



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ALTERACIONES DE LA SINCRONIZACIÓN FÓTICA POR
SEÑALES TÉRMICAS Y SUS POST EFECTOS EN EL RITMO
CIRCADIANO DE ACTIVIDAD LOCOMOTRIZ DE TRES
ESPECIES DE LACERTILIOS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JAVIER GARCÍA MARTÍNEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. MANUEL MIRANDA ANAYA
2010**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

García
Martínez
Javier
53 57 19 26
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
302078727

2. Datos del tutor

Dr.
Manuel
Miranda
Anaya

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Adrián
Nieto
Montes de Oca

4. Datos del sinodal 2

M. en C.
Julio Alejandro
Prieto
Sagredo

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Enrique
Moreno
Sáenz

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Vania Patricia
Carmona
Alcocer

7. Datos del trabajo escrito.

Alteraciones de la sincronización fótica por señales térmicas y sus post efectos en el ritmo circadiano de actividad locomotriz de tres especies de lacertilios
59 p
2010

Agradecimientos

Agradezco a mi tutor el Dr. Manuel Miranda quien creyó en mí, y por las lecciones académicas que me impartió y sus consejos para la realización de este trabajo, que me enseñó a confiar en mí mismo.

A mi madre Lilia Martínez, quien con su amor y comprensión me ha dado su apoyo incondicional en todos momentos de mi vida tanto exitosos como dolorosos y difíciles, no existen palabras para agradecer todo lo que has hecho por mí, te amo.

A mi padre Javier García, quien ha sido un ejemplo de perseverancia y fortaleza, me ha enseñado como ser una persona responsable. No existen palabras para agradecer todo lo que has hecho por mí, te amo.

Hermano Rubén I García te doy gracias por todos los consejos que me has dado y por ser una gran compañía a lo largo de mi vida.

A la Biól. Vania Carmona por enseñarme las bases de la Cronobiología y por sus acertadas observaciones en el trabajo escrito como sinodal, “gracias sensei”.

Al Dr. Adrian Nieto por su aportación en la redacción de este trabajo.

Al M. en C. Julio Prieto por instruirme más a fondo en esta área de la Biología, también por sus valiosas aportaciones en este proyecto de tesis.

Al M. en C. Enrique Moreno por sus detallado énfasis en la redacción y puntuación en la realización de este trabajo.

Al Biól. Omar Becerra por su apoyo en la captura de las lagartijas *S. torquatus*.

Al M.V. Z. Francisco Mariño y M. en C. Ricardo Mariño por su ayuda en la colecta de gekkos en Oaxaca.

A mis amigos por sus palabras de apoyo: Armando, Christian, Jorge, Sergio, Jaqueline, Citlalli, espero que sepan que los estimo.

Al Laboratorio Biología Experimental por ser el espacio en donde se llevo a cabo este trabajo experimental.

Finalmente y no por ello menos importante agradezco a los reptiles empleados en este estudio ya que sin ellos simplemente no habría sido posible la realización del mismo.

INDICE

Resumen.....	3
1. Introducción.....	4
1.1 Generalidades de los ritmos circadianos.....	6
1.2 Sincronizadores y sincronización.....	7
1.3 Nicho espacial y temporal.....	9
1.4 Sistema circadiano.....	10
1.5 El ritmo circadiano de actividad locomotriz (RCAL)	11
1.6 El sistema circadiano de los reptiles.....	11
2. Antecedentes.....	14
3. Biología general de cada especie de estudio en el presente trabajo.....	17
4. Planteamiento del problema.....	21
5. Hipótesis.....	22
6. Objetivos.....	22
6.1 Objetivo general.....	22
6.2 Objetivos particulares.....	22
7. Materiales y métodos.....	23
7.1 Obtención y mantenimiento de reptiles.....	23
7.2 Registro de actividad locomotriz.....	23
7.3 Análisis de datos.....	24
7.4 Protocolo experimental.....	25
8. Resultados.....	26
8.1 Ritmo circadiano de actividad en luz roja tenue constante.....	26
8.2 Ritmo de actividad en oscuridad constante con pulso térmico-1hr (OO/T° 1:23)	31
8.3 Ritmo de actividad en luz-oscuridad con termoperiodo acoplado.....	36
8.4 Ritmo de actividad en luz-oscuridad (12:12) con termoperiodo exótico (8:14)	40
8.5 Ritmo de actividad en oscuridad constante final (postefecto)	46
9. Discusión de resultados.....	50
9.1 Ritmo circadiano de actividad en luz roja tenue constante.....	50
9.2 Ritmo de actividad en oscuridad constante con pulso térmico-1hr (OO/T° 1:23).....	51
9.3 Ritmo de actividad en luz-oscuridad con termoperiodo acoplado.....	52
9.4 Ritmo de actividad en luz-oscuridad (12:12) con termoperiodo exótico (8:14).....	53
9.5 Ritmo de actividad en oscuridad constante final (postefectos).....	54
10. Conclusiones.....	56
11. Bibliografía consultada.....	57

Resumen

En el presente trabajo se estudio la interacción de dos sincronizadores circadianos importantes para organismos poiquilothermos, en tres especies de reptiles que son *Sceloporus torquatus*, *Basiliscus vittatus* y *Gekko gecko*. Estas lagartijas habitan en zonas geográficas diferentes y tienen hábitos conductuales distintos por lo que el objetivo del trabajo es comparar el efecto de diferentes protocolos de sincronización, fótica y térmica en el ritmo circadiano de actividad locomotriz entre ellas. *S. torquatus* es una especie con antecedentes en el área de cronobiología, por otro lado poco o nada se sabe del sistema circadiano de las otras dos especies (*B. vittatus* y *G. gecko*), por lo que los resultados son aportaciones nuevas en el estudio de los relojes biológicos en éstas especies. Las lagartijas *S. torquatus* fueron colectadas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. *B. vittatus*, colectadas en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua, Oax. , los *G. gecko* fueron obtenidos de una tienda comercial de mascotas. Las lagartijas recolectadas se mantuvieron para su aclimatación en condiciones de laboratorio durante una semana. La actividad locomotriz fue registrada mediante el uso de sensores infrarrojos adaptados en acuarios y los registros de actividad se desarrollaron en diferentes condiciones de iluminación y temperatura. La actividad fue analizada en forma de actogramas de doble gráfica y por medio de periodogramas de χ^2 y el perfil de actividad promedio. Los resultados obtenidos sugieren que la fuerza de sincronización de los termociclos es variable en reptiles de climas tropicales, mientras que la luz es un sincronizador fuerte para todas las especies estudiadas; la conjugación de estos sincronizadores impone una actividad robusta del ritmo circadiano de actividad locomotriz en todas las especies.

Introducción

1. Los Ritmos Biológicos

Los eventos periódicos que se repiten cada determinado tiempo se denominan ritmos. Cuando se hace referencia a los ritmos biológicos se consideran sucesos cíclicos que ocurren en todos los grupos taxonomicos desde bacterias hasta animales.

Nuestro planeta presenta principalmente dos movimientos periódicos: el de traslación y el de rotación. La Tierra, al estar en constante movimiento y dependiendo de la posición en su trayectoria de traslación con respecto al sol, no recibe la misma cantidad de luz a lo largo del día lo que determinará las estaciones del año y el movimiento de rotación establece el ciclo día-noche. En consecuencia las variaciones diarias y estacionales, han impreso en los organismos muchos de los ritmos biológicos que observamos en sus conductas y en su fisiología como la secreción de la hormona de la melatonina, la secreción de jugos gástricos, la temperatura corporal en organismos de sangre caliente, entre otros.

