *Anolis*, *Agama*, *Basiliscus*, *Cryptoblepharus*, *Gonatodes*, *Lamprolepis*, *Leiocephalus*, *Lygodactylus*, *Phelsuma*, *Sphaerodactylus*, *Tropidurus* y la serpiente *Borikenophis* (ver también Perry *et al.*, 2008, incluido en este trabajo). También la actividad nocturna de reptiles “diurnos” se ha registrado indirectamente, por medio de evidencias del comportamiento alimentario de aves rapaces nocturnas (Ligon, 1968). Por ejemplo, Duncan *et al.* (2003) documentaron que dos especies de búhos nocturnos (*Otus trichopsis* y *Glaucidium gnoma*) se alimentan de lagartijas consideradas diurnas como *Sceloporus jarrovi*, *S. clarki*, *S. virgatus* y *Urosaurus ornatus*. En estos estudios, ninguna lagartija *Aspidoscelis* fue capturada u observada en la noche, por lo que es probable que este género no presente actividad nocturna ocasional.

Es importante destacar que el tema abordado en la presente revisión también ha sido discutido en otros vertebrados terrestres como anfibios (Andreone, 2002; Hilje, 2010; Gómez-Hoyos *et al.*, 2018), aves (Ward *et al.*, 2014) y mamíferos (Donati *et al.*, 2013). En el caso particular de los anfibios, existen grupos taxonómicos considerados principalmente como diurnos; tal es el caso del género *Atelopus*, del cual se ha documentado el comportamiento nocturno como inusual en *A. nahumae*, *A. laetissimus* y *A. varius*. Incluso *A. nocturnus* ha sido nombrada en referencia a su marcada actividad nocturna (Bravo-Valencia y Rivera-Correa, 2011; Gómez-Hoyos *et al.*, 2018).

HÁBITO DIURNO/NOCTURNO Y SUS REQUERIMIENTOS TÉRMICOS

Los reptiles habitan una amplia variedad de ambientes térmicos que incluyen sitios tropicales, desiertos, hábitats fríos y lugares altamente estacionales en altas latitudes o elevaciones, y es probable que esta variación en el ambiente térmico cause parte de la variación en su periodo de actividad (Avery, 1982). Se ha demostrado que los reptiles tienen complejas estrategias fisiológicas y conductuales (Bennett y Dawson, 1976; Firth y Turner, 1982) y su periodo de actividad

puede variar dependiendo de factores extrínsecos asociados a las características ambientales y geográficas (e.g., latitud, altitud) o a factores intrínsecos (e.g., requerimientos y límites térmicos) (Huey y Slatkin, 1976; Avery, 1982; Huey, 1982). De hecho, la modificación del tiempo y del periodo de actividad son de los principales mecanismos conductuales que utilizan los reptiles para termorregular y mantener su metabolismo a tasas óptimas para diferentes funciones fisiológicas, como la digestión, la reproducción y la locomoción (Bennett y Dawson, 1976). En muchos casos puede ser difícil establecer los límites entre el periodo de actividad o inactividad, ya que se sabe que algunas especies se involucran oportunamente en condiciones ambientales subóptimas y los requerimientos térmicos pueden variar a diferentes niveles, incluso poblacionalmente (Huey, 1982; Catenazzi *et al.*, 2005).

La ubicación geográfica y la variabilidad térmica del ambiente, así como los requerimientos térmicos propios de las especies, mantienen una relación con el periodo de actividad. Por ejemplo, las especies tropicales son consideradas termo-especialistas, con capacidades limitadas de aclimatación y habitan sitios con temperaturas homogéneas y relativamente constantes, mientras que las especies que habitan en sitios de mayores latitudes son generalistas térmicos, ya que han evolucionado en sitios térmicamente heterogéneos (Tewksbury *et al.*, 2008). Es por esto por lo que, basados en su amplitud de requerimientos térmicos, los ectotermos se pueden clasificar estrictamente en estenotermos o euritermos. Los estenotermos o especialistas térmicos son los organismos que están adaptados a vivir en un margen estrecho de temperaturas, mientras que los euritermos o generalistas térmicos son aquellos que tienen la capacidad de vivir en un amplio margen de temperaturas. Acorde con lo anterior, en esta sección se exploran las implicaciones de dos variables principales para extender o ampliar el periodo de actividad, en primer lugar, la ubicación latitudinal geográfica (tropical/altas latitudes), y en segundo lugar, el intervalo de requerimientos térmicos (estenotermo y euritermo).

Muchos reptiles tropicales y subtropicales son considerados estenotermos, ya que viven debajo del dosel dentro de bosques ampliamente sombreados, donde las temperaturas son relativamente bajas y homogéneas, lo que dificulta la termorregulación activa (Huey y Slatkin, 1976). De hecho, las lagartijas del bosque tropical rara vez se asolean, están activas a temperaturas corporales relativamente bajas y explotan la temperatura del aire por medio de la convección y tienen una estrategia de termorregulación pasiva o termoconformista (Huey *et al.*, 2009). Además, Tewksbury *et al.* (2008) sugieren que las especies tropicales que viven en climas estacionales estables tienen tolerancias térmicas estrechas y que están más cerca de sus óptimos fisiológicos en comparación con las especies euritermas que habitan en latitudes altas o ambientes altamente variables, como desiertos o altas elevaciones.