En la naturaleza existen diversos eventos cíclicos consecuencia de los movimientos geofísicos como el movimiento de las mareas, el día y la noche, las estaciones y los ciclos lunares. Por otro lado, en los organismos existen ritmos que no están determinados por estos movimientos y que dependen de capacidades correctivas, por lo que se les conoce como homeostáticos; es decir, que le confieren al sujeto equilibrio de su medio interno con respecto al medio externo; algunos ejemplos de estos tipos de ritmos son la frecuencia cardiaca y la respiratoria.

Es preciso que los organismos se adapten a las fluctuaciones ambientales cotidianas, por lo que presentan distintos tipos de ritmos los cuales están sincronizados¹ con los ciclos que les impone el ambiente. De igual forma, cada animal posee un ritmo endógeno; es decir, que exhibe bases genéticas el cual es generado internamente por el

¹ Sincronización: Es el acoplamiento real de un ritmo biológico con respecto a un ciclo externo.

organismo, tales ritmos son originados por uno o más marcapasos² que son ajustados constantemente por el ambiente externo.

Los ritmos biológicos asociados a cambios geofísicos periódicos son clasificados según su la duración de su periodo y son los siguientes: Circadiano (cercano a 24 h), circamareal (cercano a 12.5 h), circanual (cercano a 1 año) y circalunar (cercano a 28 días). El término circadiano (del latín *circa* = cerca y *diem* = día) fue acuñado por Franz Halberg en 1959 (Agnès *et al.* 2002). Otra clasificación es la que considera a la frecuencia, quedando de la siguiente manera: ultradianos (periodo menor a 24 h), circadianos (cercano a 24 h) e infradianos (periodo mayor a 24h) (Agnès *et al.* 2002).

Las primeras observaciones acerca de la existencia de los ritmos fueron empíricas y datan de miles de años atrás, el griego Hipócrates, que en el siglo IV a.C. relacionó el ritmo de aparición de ciertas enfermedades con las estaciones del año, el momento del día y la edad de las personas. En 1729 el astrónomo francés Jean Jacques d'Ortous de Mairan reportó el primer experimento en Cronobiología, pues colocó unas plantas de *Mimosa pudica*, también llamadas heliotropas (que se mueven mirando al sol), en oscuridad continua durante varios días, observó que seguían moviéndose de la mismo periodo que aquellas que se encontraban al aire libre. Posteriormente John Hill, en 1757, demostró que los llamados *ritmos de sueño* de la planta *Glycine abrus* podían ser invertidos al cambiarles el ciclo de luz y oscuridad. En 1758, Henri-Louis Duhamel du Monceau, además de repetir el experimento de d'Ortus de Mairan, comprobó que no sólo en un ambiente constante de oscuridad y de temperatura se mantenía el movimiento diario de la planta heliotropa. Finalmente, en 1759, el médico y botánico alemán Johann Gottfried Zinn reportó como el movimiento de las hojas de la planta *Mimosa virgata* persistían cuando se la colocaba en completa oscuridad en una bodega y que no se veía afectada por las fluctuaciones de temperatura ni de humedad (Agnès *et al.* 2002). Estos trabajos demuestran de manera contundente la presencia de ritmos endógenos en los organismos. Fue hasta 1960 que Collin Pittendrigh, Franz Halberg y Jurguen Aschoff fundaron la

² Marcapasos: Es aquella estructura capaz de generar por sí solo oscilaciones de manera regular y tener el control de otros osciladores periféricos.

cronobiología moderna, que se consideró como la ciencia que estudia las bases de los relojes biológicos que dan lugar a los ritmos circadianos (Hirschie Johnson *et al.* 2004).

1.1 Características generales de los ritmos circadianos

Los ritmos más estudiados son los circadianos, que por sus raíces en latín se refiere a *circa* = cercano a y *diem* = día, por lo tanto su periodo se aproxima a 24h. Algunos ejemplos de estos ritmos son: el ritmo de temperatura, de actividad locomotriz y el ritmo sueño-vigilia. Para considerar circadiano a un ritmo, se deben cumplir las siguientes propiedades:

- Que sea endógeno: La manera de corroborar este hecho es mantener a un organismo en condiciones constantes de oscuridad y temperatura durante varios días. El reloj interno va a continuar marchando con su propio periodo (oscilación espontánea o libre curso) y debe ser cercano a las 24 h. El ritmo manifiesto debe presentar un periodo propio y estable.
- Que se sincronice con señales ambientales periódicas (*zeitgeber*) con periodos cercanos al circadiano: Es decir, el reloj biológico se tiene que poner a tiempo con el ciclo ambiental y además poder medir lapsos de tiempo de manera precisa.
- Que el periodo del ritmo compense los cambios de temperatura: El reloj circadiano seguirá su propio curso compensando los cambios que se produjeran por el cambio de la temperatura ambiental, de tal forma que no sea afectado el periodo del ciclo.

Un reloj circadiano es una estructura que mide lapsos de tiempo de manera diaria y precisa la cual recibe información del ambiente, como cambios en la iluminación y la temperatura, entre otros; esta información va a propiciar que el organismo regule mecanismos bioquímicos y homeostáticos, por lo que los relojes circadianos se han desarrollado a lo largo de una trayectoria común para los seres vivos, pues las variaciones diarias en el ambiente representan presiones de selección en todos los organismos expuestos a ambientes cíclicos (DeCoursey, 2004).

Un ritmo circadiano endógeno, oscila con un periodo (τ) respecto a un ciclo exógeno (T), la interacción entre ambos se representa en la Fig. 1, la cual contiene diversos parámetros que se pueden medir tales como:

- Amplitud (A): la cual se mide desde el Mesor o zona media de la onda hacia la cresta de la oscilación también conocida como acrofase.
- Fase (ϕ): Es cualquier punto del ciclo.
- Mesor: Valor medio de la variable estudiada, calculado a lo largo de un ciclo completo.

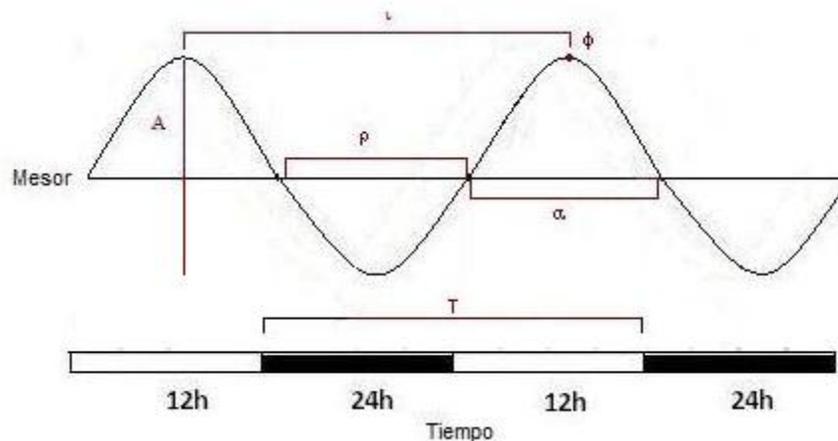


Fig1. Cronograma de una oscilación donde se señala el periodo interno (τ), la amplitud (A), la acrofase (ϕ), actividad (α) reposo (ρ), el periodo ambiental ó externo (T), y el ángulo de fase (Ψ).

1.2 Sincronizadores y sincronización

La principal ventaja que les confiere a los organismos poseer este un reloj biológico es el de la predicción, ya que muchos animales necesitan determinadas variables ambientales para que se lleven a cabo cambios en su fisiología y conducta antes del cambio ambiental, como en el forrajeo, el sueño-vigilia, entre otros (Hirschie Johnson, *et al.* 2004).

La palabra **zeitgeber** proviene del alemán, cuya traducción al español significa “dador de tiempo”. Fue propuesta por Jürgen Aschoff en 1951, para referirse a todo aquel agente exógeno (ambiental) cíclico capaz de sincronizar a los organismos. De manera natural, los organismos están expuestos a varios sincronizadores o zeitgebers a lo largo de un día como pueden ser la cantidad de luz, variación de temperatura o inclusive la disponibilidad de alimento (Pittendrigh, 1960). Al separar cada posible sincronizador o zeitgeber y probar su efecto sobre los ritmos biológicos en ambientes controlados, podemos observar la información que proporciona cada uno de ellos de acuerdo con el ritmo estudiado del animal (conductual, endocrino, metabólico; etc.) (Moore-Ede *et al.* 1982).

Para demostrar que los ciclos ambientales pueden afectar al sistema circadiano, deben cumplir con los siguientes criterios:

- Oscilación en ausencia de otras señales temporales: Cuando un organismo se encuentra en libre curso y al imponerle una señal temporal cíclica esta condición desaparece.
- Control de periodo: Una vez que el animal ha sido expuesto a ciclos ambientales, el periodo del ritmo circadiano necesariamente se ajusta al periodo del ciclo ambiental.
- Relación de fase estable: Una relación reproducible y estable necesariamente emerge y es mantenida entre una fase del ritmo del organismo y una fase del zeitgeber; la ocurrencia del ritmo se da necesariamente independiente al tiempo del reloj circadiano y depende completamente del tiempo impuesto por la señal temporal.
- Control de fase: Cuando la señal temporal es removida, el ritmo necesariamente comienza en libre curso desde la fase que determinó el ciclo ambiental y no por el ritmo anterior a la sincronización.

1.3 Nicho espacial y temporal

Los organismos viven en todas las latitudes desde el Polo Norte hasta el Polo Sur y en términos de altitud habitan desde las zonas abisales oceánicas hasta las más altas montañas. La posición geográfica de un hábitat fija las condiciones climáticas (DeCoursey. 2004). Es importante resaltar que la distribución de la tierra y las masas de agua determinan todos los ecosistemas del mundo y éstos establecen las especies de bacterias, hongos, plantas y animales que posean una adaptación fisiológica y conductual para las condiciones ambientales específicas del sitio. Algunos ejemplos de ecosistemas son los pantanos, los bosques tropicales húmedos, las praderas, las costas y las montañas (DeCoursey. 2004).

Un ecosistema consta de muchos nichos, para los seres vivos que habitan. Un nicho se puede definir como: todos los recursos que necesita un organismo para sobrevivir. Algunos de los parámetros que posee un nicho espacial son: disponibilidad de alimento, territorio, humedad, reproducción, condiciones de luz y/o oscuridad y una temperatura apropiada. El factor temporal de un nicho es importante, ya que en algunos casos un nicho incluye un espacio y sus recursos pueden ser utilizado en distinto tiempo por los organismos que cohabitan en este nicho (DeCoursey. 2004).

En la mayoría de los animales terrestres que presentan ritmos circadianos, el ciclo “día-noche” es una característica importante, resultando en dos categorías predominantes de animales terrestre: nocturnos y diurnos. Además, dos nichos de un ecosistema no son idénticos, y los parámetros de la luz solar al cual un animal está expuesto depende de su ciclo de vida (DeCoursey. 2004), un ejemplo de ello es la cantidad de luz a lo largo del día, esta varía dependiendo de dos factores, uno del tipo de ecosistema (selva, desierto, etc.) que se encuentre el organismo y la hora del día (DeCoursey. 2004).

1.4 Sistema Circadiano

El principal controlador de los ritmos circadianos es el reloj circadiano maestro, que puede ser un conjunto de estructuras confinadas en un órgano y que controla la fase y el periodo del ritmo manifiesto.

El conjunto de elementos que participan en la generación del ritmo, su sincronización y su expresión, recibe el nombre de sistema circadiano (Fig. 2). Este sistema comprende fundamentalmente: vías de entrada de sistemas sensoriales, los cuales detectan las variaciones ambientales; uno o más osciladores, entre los cuales existe jerarquía de marcapasos; y osciladores periféricos, que finalmente dan una respuesta mediante las vías de salida que permiten ejecutar las variaciones cíclicas que observamos en el animal.

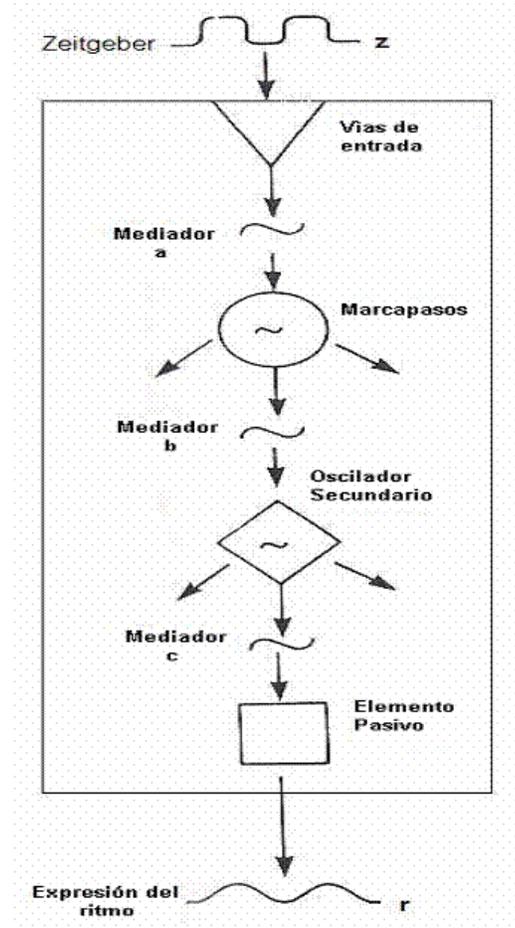


Fig.2 Diagrama simplificado de los elementos funcionales del sistema circadiano (Imagen modificada de Moore-Ede Martin et al. 1982).

Las características que presenta el reloj circadiano y por ello su importancia en los organismos, es que mide lapsos y se ajusta al tiempo siguiendo las fluctuaciones ambientales diarias y permite la sincronización de otros osciladores periféricos dentro del propio organismo, además de que coordina las relaciones de fase entre estos osciladores.

1.5 El ritmo circadiano de actividad locomotriz (RCAL)

El ritmo circadiano de actividad locomotriz es por mucho uno de los más estudiados en diferentes organismos. Se refiere a las variaciones en la actividad que suceden a lo largo de un día. Este ritmo nos ofrece una pronta respuesta acerca de los hábitos diurnos ó nocturnos de los animales; nos aporta información de la hora del día en la que los organismos son más activos. Se le considera un ritmo circadiano pues persiste en condiciones constantes de laboratorio, además este ritmo puede ser alterado por lesiones en el sistema nervioso. En algunas especies de reptiles se ha demostrado que este ritmo desaparece si se le daña la región homóloga al núcleo supraquiasmático (NSQ) o si existe daño en la glándula pineal (Miranda-Anaya *et al*, 2007). Otra característica que posee el ritmo de actividad locomotriz es su capacidad de sincronización con ciclos ambientales completos o sólo a exposiciones breves de alimento, temperatura y luz, entre otros sincronizadores (Hirschie-Johnson, *et al*. 2004).

1.6 El sistema circadiano de los reptiles

Los vertebrados no-mamíferos poseen sistemas que pueden presentar un marcapasos circadiano que coordinan distintas funciones cíclicas, también tienen múltiples entradas fóticas, como son la glándula pineal, la retina y otros tipos de fotorreceptores, lo que varía de acuerdo a la especie. Para que a una estructura se le considere un marcapasos circadiano, deben considerarse tres evidencias:

- 1) Al quitarlo desaparece el ritmo manifiesto.
- 2) En condiciones *in vitro*, persiste la oscilación de alguna variable biológica del marcapasos.
- 3) Al trasplantar el tejido marcapasos a un animal al que se le ha lesionado la misma estructura, el ritmo se restablece con el periodo y la fase del donador.