Por otro lado, los reptiles que están activos durante el día tienden a exhibir temperaturas corporales relativamente altas y constantes durante el periodo de actividad, mientras que los taxones nocturnos muestran temperaturas más bajas y variables, es decir, tendencia hacia la euritermia (Llewelyn *et al.*, 2005). En este caso particular, las especies nocturnas pueden termorregular indirectamente durante la “inactividad” (Lara-Resendiz *et al.*, 2013a). En este sentido, Avery (1982) propone que las actividades y procesos fisiológicos podrían tener temperaturas óptimas distintas en la fotofase (día) y escotofase (noche); esta hipótesis es apoyada por la existencia de un ritmo circadiano en la selección de temperatura en ectotermos nocturnos (Refinetti y Susalka, 1997) y por estudios sobre biología térmica (Lara-Resendiz *et al.*, 2013a). La selección de diferentes temperaturas ambientales durante cada fase tiene implicaciones ecofisiológicas y evolutivas en los reptiles nocturnos (Autumn *et al.*, 1994), los cuales son fisiológicamente activos durante el día, ya que presentan conductas termorreguladoras seleccionando sitios de refugio con una mayor temperatura ambiental y adoptando posturas especiales con respecto a la temperatura dentro del refugio. De esta manera, las lagartijas nocturnas consiguen alcanzar altas temperaturas corporales permitiendo la máxima eficiencia de los procesos de digestión, reproducción y crecimiento (Bustard, 1967; Dial, 1978; Autumn y De Nardo, 1995; Cruz *et al.*, 2004; Aguilar y Cruz, 2010).

Por el contrario, en el caso de las especies consideradas heliotérmicas, y que por consiguiente serían exclusivamente diurnas, se ha demostrado que la actividad nocturna oportunista se asocia con condiciones ecológicas y/o fisiológicas adecuadas durante la noche, como un alto nivel de humedad, menor riesgo de depredación y mayor disponibilidad de presas (Neilson *et al.*, 2004; Gordon *et al.*, 2010). Así, la capacidad de usar la termorregulación conductual, en este caso cambiando a la estrategia tigmotérmica, a escala fina (es decir, el uso selectivo de hábitats y microclimas), puede lograr resultados similares en un gradiente latitudinal y climático tan amplio como sea posible gracias a las grandes diferencias en el momento de la actividad. Por ejemplo, Weatherhead *et al.* (2012) encontraron que la culebra *Pantherophis obsoletus* cambia de actividad diurna a nocturna durante el verano, mientras que, a mayores latitudes, la actividad máxima de la serpiente es exclusivamente diurna durante todo el verano (ver también Sperry *et al.*, 2013). Asimismo, Dorcas y Peterson (1998) encontraron evidencias de que el bóido *Charina bottae* puede estar ocasionalmente activo durante la noche, incluso cuando las temperaturas son subóptimas, para sincronizar su actividad con las presas, o alternativamente, para reducir su propio riesgo de depredación al evitar a los depredadores diurnos.

Con base en esto, las especies estenotérmicas que ocupan hábitats estables podrían tener menor oportunidad térmica para aumentar o extender el tiempo de forrajeo hacia el crepúsculo o la escotofase. Al contrario, una especie

euritérmica de ambientes heterogéneos térmicamente podría tener mayores oportunidades de extender su periodo de actividad debido a su capacidad de estar activa en un intervalo amplio de temperaturas corporales. Sin embargo, esta hipótesis aún no ha sido estudiada a profundidad, aunque destacan estudios comparativos a nivel poblacional (Huey y Webster, 1975; Catenazzi *et al.*, 2005). Por ejemplo, en el caso de *S. clarkii*, las temperaturas ambientales altas durante el día (hasta 43 °C) proveen, a escala de microhábitat, temperaturas altas del aire y sustratos suficientes para mantener su temperatura corporal en el rango de actividad, por lo menos hasta la medianoche (Martínez-Méndez *et al.*, 2013); así, el medio ambiente térmico puede poner a su alcance temperaturas adecuadas para la actividad. Lo mismo ocurre en otras especies de phrynosomátidos de ambientes desérticos cuando la temperatura microambiental se mantiene ~40 °C (Lara-Resendiz *et al.*, 2014; Lara-Resendiz *et al.*, 2015).

Otro ejemplo, en el caso contrario, es el de la familia Xantusiidae; los tres géneros *Cricosaura*, *Lepidophyma* y *Xantusia* son considerados nocturnos y comprenden en conjunto al menos 35 especies que exhiben patrones de actividad nocturna. La actividad diurna ha sido documentada regularmente para ciertas poblaciones que son consideradas como usualmente nocturnas (Van Denburg, 1919; Lee, 1974; Grismer, 2002; Arenas-Moreno *et al.*, 2018). Incluso, Regal (1967) y Arenas-Moreno *et al.* (2018) sugieren que los xantúsidos termorregulan activamente durante el día, pero no es evidente debido a sus hábitos. Lo anterior sugiere que estos organismos, al igual que los geos nocturnos como *Phyllodactylus* o *Coleonyx*, ocupan las partes más cálidas o soleadas de una grieta o refugio para absorber parte de la radiación solar durante el día (Brattstrom, 1965; Lara-Resendiz *et al.*, 2013a). De acuerdo con los experimentos de Lee (1974), estos organismos funcionan en un sistema dual, ya que la temperatura y el fotoperiodo son importantes en el control de la actividad; por lo tanto, a medida que la temperatura y el fotoperiodo se desvían dentro del ciclo de 24 horas, el periodo de actividad se vuelve bimodal, pero cuando coinciden las temperaturas altas y los períodos de iluminación tenue se produce la actividad máxima. En este caso, este comportamiento podría tener connotaciones estacionales importantes; por ejemplo, *Xantusia henshawi* opta por una conducta diurna durante el invierno (Mautz y Case, 1974; Grismer, 2002). Además, se han reportado que las agregaciones facultativas de *Xantusia vigilis* en el invierno tienen beneficios térmicos y reproductivos (Rabosky *et al.*, 2012).

CATEMERALIDAD, FACTORES AMBIENTALES E HIPOTERMIA VOLUNTARIA

Es claro que la clasificación tradicional de diurno y nocturno es insuficiente para describir los patrones de actividad de los organismos (Hill, 2006). La definición

de catemeral fue acuñada por Tattersall (1987) para describir especies que exhiben cantidades significativas de actividad durante las dos fases dentro del ciclo de 24 horas. Como estrategia de comportamiento, se piensa que la catemeralidad confiere considerables ventajas al permitir que los animales extiendan la actividad de manera flexible hacia la fase diurna o nocturna en respuesta a las condiciones ecológicas prevaletentes. Factores como la temperatura, el acceso a las fuentes de alimento y la minimización del riesgo de depredación se consideran importantes para promover la catemeralidad (Hill, 2006). Un número importante de reptiles regularmente explotan tanto el nicho diurno como el nocturno (e.g. *Lepidophyma flavimaculatum* y *L. smithii*, Arenas-Moreno *et al.*, 2018, *Phyllopezus pollicaris*, Diele-Viegas *et al.*, 2018).