En reptiles, el área del cerebro que cumple con ésta característica es la glándula pineal, aunque se presume que el área homóloga al supraquiasmática del hipotálamo y los ojos también funcionan como marcapasos. En estos poiquiloterms, el llamado complejo pineal está conformado por la glándula pineal y el ojo parietal, aunque éste último sólo está presente en algunas especies. Este complejo desempeña un papel importante en el sistema circadiano de reptiles ya que es una de las principales vías de entrada, marcapasos y efector en algunas especies (Tosini *et al.* 2001) (Fig. 3).

En los reptiles, la glándula pineal cuenta con células fotorreceptoras y secretoras, además, se ha observado que es la principal productora circadiana de la hormona melatonina, aunque también la producen en menor cantidad el ojo parietal y la retina. Se cree que la melatonina tiene un papel importante en el sistema circadiano de reptiles ya que la melatonina es sintetizada por la vía del aminoácido triptófano; la glándula pineal es considerada un transductor fototermoendocrino porque es sensible a cambios en el fotoperiodo y la temperatura ambiental (Tosini *et al.* 2001). La manera en que influye cada una de las estructuras del sistema circadiano parece ser distinta entre especies. En la iguana de desierto *Dipsosaurus*, la remoción de la glándula pineal no tuvo efecto sobre el ritmo de actividad locomotriz en condiciones constantes de oscuridad (OO), mientras que la remoción de los ojos (enucleación) tuvo solamente un pequeño efecto sobre el periodo del ritmo (Janik y Menaker 1989), mientras que en la lagartija *Anolis carolinensis*, la pinealectomía hace que se pierda el RCAL, lo que indica que cada estructura del sistema circadiano en reptiles es multioscilario ya que cada una tiene una función distinta dependiendo de la especie en la que se estudie (Underwood, 2001, Tosini *et al.* 2001).

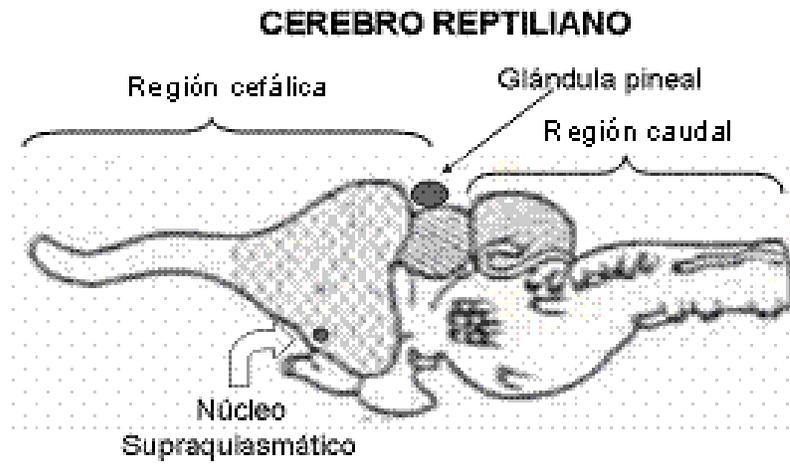


Fig3. Esquema de una vista lateral del cerebro reptiliano en donde se señala el Núcleo supraquiasmático (NSQ) y la glándula pineal siendo esta última el marcapasos maestro en reptiles (Imagen tomada de la página web*1).

2. Antecedentes en reptiles

En lagartijas el complejo pineal, la retina y la región homóloga al NSQ han mostrado una participación activa en la manifestación del ritmo circadiano de distintas variables fisiológicas y conductuales. Sin embargo, el papel que desempeñan estas estructuras en la organización circadiana puede ser específica para cada especie (Tabla 1, tomada de Tosini *et al.* 2001).

Se han realizado extensos estudios (Tosini *et al.* 2001) en 5 especies diferentes de reptiles en los cuales se ha revelado que existen diferencias en dichos modelos experimentales. Uno de estos reptiles es *Anolis carolinensis*, que es una lagartija diurna, después de la pinealectomía, esta lagartija pierde el ritmo de actividad. Al realizar cultivos *in vitro* de la glándula pineal, se observa la persistencia del ritmo de secreción de melatonina. Un caso opuesto es el *Dipsosaurus dorsalis*, que en condiciones de pinealectomía-enucleación y sometido condiciones constantes de oscuridad sigue presentando un ritmo definido de actividad locomotriz, en cultivos de glándula pineal el ritmo de secreción de melatonina es irregular, por lo que no resulta importante la glándula pineal para el ritmo de actividad en esta especie, sin embargo al dañarle a *D. dorsalis* el 80% o más de la zona ventral del hipotálamo presenta arritmia. Otros dos ejemplos de lagartijas diurnas son *Podarisis sicula* y *Sceloporus occidentalis* que tras haber sufrido pinealectomía, enucleación o ambas, y haber sido sometidos a un tiempo en libre curso, sólo presentan cambios en la fase de inicio de RCAL, sin que ninguna de las dos especies pierda el ritmo (DeCoursey. 2004; Underwood. 2000).

Otro ejemplo interesante de los componentes del reloj central en reptiles, es el caso de *Iguana iguana*, ya que presenta un RCAL acoplado a un ritmo de temperatura corporal en condiciones ambientales constantes. Este organismo posee tanto ojo parietal como ojos laterales y glándula pineal; estos componentes del reloj circadiano se han estudiado *in vitro* y los tres muestran un ritmo de secreción de melatonina. Además, al realizar una pinealectomía se pierde el ritmo de temperatura corporal pero no afecta al ritmo de actividad; por otro lado al dañar el ojo parietal sólo se observa una pequeña modificación

en el ritmo de temperatura corporal, lo que sugiere que todo el sistema circadiano en reptiles es multioscilario (Tosini y Menaker, 1995).

Las interacciones del fotoperiodo con la temperatura parecen ser de relevancia para la forma en la que se expresa la arquitectura del RCAL. En la lagartija *Podarcis sicula*, el RCAL presenta un patrón bimodal en condiciones de laboratorio con la temperatura de verano (superior a los 30°C), mientras que durante la simulación de temperaturas correspondientes a otoño-invierno, presenta un patrón unimodal, es decir, que posee un solo componente de actividad en su RCAL (Foà et al. 2001). Aunque no existen muchos estudios en otras especies sobre la manera en que la temperatura y el fotoperiodo interactúan en la respuesta circadiana del RCAL, las características de la arquitectura de la actividad, junto con la pineal que en diferentes especies de reptiles presenta una función distinta, sugiere que la manera de responder al fotoperiodo y termoperiodo son distintos entre distintas especies. Las adaptaciones de un organismo están en función al tipo de presiones de selección que le presenta su ambiente. En cuanto a la organización del sistema circadiano, es posible que la respuesta a zeitgebers esté regulada en función a las variaciones ambientales con las que suceden.

Especies	Manipulación	Efecto	Referencia bibliográfica
<i>A. carolinensis</i>	PINX	Se pierde el RCAL y afecta el ERG	(Shaw et al. 1993, Underwood H 1983)
<i>S. olivaceus</i>	PARX	No afecta en RCAL	(Underwood H 1977)
<i>S. olivaceus</i>	PINX	Cambia en RCAL τ y α	(Underwood H 1977)
<i>S. olivaceus</i>	ENU	Cambia en RCAL τ	(Underwood H et al. 1976)
<i>S. occidentalis</i>	PINX	Cambia en RCAL τ	(Underwood H 1981)
<i>S. occidentalis</i>	ENU	Cambia en RCAL τ	(Underwood H 1981)
<i>D. dorsalis</i>	PINX	No afecta el RCAL	(Janik DS et al. 1990)
<i>D. dorsalis</i>	ENU	Cambia en RCAL τ	(Janik DS et al. 1990)
<i>D. dorsalis</i>	SCNX	Se pierde el RCAL	(Janik DS et al. 1990)
<i>I. iguana</i>	PARX	Cambia en RCAL τ	(Tosini G et al. 1998)
<i>I. iguana</i>	PINX	No afecta en RCAL, se pierde RCT	(Tosini G et al. 1998)
<i>I. iguana</i>	PINX	Afecta RCPT y ERG	(Miranda-Anaya M et al. 2000, Tosini G et al. 1996)
<i>I. iguana</i>	ENU	No afecta	(Bartell P et al. 1999)
<i>G. galloti</i>	PINX	Se pierde RCAL	(Molina Borja M 1996)
<i>P. sícula</i>	PARX	Se pierde RCPT por 1 semana	(Inocenti A 1993)
<i>P. sícula</i>	PINX	Cambia en τ	(Foà A 1991)
<i>P. sícula</i>	PINX	El efecto cambia de acuerdo a la operación	(Inocenti A 1993, Inocenti A 1996)
<i>P. sícula</i>	PINX	Se pierde RCPT de 2 a 3 semanas	(Inocenti A 1993)
<i>P. sícula</i>	RETX	Cambia robustamente la τ en el RCAL	(Foà A 1991)
<i>P. sícula</i>	ONX	Cambia robustamente la τ en el RCAL	(Minituni L 1994)
<i>P. sícula</i>	SCNX	Se pierde RCAL	(Minituni L 1995)

Tabla 1. Efecto de la manipulación de las asas circadianas sobre el ritmo circadiano en reptiles PINX: pinealctomía; PARX: parietalectomía; RETX: retinalecomía; ENU: enucleación bilateral; ONX: lesión del nervio óptico; SCNX: lesión electrolítica en el NSQ. RCAL= ritmo circadiano de actividad locomotriz; RCT= ritmo circadiano de temperatura corporal; RCPT= ritmo circadiano de preferencia térmica; ERG= ritmo circadiano en electrorretinograma. (Tomada de Tosini et al., 2001)

3. Biología general de las especies de estudio.

Taxonomía y características de *Basiliscus vittatus*



Orden: Squamata

Familia: Corytophanidae

Género: *Basiliscus*

Especie: *vittatus*

Es una lagartija de cuerpo delgado, los machos alcanzan una longitud máxima de aproximadamente 225 mm, con una cola tres veces tan larga como su cuerpo, las hembras son más pequeñas. Los machos poseen una prominente cresta a lo largo del dorso, que en las hembras no se desarrolla. Las escamas dorsales y ventrales son imbricadas y quilladas, su coloración dorsal es verde olivo, amarillo y café. La zona ventral tiene una coloración grisácea y es de conducta es arborícola.

Hábitat: Habitan el bosque húmedo y semi húmedo a 600 msnm,

Distribución: En México se localiza en los estados de Jalisco, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Yucatán y en el norte de Sudamérica en los países de Belice y Guatemala (Stafford PJ y Meyer JR. 2000).

Taxonomía y características de *Gekko gekko*



Orden: Squamata

Familia: Gekkonidae

Género: *Gekko*

Especie: *gekko*

Este reptil presenta una cabeza robusta con grandes ojos con pupila vertical e iris amarillo. El dorso presenta pequeñas granulaciones yuxtapuestas a lo largo de todo el cuerpo. La zona ventral de las patas presenta lamelas, las cuales tienen microvellosidades que a su vez tienen filamentos, lo cual les permiten trepar por superficies lisas y verticales. Su color puede variar entre un azul-gris hasta un café-gris, su longitud varía de 28-35cm.

Hábitat: Habita zonas tropicales, como bosques húmedos, aunque es frecuente encontrarlo cerca de asentamientos humanos.

Distribución: India, Burma, Sur de China, Indochina, Indonesia y Filipinas (Capula Máximo, 1990).

Taxonomía y características de *Sceloporus torquatus*



Orden: Squamata

Familia: Phrynosomatidae

Género: *Sceloporus*

Especie: *torquatus*

Lagartija robusta de talla mediana con 87.3 mm- 89.5mm del hocico hasta la cloaca y 103.4 mm de cola en machos y la hembra de 83.5mm- 86.3mm del hocico hasta la cloaca. Color canela verduzco a canela oscuro, siendo notable un collar negro bordeado a ambos lados por una línea verde claro. Las escamas de la cabeza son lisas, sobresaliendo por su mayor tamaño las frontales e interparietales; las supraoculares se presentan en una sola hilera; los lóbulos del borde anterior de la abertura del oído (en número de tres) son más grandes que los que proceden a éstos. Las escamas dorsales, contadas del occipucio a la base de la cola, se presenta en líneas paralelas, son ligeramente quilladas y mucronadas, el número mínimo es de 26 y el máximo de 37 hileras; las dorsolaterales son más grandes, fuertemente quilladas y mucronadas. Las hileras de poros femorales tienen de 17 a 20 poros a cada lado, (Uribe-Peña *et al.* 1999).

La superficie dorsal del cuerpo es canela-verde oscuro con manchas claras triangulares. En la parte media dorsal del cuello se presenta un collar negro, de 4 a 5 escamas de ancho, bordeado, tanto en su parte posterior como anterior, por una línea amarillenta del ancho de una escama, la que se interrumpe en la parte de medio-dorsal.

La región gular, en hembras y jóvenes, está adornada de densos puntos color amarillo claro, y en los machos adultos es totalmente gris oscura; en machos, regularmente toda la superficie ventral es azul o inclusive negra, con excepción de la cola y zona femoral y en ocasiones la línea longitudinal media ventral, que son azul oscuro; la garganta, así como la ingle, son gris oscuro. Las hembras tienen el vientre amarillo claro, generalmente más oscuro hacia los bordes, zonas donde las tonalidades son grises o azul oscuro, (Uribe-Peña *et al.* 1999).

Hábitat: Vive en comunidades de bosque de encino y pino-encino, generalmente a una altitud de 2500-2700 msnm; no se ha localizado en montañas que sobrepasan estas alturas; a esta subespecie siempre se le encuentra en un microhabitat de rocas agrietadas, por lo que se le puede clasificar como saxícola (Uribe-Peña *et al.* 1999).

Distribución: En los estados de Guanajuato, Hidalgo, México, Michoacán, Morelos, Puebla, Tamaulipas, Veracruz y el Distrito Federal, (Uribe-Peña *et al.* 1999).

4. Planteamiento del problema

La interacción entre temperatura y el fotoperiodo definen parte importante del nicho espacial y temporal que ocupan los reptiles. La revisión de especies con distinto nicho temporal (nocturno vs diurno) o bien espacial (zonas cálidas vs templadas), podría darnos idea de la fuerza que tienen los zeitgebers de temperatura y luz sobre el RCAL. Por lo anterior, en este trabajo se compararon los nichos temporales entre reptiles diurnos (*Sceloporus*, *Basiliscus*) y nocturnos (*Gekko*); también se evaluó la diferencia entre reptiles de climas cálido (*Basiliscus*, *Gekko*) y templado (*Sceloporus*).

En cronobiología de reptiles se ha estudiado frecuentemente al género *Sceloporus* de la familia *Phrynosomatidae*, el cual presenta un ritmo de actividad locomotriz bien definido (Underwood 1983, Miranda 2007), habita en zonas templadas como bosques de pino-encino y es de hábitos diurnos. En este estudio se compara la respuesta del ritmo circadiano de actividad locomotriz de *Sceloporus torquatus*, con el de otras especies de lacertilios que se encuentran en nichos temporales y espaciales distintos: *Basiliscus vittatus* (familia *Corytophanidae*), una lagartija de regiones tropicales cálido-húmedas con hábitos diurnos y *Gekko gecko*, un reptil nocturno de hábitats tropicales cálido-húmedo.