La actividad nocturna en especies diurnas, como se mencionó arriba, está relacionada positivamente con las temperaturas diurnas y nocturnas, pero también con la humedad (Neilson *et al.*, 2004; Gordon *et al.*, 2010). Además, se ha discutido que las noches con luna o los patrones lunares también podrían influenciar el periodo nocturno de actividad, ya que incrementan la visibilidad (Perry y Fisher, 2006; Lillywhite y Brischoux, 2012; Zdravec y Koren, 2017). Sin embargo, en otras especies no existe una correlación entre el periodo lunar y la actividad nocturna (e.g., *Pantherophis*; Sperry *et al.*, 2013). Esto sugiere que, para el comportamiento nocturno, la temperatura puede ser más importante que la detección visual nocturna de presas o la evasión de depredadores. En el caso particular de las serpientes que se mantienen mayormente activas en noches oscuras, éstas pueden reducir su riesgo de depredación por búhos o grandes mamíferos (Klauber, 1939).

Con respecto a la iluminación, los patrones de actividad pueden ser alterados por la presencia de luz de origen antropogénico, conocida también como contaminación lumínica (Perry y Fisher, 2006). De acuerdo con la revisión de Perry y Fisher (2006), la luz artificial puede promover la actividad nocturna en reptiles diurnos y esto puede tener repercusiones considerables. En efecto, la luz artificial puede favorecer la disponibilidad de alimento, ya que muchos invertebrados incrementan considerablemente su actividad y los reptiles toman ventaja para aumentar o extender sus oportunidades de forrajeo. Sin embargo, esta luz puede aumentar la competencia o el riesgo de depredación por otros reptiles, mamíferos o aves rapaces de hábitos nocturnos. Además, ha sido bien documentado que esta contaminación lumínica debida a la urbanización puede causar el decline de especies nocturnas sensibles como las serpientes (e.g. *Rhinocheilus lecontei*, Perry y Fisher, 2006) y las tortugas marinas (Salmon, 2005).

Las temperaturas ambientales subóptimas durante la noche impiden la actividad de muchas especies de ectotermos, ya que en ese momento la temperatura corporal podría estar cerca o por debajo del límite térmico

inferior para la actividad; cuando esto sucede muchos reptiles se refugian inmediatamente antes de que el hábitat se vuelva térmicamente desfavorable. No obstante, según Huey (1982), algunos reptiles pasan la noche afuera de sus madrigueras para prolongar el tiempo potencial de actividad y seleccionar activa y voluntariamente una temperatura corporal baja (i.e., hipotermia voluntaria). Se ha sugerido que esta estrategia puede ser una respuesta alternativa para los individuos que no obtuvieron suficiente alimento durante el día, es decir, para extender el tiempo de forrajeo incluso a la mañana siguiente (McGinnis y Voigt, 1971); también puede ser una alternativa para los organismos que no se alimentaron recientemente para conservar energía (Huey, 1982); de igual forma, para propiciar alguna actividad biológica fundamental (e.g., apareamiento). En este último caso, las especies diurnas pueden aumentar la posibilidad de cópula o de aumentar el número de ellas durante el crepúsculo o el anochecer (Lara-Resendiz *et al.*, 2013b), o incluso favorecer la excavación de nidos y la oviposición (Sherbrooke, 2000).

IMPLICACIONES ANTE EL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL

El cambio climático global y las alteraciones del nicho térmico ejercen presiones selectivas y afectan las poblaciones naturales en varios grupos de reptiles (Winter *et al.*, 2016). Los reptiles, al igual que otros ectotermos, dependen directamente de la calidad térmica del hábitat y de la plasticidad conductual para mantener su temperatura corporal dentro de los niveles óptimos, pero en ambientes cambiantes con altas temperaturas se incrementa el riesgo de sobrecalentamiento, se acorta el periodo de actividad diurna, se fuerza a la inactividad y en consecuencia se eleva drásticamente su vulnerabilidad poblacional (Lara-Resendiz *et al.*, 2014; Lara-Resendiz *et al.*, 2015). Estudios previos han documentado que los reptiles son sensibles a la modificación de su nicho térmico debido a las horas de restricción o inactividad forzada, ya que la ganancia energética neta llega a ser insuficiente para realizar sus procesos fisiológicos (Dunham, 1993; Huey *et al.*, 2010). Por ejemplo, se ha observado que el periodo de actividad diurna de la lagartija *Sceloporus serrifer* en la Península de Yucatán está limitado debido a que las temperaturas ambientales son extremadamente altas durante la época de reproducción (Sinervo *et al.*, 2010; Sinervo *et al.*, 2011).

En este punto es importante destacar que la vulnerabilidad de los reptiles frente al cambio climático difiere dependiendo de su adaptabilidad y sensibilidad. Es decir, el nivel de afectación será diferencial debido a que tienen diversas estrategias de reproducción, amplitud de distribución, historia de vida y patrones de termorregulación complejos. Sin embargo, si el ambiente térmico donde habitan es homogéneo, las poblaciones pueden responder por plasticidad fisiológicas o adaptación evolutiva, pero si

el ambiente térmico es heterogéneo, entonces las especies pueden regular su temperatura corporal conductualmente. Por consiguiente, en estos últimos las estrategias termorreguladoras (e.g. euritermia, tigmotermia, actividad crepuscular, hipotermia voluntaria, patrones de actividad oportunistas) son fundamentales para equilibrar la temperatura corporal y prevenir la extinción. Por esta razón, las investigaciones apuntan a que las especies tropicales son más susceptibles ante el cambio climático que las especies de latitudes más altas, debido a que los ectotermos tropicales actualmente están mucho más cerca de las temperaturas que exceden sus niveles térmicos óptimos (Tewksbury *et al.*, 2008; Huey *et al.*, 2009), mientras que las especies que habitan en sitios de mayores latitudes son generalistas térmicos, han evolucionado en sitios térmicamente heterogéneos y son más tolerantes a las temperaturas altas (Tewksbury *et al.*, 2008).