Al comparar el ritmo circadiano de actividad locomotriz podremos resolver la siguiente pregunta: ¿Cuál es el sincronizador con mayor fuerza sobre el reloj circadiano entre reptiles de hábitos diurnos y/o nocturnos que son de hábitats tropicales o templados?

5. Hipótesis

Sí los organismos estudiados provienen de nichos espacio/temporales distintos, la influencia de la temperatura ambiental sobre la actividad locomotriz, será mayor en los de clima templado, al no estar presente una señal fótica. Si la temperatura es capaz de sincronizar el RCAL, entonces es más fuerte éste zeitgeber en lagartijas de zona templada, respecto a aquellas de zonas tropicales lo cual se observará en la variabilidad de la fase de inicio de actividad al usar zeitgebers con periodo distinto.

6. Objetivos

6.1 Objetivo general

- Comparar el efecto de diferentes protocolos de sincronización, tanto fótica como térmica en el RCAL de 3 especies de lacertilios del orden squamata (*Sceloporus torquatus*, *Basiliscus vittatus* y *Gekko gekko*).

6.2 Objetivos particulares

Determinar:

1. La caracterización del ritmo circadiano de actividad locomotriz en tres especies de lacertilios, cuantificable en condiciones constantes de luz roja tenue.
2. La existencia de la capacidad de sincronización del RCAL a un pulso diario de temperatura de 1 h en ausencia de ciclos de luz.
3. Sí hay diferencias en la respuesta de la fase del inicio de actividad, ante la interacción de dos zeitgebers (termo y fotoperiodos) fuera de fase.
4. Cuál de los sincronizadores en los protocolos de ciclos con periodos distintos presenta mayor fuerza de sincronización entre las especies estudiadas, a lo que en este trabajo se le denomina como “ciclos exóticos”
5. Los post efectos resultantes del periodo del ritmo de actividad después de los ciclos exóticos.

7. Materiales y métodos

7.1 Obtención y mantenimiento de reptiles

Se eligieron dos especies de hábitats contrastantes: *Sceloporus torquatus* ($n=4$) como especie que vive por arriba de los 1500 msnm, es decir que es de hábitats templados y hábitos diurnos. Los animales fueron colectados en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria, D.F. *Basiliscus vittatus* ($n=2$), colectados en el Parque Nacional Lagunas de Chacahua, Estado de Oaxaca, México por lo que corresponden a una región cálida húmeda y es de hábitos diurnos. Para estas dos especies, el tipo de colecta fue por captura activa y resguardándolas en bolsas de manta con jareta para su traslado al laboratorio. Los reptiles de hábitos nocturnos y de regiones cálida húmeda son *Gekko gekko* ($n=2$) que fueron obtenidos de una tienda comercial de mascotas. Los organismos se mantuvieron en aclimatación el laboratorio de Biología Animal Experimental de la Facultad de Ciencias de la UNAM durante al menos una semana y con el fotoperíodo natural. Los animales fueron alimentados con grillos (*Achaeta domestica*) cada tercer día y agua *ad libitum*.

7.2 Registro de actividad locomotriz

Los reptiles fueron colocados de manera individual en acuarios de vidrio de 31 x 18 x 21cm. Los acuarios fueron mantenidos dentro compartimentos de madera de color negro con un sistema de ventilación constante y foto y termoperiodos controlados (Fig.4). Los periodos de luz y temperatura se controlaron independientemente con interruptores programables domésticos (STEREN modelo Temp-08E). La fase luminosa consistió de luz brillante (260 lx) proporcionada por una lámpara de luz blanca el cual tiene un ciclo de 24h (Philips 20 W, F20T12/D) y la fase oscura consistió en iluminación de fondo con luz roja tenue (3 lx) proporcionada por una bombilla de filamento incandescente de baja intensidad. El ciclo de temperatura en la base del acuario, se modificó desde 24°C a 32°C (termofase) por medio de placas térmicas. El tiempo en el que ésta alcanza la mayor temperatura es en los primeros tres minutos, alcanzando una temperatura de 32°C. La

actividad locomotriz fue detectada mediante un par de barras con sensores infrarrojos. La actividad fue medida mediante la cuantificación de interrupciones del haz de luz infrarrojo. Dicha información fue almacenada en una computadora de escritorio cada 10 minutos de forma automatizada mediante el software ACTIBIO (F. Psicología. F. Ciencias, UNAM) (Fig. 4).

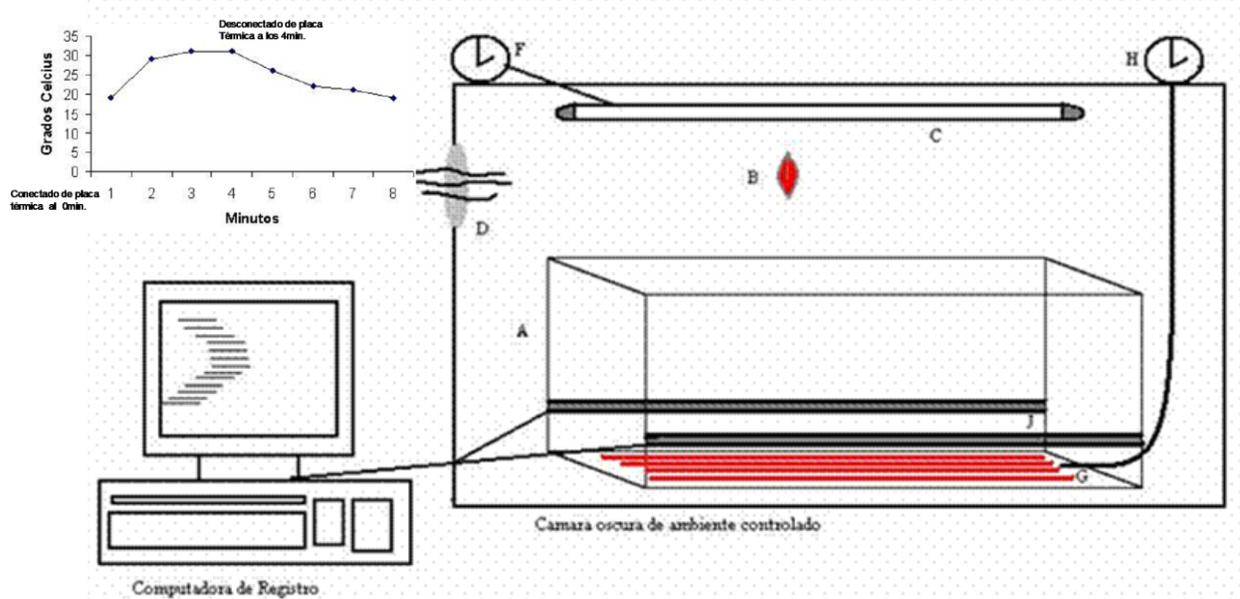


Fig4. Sistema de registro de actividad, el cual esta compuesto por (A) acuario de vidrio, (B) foco de luz roja tenue (3lx), (C) lámpara de luz brillante (300lx), (D) Ventilador, (F) temporizador que controla la lámpara, (G) placa térmica, (H) temporizador que controla la placa térmica y (J) barra de sensores infrarrojos. En el extremo superior derecho se muestra la gráfica de la curva de calentamiento de las placas térmicas en donde en el tiempo 0 es conectada y alcanza una temperatura máxima de 32°C y se enfría en 4min.

7.3 Análisis de datos

Los datos obtenidos fueron analizados en actogramas de doble gráfica y periodogramas de χ^2 , mediante el uso del software DISPAC (IFC, UNAM, México) y ACTIVIEW, (Minimitter, Oregon USA). La fase del inicio de actividad, fue obtenida directamente en actogramas y comparada respecto a la fase de inicio de cada zeitgeber.

7.4 Protocolo experimental

Con el fin de alcanzar los objetivos deseados, se plantea el protocolo experimental, el cual está representado en el siguiente diagrama que muestra las condiciones en las cuales se mantuvieron los reptiles durante cada etapa del experimento (Fig. 5):

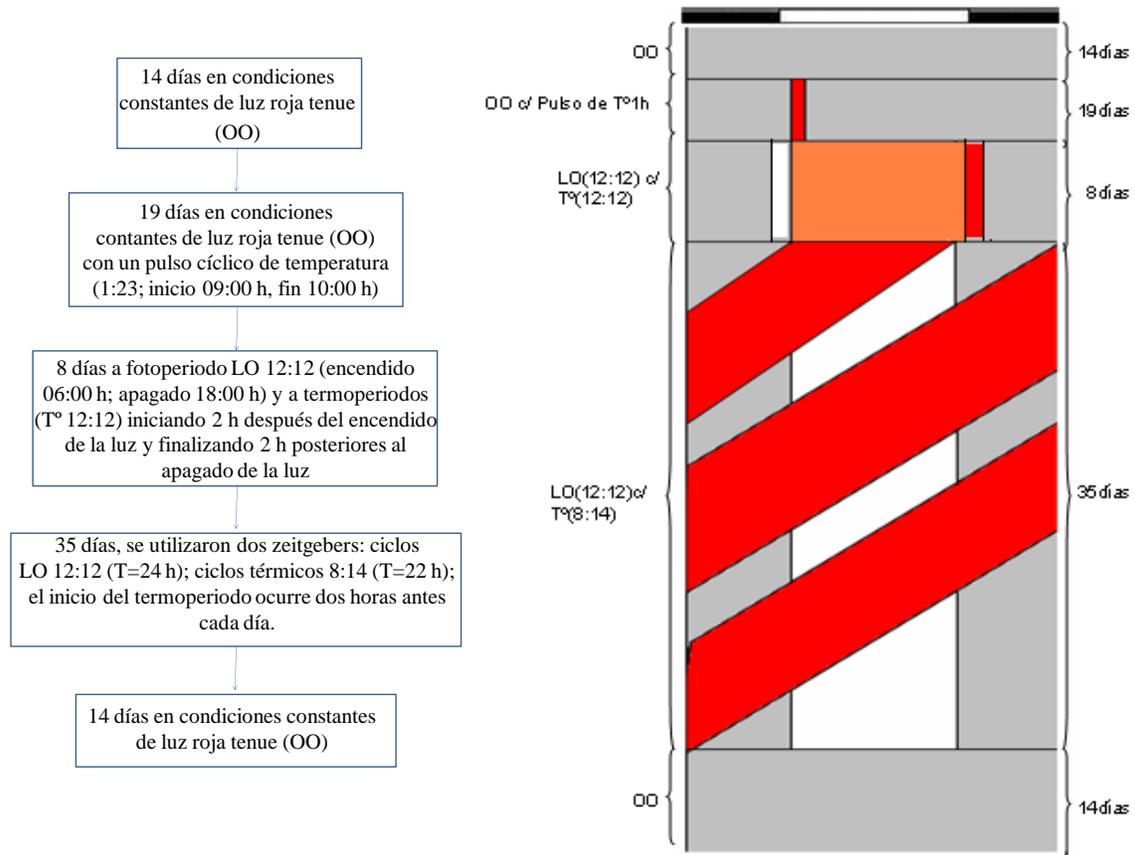


Fig5. Diseño experimental (diagrama izquierdo) y plantilla de actograma (derecho) donde se representa el protocolo de experimentación, oscuridad constante (OO), oscuridad constante con pulso térmico de 1hr, ciclos luz-oscuridad con ciclos térmicos (LO c/ T°), luz-oscuridad LO (12:12) con ciclos térmicos T° (8:14), oscuridad constante final (OO).