En definitiva, la actividad nocturna oportunista podría ser una respuesta conductual adaptativa ante el incremento de temperatura, ya que permitiría ampliar el periodo de actividad para completar sus actividades biológicas cotidianas en estaciones particulares y térmicamente propicias del año, hacia la colonización de nuevas latitudes o altitudes favorables. Incluso, como se mencionó arriba, las poblaciones que actualmente exhiben algún comportamiento nocturno incrementan sus oportunidades ecológicas (mayor alimentación y menor competencia y depredación). Gordon *et al.* (2010) afirman que la disponibilidad del alimento y el menor riesgo de depredación en la noche favorecen la actividad nocturna oportunista de la lagartija de desierto *Ctenopus pantherinus* y esto, en consecuencia, podría contribuir a determinar el tamaño de su distribución geográfica.

PROPUESTAS Y ESTUDIOS FUTUROS

Hasta el momento, se ha documentado que la actividad nocturna en reptiles diurnos tiene implicaciones biológicas destacadas, sin embargo, aún son necesarios estudios futuros a nivel fisiológico y ecológico. Por un lado, la tasa metabólica y las preferencias térmicas son excelentes variables fisiológicas para explorar los factores que promueven la actividad nocturna en especies diurnas, por lo que se requiere probar si difieren durante la fase de actividad y de “inactividad” (Mautz, 1979; Autumn *et al.*, 1999; Gordon *et al.*, 2010; Lara-Resendiz *et al.*, 2013a). Las respuestas térmicas y metabólicas durante la fotofase y escotofase podrían desarrollarse bajo un enfoque de curva de desempeño. De igual manera, resulta fundamental explorar detalladamente el nicho térmico (e.g. modelos operativos nulos) con un enfoque estacional para documentar bajo qué características ocurren los cambios estacionales en la actividad de diurno a nocturno, por ejemplo, monitorear la temperatura durante las seis horas posteriores a la puesta de sol durante el verano con respecto a los requerimientos térmicos de las especies.

Por otro lado, los organismos poco conspicuos como los géneros *Anniella*, *Bipes* (fosoriales) o *Xenosaurus* (saxícola) son considerados diurnos (Papenfuss, 1982; Ballinger *et al.*, 1995; Grismer, 2002), a pesar de que se desconoce ampliamente el inicio y duración del periodo de actividad. Por esta razón, los métodos y tecnología para rastrear los movimientos de estos organismos (e.g. PIT-tags) permitirían monitorear la actividad de los individuos en su ambiente subterráneo o saxícola sin recapturarlos (MacGregor y Reinert, 2001, para un estudio de telemetría ver también Sperry *et al.*, 2013), posiblemente con menos sesgos para detectar los picos de actividad o movimientos nocturnos a través del ciclo 24 horas, a lo largo del año, entre estaciones o a diferentes profundidades en relación con la temperatura. En el caso de otras especies diurnas en las que se ha documentado el comportamiento nocturno, estas técnicas son excelentes herramientas para explorar los factores que promueven la actividad nocturna.

Por otro lado, es importante incrementar los estudios sobre la relación de la masa corporal y la tasa de intercambio de calor (Herczeg *et al.*, 2007), ya que pueden proporcionar evidencias de la importancia de la retención de calor en periodos fríos para permitir la actividad nocturna durante varias horas después del atardecer. Asimismo, la detección de presas usando una combinación de señales olfativas, auditivas y visuales, medida en experimentos durante el forrajeo nocturno, ofrecerá información concluyente sobre los costos y beneficios de la actividad nocturna con visión limitada (Cooper *et al.*, 1998; MacGregor y Reinert, 2001). Además, resultan necesarios los estudios sobre depredación por medio de modelos para cuantificar cuándo la depredación es mayor o menor en el ciclo de 24 horas y poner a prueba si las noches son menos peligrosas y si la depredación afecta considerablemente su densidad poblacional (Duncan *et al.*, 2003; Gordon *et al.*, 2010; Díaz de la Vega-Pérez *et al.*, 2014).

Finalmente, frente al cambio climático dos respuestas naturales compensatorias son posibles: por un lado, las especies pueden migrar en busca de ambientes térmicamente favorables, o por otro lado, pueden adaptarse a los nuevos ambientes por plasticidad fisiológica o conductual. En este campo, los modelos de distribución de especies han sido una herramienta para proyectar los efectos (extirpación, contracción, expansión) ante el cambio climático (Sinervo *et al.*, 2010). Sin embargo, la no consideración de los cambios en los rasgos fisiológicos y conductuales pueden provocar que los modelos sobreestimen los impactos del cambio climático (Lara-Resendiz *et al.*, 2015). En este sentido, las ventajas fisiológicas y ecológicas de la actividad nocturna en especies diurnas, así como otras conductas termorreguladoras, pueden ser importantes para las especies ante el calentamiento global (Lara-Resendiz *et al.*, 2015; Levy *et al.*, 2019), ya que se ha documentado que la flexibilidad del comportamiento y la modificación de los

periodos de actividad podrían servir como una respuesta mecánica para minimizar el riesgo de sobrecalentamiento durante el forrajeo diurno (Kearney *et al.*, 2009; Ortega *et al.*, 2016; Kirchhof *et al.*, 2017; Huey *et al.*, 2018).

En conclusión, varias especies de reptiles pueden estar activas tanto de día como de noche y también cambiar su periodo de actividad en respuesta a la presencia de competidores, depredadores, condición nutricional o factores ambientales como temperatura, humedad o intensidad de luz. Los beneficios de la actividad diurna oportunista pueden incluir la ganancia de recursos, el acceso a parejas y las cópulas o interacciones sociales en general; también la evasión de la competencia y de la depredación, que pueden tener importantes consecuencias para la adecuación. En este caso, se necesitan estudios adicionales para documentar el comportamiento activo durante la noche desde las perspectivas fisiológica, biofísica, ecológica y adaptativa, particularmente en especies o poblaciones donde se ha documentado dicha actividad nocturna. Esto ayudará a determinar la frecuencia de la actividad nocturna oportunista y en qué especies es más común, y a comprender los factores ambientales que la favorecen y los alcances ante ambientes cambiantes.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado para la estancia posdoctoral por parte del proyecto PDCPN 2015-1319. A Guillermo A. Woolrich-Piña, Diego M. Arenas-Moreno y a un revisor anónimo por las sugerencias y comentarios sobre el trabajo. A Pauline Blaimont por la revisión del inglés.

CONFLICTO DE INTERESES

El autor declara que no existe conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Adest GA, Recht MA, Aguirre G, Morafka DJ. Nocturnal activity in the bolson tortoise (*Gopherus flavomarginatus*). *Herpetol Rev.* 1988;19(4):75-76.
- Aguilar R, Cruz FB. Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *J Herpetol.* 2010;44(2):236-241. Doi: <https://doi.org/10.1670/08-270.1>
- Andreone F. *Mantella nigricans*. Nocturnal activity. *Herpetol Rev.* 2002;33(4):303.
- Arenas-Moreno DM, Santos-Bibiano R, Muñoz-Nolasco FJ, Charruau P, Méndez-De La Cruz FR. Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: Xantusiidae: *Lepidophyma*) from Mexico. *J Therm Biol.* 2018;75:97-105. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.06.001>
- Autumn K, Weinstein RB, Full RJ. Low-cost of locomotion increases performance at low-temperature in a nocturnal lizard. *Physiol Zool.* 1994;67(1):238-262.
- Autumn K, De Nardo DF. Behavioral thermoregulation increases growth rate in a nocturnal lizard. *J Herpetol.* 1995;29(2):157-162. Doi: <https://doi.org/10.2307/1564552>
- Autumn K, Jindrich D, Denardo D, Mueller R. Locomotor performance at low temperature and the evolution of nocturnality in geckos. *Evolution.* 1999;53(2):580-599. Doi: <https://doi.org/10.2307/2640794>
- Avery RA. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En: Gans C, Pough FH, editors. *Biology of the Reptilia*. New York: Academic press; 1982. p. 93-166.
- Avila LJ, Morando M. *Liolaemus tenuis tenuis* (Slender Jewel Lizard) nocturnal activity. *Herpetol Rev.* 2015;46(4):631.
- Ballinger RE, Lemos-Espinal JA, Sanoja-Sarabia S, Coady NA. Ecological observations of the lizard, *Xenosaurus grandis* in Cuautlapán, Veracruz, México. *Biotropica.* 1995;27(1):128-132. Doi: <https://doi.org/10.2307/2388910>
- Bennett AF, Dawson WR. Metabolism. En: Gans C, Dawson WR, editors. *Biology of the Reptilia*. London-New York: Academic Press; 1976. p. 127-223.
- Böhme W. *Agama agama* (Linnaeus, 1758), red-headed rock agama, nocturnal activity. *African Herp News.* 2005;38:20-21.
- Brattstrom BH. Body temperatures of reptiles. *Am Midl Nat.* 1965;73(2):376-422. Doi: <https://doi.org/10.2307/2423461>
- Bravo-Valencia L, Rivera-Correa M. A new species of harlequin frog (Bufonidae: *Atelopus*) with an unusual behavior from Andes of Colombia. *Zootaxa.* 2011;3045(1):57-67. Doi: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3045.1.4>
- Bustard HR. Activity cycle and thermoregulation in the Australian Gecko *Gehyra variegata*. *Copeia.* 1967;1967(4):753-758. Doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1441885>
- Carretero MA, Sillero N, Lazic MM, Crnobrnja-Isailovic J. Nocturnal activity in a Serbian population of *Podarcis muralis* (Laurenti, 1768). *Herpetozoa.* 2012;25(1-2):87-89.
- Catenazzi A, Carrillo J, Donnelly MA. Seasonal and geographic eurythermy in a coastal Peruvian lizard. *Copeia.* 2005(4):713-723. Doi: [http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511\(2005\)005\[0713:SAGEIA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1643/0045-8511(2005)005[0713:SAGEIA]2.0.CO;2)
- Clause AG, García-Vázquez UO, Greeley MA, Clause GR. *Scincella silvicola* (Taylor's Ground Skink). *Arboreality.* *Herpetol Rev.* 2015;46(3):438.
- Cooper WE, Lemos-Espinal JA, Smith GR. Presence and effect of defensiveness or context on detectability of prey chemical discrimination in the lizard *Xenosaurus platyceps*. *Herpetologica.* 1998;54(3):409-413.
- Cota M, Chan-Ard T, Meckhai S, Laoteaw S. Geographical distribution, instinctive feeding behavior and report of nocturnal activity of *Varanus dumerilii* in Thailand. *Biawak.* 2008;2(4):152-158.

- Cowles RB, Bogert CM. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1944;83:263-296.
- Cruz FB, Kozykariski M, Perotti MG, Pueta M, Moreno L. Variación diaria de la temperatura corporal en dos especies de lagartos nocturnos (Squamata, Gekkonidae, *Homonota*) con comentarios sobre el uso de refugios. *Cuad Herpetol.* 2004;18(2):15-22.
- Dial BE. The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica.* 1978;34(2):194-201.
- Díaz de La Vega-Pérez AH, Lara-Resendiz RA, Méndez-De La Cruz FR. Comportamiento de lagartijas: termorregulación y antidepredación. En: Martínez-Gómez M, Lucio RA, Rodríguez-Antolín J, editores. *Biología del comportamiento: aportaciones desde la fisiología.* Tlaxcala: Universidad Autónoma de Tlaxcala; 2014. p. 239-250.
- Diaz-Sacco JJ. Nocturnal activity records of the kishinoue's giant skink, *Plestiodon kishinouyei*, on Iriomote-jima Island. *Curr Herpetol.* 2015;34(2):172-176. Doi: <https://doi.org/10.5358/hsj.34.172>
- Diele-Viegas LM, Vitt LJ, Sinervo B, Colli GR, Werneck FP, Miles DB, et al. Thermal physiology of Amazonian lizards (Reptilia: Squamata). *PloS One.* 2018;13(3):e0192834. Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192834>
- Dodd CKJ, Enge KM, Stuart JN. Reptiles on highways in north-central Alabama, USA. *J Herpetol.* 1989;23(2):197-200. Doi: <https://doi.org/10.2307/1564036>
- Donati G, Santini L, Razafindramanana J, Boitani L, Borgognini-Tarli S. (Un-)expected nocturnal activity in "Diurnal" *Lemur catta* supports cathemerality as one of the key adaptations of the lemurid radiation. *Am J Phys Anthropol.* 2013;150(1):99-106. Doi: <https://doi.org/10.1002/ajpa.22180>
- Dorcas ME, Peterson CR. Daily body temperature variation in free-ranging rubber boas. *Herpetologica.* 1998;54(1):88-103.
- Duncan WW, Gehlbach FR, Middendorf GA. Nocturnal activity by diurnal lizards (*Sceloporus jarrovi*, *S. virgatus*) eaten by small owls (*Glaucidium gnoma*, *Otus trichopsis*). *Southwest Nat.* 2003;48(2):218-222. Doi: [https://doi.org/10.1894/0038-4909\(2003\)048<0218:nabdl>2.0.co;2](https://doi.org/10.1894/0038-4909(2003)048<0218:nabdl>2.0.co;2)
- Dunham AE. Population responses to environmental change: physiologically structured models, operative environments, and population dynamics. En: Kareiva PM, Kingsolver JG, Huey RB, editores. *Biotic interactions and global change.* Sunderland, Massachusetts: Sinauer; 1993. p. 95-119.
- Fernández-Badillo L, Manríquez-Morán NL, Castillo-Cerón JM, Goyenechea I. Análisis herpetofaunístico de la zona árida del estado de Hidalgo. *Rev Mex Biodiv.* 2016;87(1):156-170. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.009>
- Firth BT, Turner JS. Sensory, neural and hormonal aspects of thermoregulation. En: Gans C, Pough GH, editores. *Biology of the Reptilia.* London: Academic Press; 1982. p. 213-274.
- Gans C, Pough FH. *Biology of the Reptilia, Physiology C: Physiological Ecology.* Vol. 12. New York: Academic Press; 1982. 536 p.
- Garber SD. Opportunistic feeding behavior of *Anolis cristatellus* (Iguanidae: Reptilia) in Puerto Rico. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences.* 1978;81(1):79-80.
- García G, Vences M. Natural history: *Phelsuma madagascariensis kochi* (Madagascar day gecko). *Diet Herpetol Rev.* 2002;33(53-54).
- Gómez-Hoyos DA, Seisdedos-De-Vergara R, González-Maya JF. Unusual record of nocturnal activity of the critically endangered *Atelopus varius* at protected zone Las Tablas, Costa Rica. *Rev Lat Herp.* 2018;1(1):55-57.
- Gordon CE, Dickman CR, Thompson MB. What factors allow opportunistic nocturnal activity in a primarily diurnal desert lizard (*Ctenotus pantherinus*)? *Comp Biochem Physiol, A: Mol Integr Physiol.* 2010;156(2):255-261. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.02.007>
- Grismer LL. *Amphibians and reptiles of Baja California, including its Pacific islands and the islands in the Sea of Cortés.* 1 ed. Berkeley, Los Angeles and London: University of California Press; 2002. 413 p.
- Gross IP, Thomas MA, Carter CM, Durso AM. *Coluber (=Masticophis) flagellum* (coachwhip) behavior / nocturnal activity. *Herpetol Rev.* 2014;45(2):336-337.
- Harlow HJ, Hillman SS, Hoffman M. The effect of temperature on digestive efficiency in the herbivorous lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *J Comp Physiol, B.* 1976;111(1):1-6. Doi: <https://doi.org/10.1007/bf00691105>
- Harris RW. A nocturnal tendency in *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia.* 1958;1958(3):222. Doi: <https://doi.org/10.2307/1440599>
- Herczeg G, Torok J, Korsos Z. Size-dependent heating rates determine the spatial and temporal distribution of small-bodied lizards. *Amphibia-Reptilia.* 2007;28(3):347-356. Doi: <https://doi.org/10.1163/156853807781374674>
- Hilje B. *Oophaga pumilio* (Poison Dart Frog) nocturnal activity. *Herpetol Rev.* 2010;41(1):65.
- Hill RA. Why be diurnal? Or, why not be cathemeral? *Folia Primatol.* 2006;77(1-2):72-86. Doi: <https://doi.org/10.1159/000089696>
- Howard KG, Parmerlee JS, Powell R. Natural history of the edificarian geckos *Hemidactylus mabouia*, *Thecadactylus rapicauda*, and *Sphaerodactylus sputator* on Anguilla. *Caribb J Sci.* 2001;37(3):285-288.
- Huey RB, Webster TP. Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe. Lesser Antilles. *Ecology.* 1975;56(2):445-452. Doi: <https://doi.org/10.2307/1934975>
- Huey RB, Slatkin M. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Q Rev Biol.* 1976;51(3):363-384.
- Huey RB. Temperature, physiology, and ecology of reptiles. En: Gans C, Pough FH, editores. *Biology of the Reptilia.* New York: Academic press; 1982. p. 25-91.
- Huey RB, Deutsch CA, Tewksbury JJ, Vitt LJ, Hertz PE, Perez HJA, et al. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming? *P Roy Soc B-Biol Sci.* 2009;276(1664):1939-1948. Doi: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>

- Huey RB, Losos JB, Moritz C. Are lizards toast? *Science*. 2010;328(5980):832-833. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.1190374>
- Huey RB, Buckley LB, Du W. Biological buffers and the impacts of climate change. *Integr Zool*. 2018;13(4):349-354. Doi: <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12321>
- Irwin S, Engle K, Mackness B. Nocturnal nesting by captive Varanid lizards. *Herpetol Rev*. 1996;27(4):192-194.
- Jessop TS, Limpus CJ, Whittier JM. Nocturnal activity in the green sea turtle alters daily profiles of melatonin and corticosterone. *Horm Behav*. 2002;41(4):357-365. Doi: <https://doi.org/10.1006/hbeh.2002.1775>
- Kearney M, Shine R, Porter WP. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2009;106(10):3835-3840. Doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>
- Kirchhof S, Hetem RS, Lease HM, Miles DB, Mitchell D, Müller J, *et al*. Thermoregulatory behavior and high thermal preference buffer impact of climate change in a Namib Desert lizard. *Ecosphere*. 2017;8(12):e02033. Doi: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2033>
- Klauber LM. Studies of reptile life in the arid southwest. *Bull. Zool Soc. San Diego*. 1939;14:1-100.
- Krisko KL, Reppas TT. *Ophisaurus ventralis* (Eastern Glass Lizard). Nocturnal activity. *Herpetol Rev*. 1998;29(4):239.
- Lara-Resendiz RA, Arenas-Moreno DM, Méndez-De La Cruz FR. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Rev Chil Hist Nat*. 2013a;86(2):127-135. Doi: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000200002>
- Lara-Resendiz RA, Gadsden H, Méndez-De La Cruz FR. *Phrynosoma cornutum* (Texas Horned Lizard). Nocturnal activity behavior. *Herpetol Rev*. 2013b;44(2):326-327.
- Lara-Resendiz RA, Jezkova T, Rosen PC, Méndez-De La Cruz FR. Thermoregulation during the summer season in the Goode's horned lizard *Phrynosoma goodei* (Iguania: Phrynosomatidae) in Sonoran Desert. *Amphibia-Reptilia*. 2014;35(1):161-172. Doi: <https://doi.org/10.1163/15685381-00002938>
- Lara-Resendiz RA, Gadsden H, Rosen PC, Sinervo B, Méndez-De La Cruz F. Thermoregulation of two sympatric species of horned lizards in the Chihuahuan Desert and their local extinction risk. *J Therm Biol*. 2015;48:1-10. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.11.010>
- Lara-Resendiz RA, García-Figueroa R, Ochoa-Jara RF. *Phrynosoma solare*. Nocturnal activity. *Mesoam Herpetol*. 2016;3(4):1010-1011.
- Lee JC. The diel activity cycle of the lizard, *Xantusia henshawi*. *Copeia*. 1974;1974(4):934-940. Doi: <https://doi.org/10.2307/1442593>
- Leuteritz TEJ. *Geochelone radiata* (Radiated Tortoise). Nocturnal activity. *Herpetol Rev*. 2003;34(3):240.
- Levy O, Dayan T, Porter WP, Kronfeld-Schor N. Time and ecological resilience: can diurnal animals compensate for climate change by shifting to nocturnal activity? *Ecol Monogr*. 2019;89(1):e01334. Doi: <https://doi.org/10.1002/ecm.1334>
- Ligon JD. The biology of the elf owl, *Micrathene whitneyi*. Michigan: University of Michigan; 1968. 70 p.
- Lillywhite HB, Brischoux F. Is it better in the moonlight? Nocturnal activity of insular cottonmouth snakes increases with lunar light levels. *J Zool*. 2012;286(3):194-199. Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00866.x>
- Llewelyn J, Shine R, Webb JK. Thermal regimes and diel activity patterns of four species of small elapid snakes from south-eastern Australia. *Aust J Zool*. 2005;53(1):1-8. Doi: <https://doi.org/10.1071/zo04037>
- Macgregor GA, Reinert HK. The use of passive integrated transponders (PIT Tags) in snake foraging studies. *Herpetol Rev*. 2001;32(3):170-172.
- Martínez-Méndez N, Lara-Resendiz RA, Blair C. *Sceloporus clarkii* (Clark's Spiny Lizard). Nocturnal foraging activity. *Herpetol Rev*. 2013;44(1):148.
- Mautz WJ. The metabolism of reclusive lizards, the Xantusiidae. *Copeia*. 1979;1979(4):577-584.
- Mautz WJ, Case TJ. The diurnal activity cycle in the granite night lizard, *Xantusia henshawi*. *Copeia*. 1974;1974:243-251.
- Mays CE, Nickerson MA. Nocturnal behavior in iguanid lizards and possible correlation with road kills. *Herpetologica*. 1968;24:258-259.
- McGinnis SM, Voigt WG. Thermoregulation in the desert tortoise, *Gopherus agassizii*. *Comp Biochem Physiol, A: Mol Integr Physiol*. 1971;40(1):119-126. Doi: [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(71\)90154-X](https://doi.org/10.1016/0300-9629(71)90154-X)
- Metcalfe DC, Metcalfe JE. *Anolis cristatellus wileyae* (Virgin Islands Crested Anole) nocturnal activity. *Herpetol Rev*. 2014;45(2):323-324.
- Neilson K, Duganzich D, Goetz B, Waas JR. Improving search strategies for the cryptic New Zealand striped skink (*Oligosoma striatum*) through behavioural contrasts with the brown skink (*Oligosoma zelandicum*). *N Z J Ecol*. 2004;28(2):267-278.
- Norris KS. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*. 1953;34:265-287.
- Ortega Z, Mencia A, Perez-Mellado V. Behavioral buffering of global warming in a cold-adapted lizard. *Ecol Evol*. 2016;6(13):4582-4590. Doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.2216>
- Papenfuss T. The ecology and systematics of the amphibiaenian genus *Bipes*. Occasional Papers of the California Academy of Sciences. 1982;136(136):1-42.
- Pauwels OSG, Gramentz D, Kamdem Toham A. *Agama agama* (Red-Headed Rock Agama). Nocturnal activity. *Herpetol Rev*. 2004;35(2):164-165.
- Perry G, Lazell J. Natural history: *Liophis portoricensis anegadae* (Puerto Rican racer), Night-light niche. *Herpetol Rev*. 2000;31:247.

- Perry G, Fisher RN. Night lights and reptiles: observed and potential effects. En: Rich C, Longcore T, editores. Ecological consequences of artificial night lighting. Washington D. C.: Island Press; 2006. p. 169-191.
- Perry G, Buchanan B, Fisher RN, Salmon M, Wise SE. Effects of artificial night lighting on amphibians and reptiles in urban environments. En: Mitchell JC, Jung Brown RE, Bartholomew B, editores. Urban Herpetology. Salt Lake City: Society for the Study of Amphibians and Reptiles; 2008. p. 239-256.
- Powell R, Henderson RW. *Anolis gingivinus*. Nocturnal activity. Herpetol Rev. 1992;23(4):117.
- Rabosky ARD, Corl A, Liwanag HEM, Surget-Groba Y, Sinervo B. Direct fitness correlates and thermal consequences of facultative aggregation in a desert lizard. PLoS One. 2012;7(7):e40866. Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040866>
- Raya-García E. *Phrynosoma asio* (Giant Horned Lizard) crepuscular and nocturnal activity. Herpetol Rev. 2014;45(2):330.
- Refinetti R, Susalka SJ. Circadian rhythm of temperature selection in a nocturnal lizard. Physiol Behav. 1997;62(2):331-336. Doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9384\(97\)88989-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-9384(97)88989-5)
- Regal PJ. Voluntary hypothermia in reptiles. Science. 1967;155(3769):1551-1553. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.155.3769.1551>
- Rhind D, Doody JS, Ellis R, Ricketts A, Scott G, Clulow S, et al. *Varanus glebopalma* (Black-Palmed Monitor) nocturnal activity and foraging. Herpetol Rev. 2013;44(4):687-688.
- Ruben JA. Reduced nocturnal heat loss associated with ground litter burrowing by the California red-sided garter snake *Thamnophis sirtalis infernalis*. Herpetologica. 1976;32(3):323-325.
- Salmon M. Protecting sea turtles from artificial night lighting at Florida's oceanic beaches. En: Rich C, Longcore T, editors. Ecological consequences of artificial night lighting. Washington D. C.: Island Press; 2005. p. 137-168.
- Sherbrooke WC. *Phrynosoma modestum* (Roundtailed Horned Lizard). Nocturnal nest-digging and oviposition. Herpetol Rev. 2000;31(4):242-243.
- Sinervo B, Méndez-De La Cruz F, Miles DB, Heulin B, Bastiaans E, Villagrán-Santa Cruz M, et al. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. Science. 2010;328(5980):894-899. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- Sinervo B, Miles DB, Martínez-Méndez N, Lara-Resendiz R, Méndez-De La Cruz FR. Response to comment on "Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches". Science. 2011;332(6029):537. Doi: <https://doi.org/10.1126/Science.1195348>
- Sperry JH, Ward MP, Weatherhead PJ. Effects of temperature, moon phase, and prey on nocturnal activity in ratsnakes: an automated telemetry study. J Herpetol. 2013;47(1):105-111. Doi: <https://doi.org/10.1670/11-325>
- Stroud JT, Giery ST. *Anolis equestris* (Cuban Knight Anole) nocturnal activity. Herpetol Rev. 2013;44(4):660-661.
- Tattersall I. Cathemeral activity in primates: a definition. Folia Primatol. 1987;49(3-4):200-202. Doi: <https://doi.org/10.1159/000156323>
- Tewksbury JJ, Huey RB, Deutsch CA. Putting the heat on tropical animals. Science. 2008;320(5881):1296-1297. Doi: <https://doi.org/10.1126/science.1159328>
- Townsend VR, Jr., Wiltshire V, Akin JA. *Scincella lateralis* (ground skink). Aboreal behavior. Herpetol Rev. 2005;36(2):184.
- Trombulak SC, Frissell CA. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conserv Biol. 2000;14(1):18-30. Doi: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99084.x>
- Van Denburg J. A note on *Xantusia riversiana*. Copeia. 1919;1919:91.
- Ward MP, Alessi M, Benson TJ, Chiavacci SJ. The active night life of diurnal birds: extraterritorial forays and nocturnal activity patterns. Anim Behav. 2014;88:175-184. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.11.024>
- Weatherhead PJ, Sperry JH, Carfagno GLF, Blouin-Demers G. Latitudinal variation in thermal ecology of North American ratsnakes and its implications for the effect of climate warming on snakes. J Therm Biol. 2012;37(4):273-281. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2011.03.008>
- Weaver RE. *Contia tenuis* (sharp-tailed snake). Nocturnal behavior and habitat. Herpetol Rev. 2004;35(2):176.
- Weaver RE. *Uta stansburiana* (Side-Blotched Lizard). Nocturnal activity; foraging behavior. Herpetol Rev. 2009;40(2):229.
- Williams KL. Nocturnal activity of some species of horned lizards, genus *Phrynosoma*. Herpetologica. 1959;15:43.
- Winter M, Fiedler W, Hochachka WM, Koehncke A, Meiri S, De la Riva I. Patterns and biases in climate change research on amphibians and reptiles: a systematic review. R Soc Open Sci. 2016;3(9):160158. Doi: <https://doi.org/10.1098/rsos.160158>
- Zadavec M, Koren T. Further evidence of nocturnal activity of *Vipera ammodytes* (LINNAEUS, 1758). Herpetozoa. 2017;30(1-2):107-108.
- Zanchi-Silva D. *Tropidurus hispidus* (Calango). Nocturnal activity and group formation. Herpetol Rev. 2016;47(1):140-141.