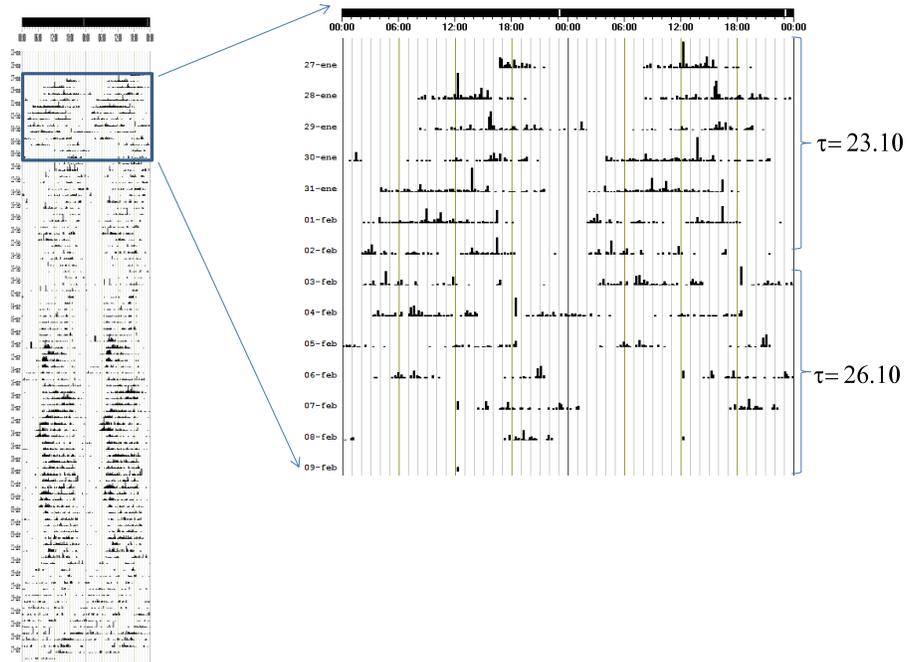
8. Resultados

8.1 Ritmo circadiano de actividad en luz roja tenue constante

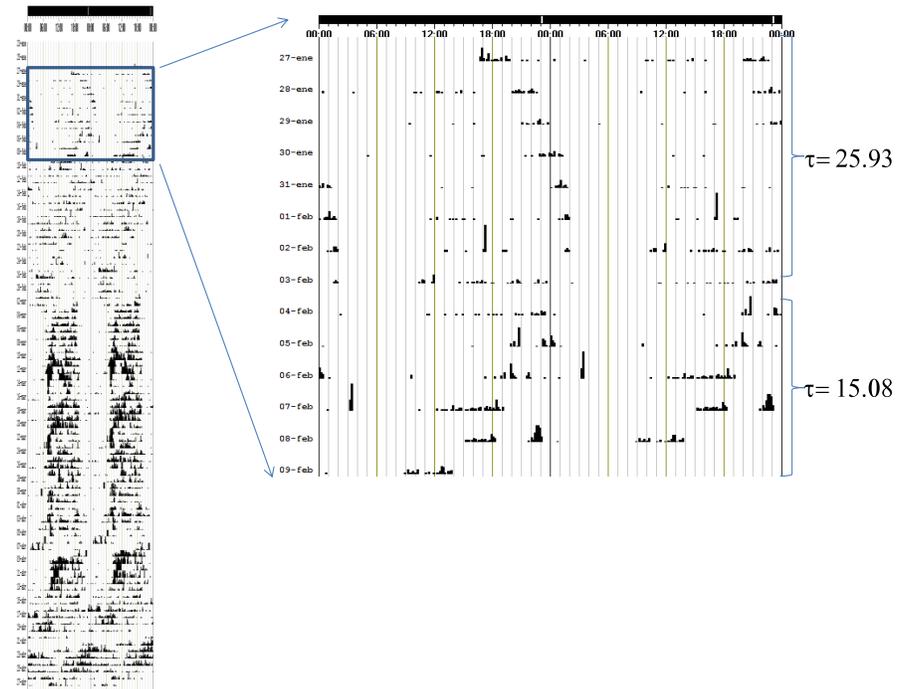
El ritmo circadiano de actividad en los animales varía no sólo entre especies, sino también entre organismos de la misma especie. Por ejemplo, entre los ejemplares de *B. vittatus* (reptil diurnos de zona tropical) existe una clara diferencia entre los actogramas obtenidos (Fig. 6 A y B), donde se enmarca y amplifica la sección que aquí se describe. El primero (Fig. 6 A) muestra un ritmo circadiano con una oscilación en el periodo del RCAL, ya que en los primeros días (27 de enero – 02 de febrero) de registro presenta un $\tau = 23.10$ y en los días subsiguientes (03 – 09 de febrero) se observa una inflexión en el periodo dando un $\tau = 26.10$; mientras que el segundo organismo (Fig. 6 B) presenta esta misma inflexión que en el caso anterior pero de manera inversa, es decir, durante el inicio del registro (27 de enero – 03 de febrero) este *B. vittatus* posee un periodo de 25.10 h y conforme continúa el registro del RCAL el periodo cambia a 15.08 h.

Por otro lado, entre los ejemplares de *S. torquatus* (reptil diurno de zona templada) existen también diferencias en el periodo del RCAL en libre curso. Estas diferencias se observan en los actogramas que se muestran en la Fig. 7 A, en donde el ritmo de actividad presenta un periodo de 23.10 h en los primeros días del registro (27 de enero – 04 de febrero), el actograma muestra un inicio de actividad robusto durante los primeros días de registro, sin embargo, conforme pasan los días (05 – 09 de febrero), su periodo se atenúa ligeramente y el periodo se acorta, siendo de 19.26 h. En la Fig. 7 B, no se presenta un ritmo robusto durante los primeros días, y se observan brotes de actividad con tendencia a ser menores a 24 h iniciando su actividad aproximadamente al medio día externo, posteriormente cambia de manera abrupta aproximadamente entre el 2 y 3 de febrero y su periodo ahora robusto presenta brotes de actividad que reflejan un periodo transitorio de $\tau = 24.40$. En el caso de dos ejemplares más de *S. torquatus*, incluidos en este grupo (actogramas no mostrados) presentan un periodo de 23.50 h (con brotes de actividad poco robustos) y 23.89 h (actividad robusta), en ambos casos muestran una conducta similar al último descrito.

En los *G. geckos* (reptil nocturno de zona tropical, Fig. 8 A y B) se observó que en OO hay actividad difusa, se aprecia que la fase de mayor actividad se presenta hacia la tarde en la proyección a un día externo. El periodograma muestra un periodo corto en ambos casos, en el primer *G. gecko* de 22.58 h y el segundo caso muestra un valor de 23.89 h, aunque estos datos fueron obtenidos mediante periodogramas en χ^2 (no mostrados), los datos difusos y la escasa actividad reduce la potencia del análisis estadístico.

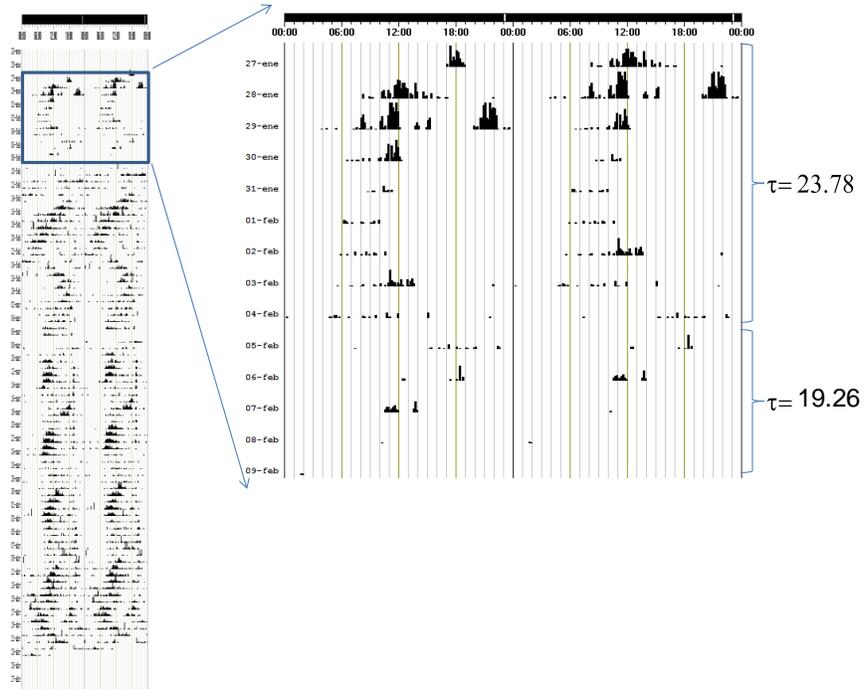


A

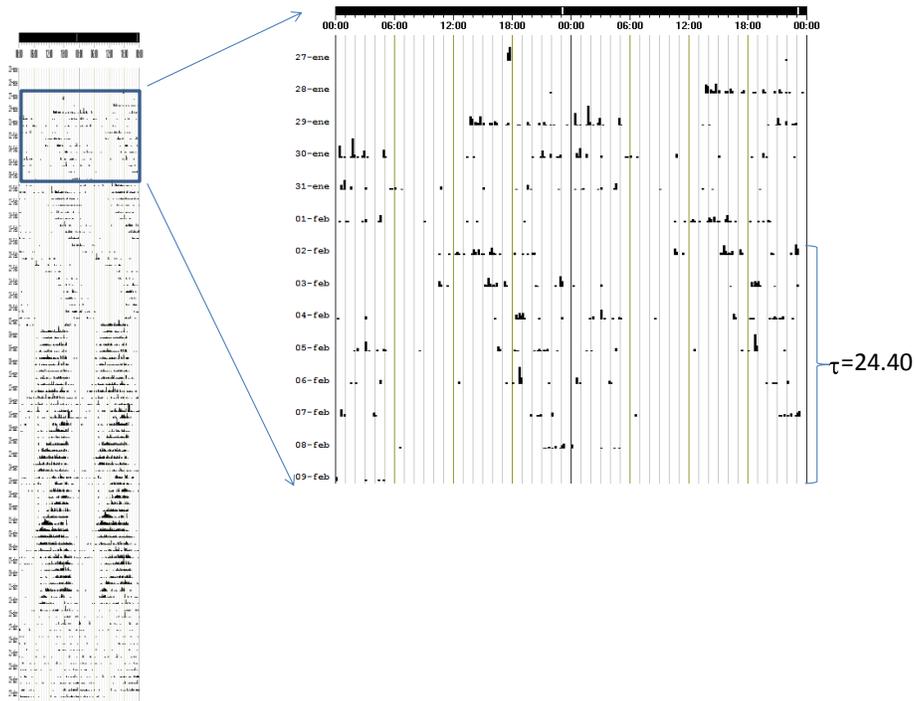


B

Fig 6. Actogramas de *B. vittatus* mantenidos en OO A) Muestra un ritmo de actividad locomotriz robusto en donde tiende a ser un periodo menor a 24h y B) Exhibe un componente de actividad que tiende a ser mayor a las 24h y conforme transcurre el registro este forma una inflexión que es menor a las 24 h.

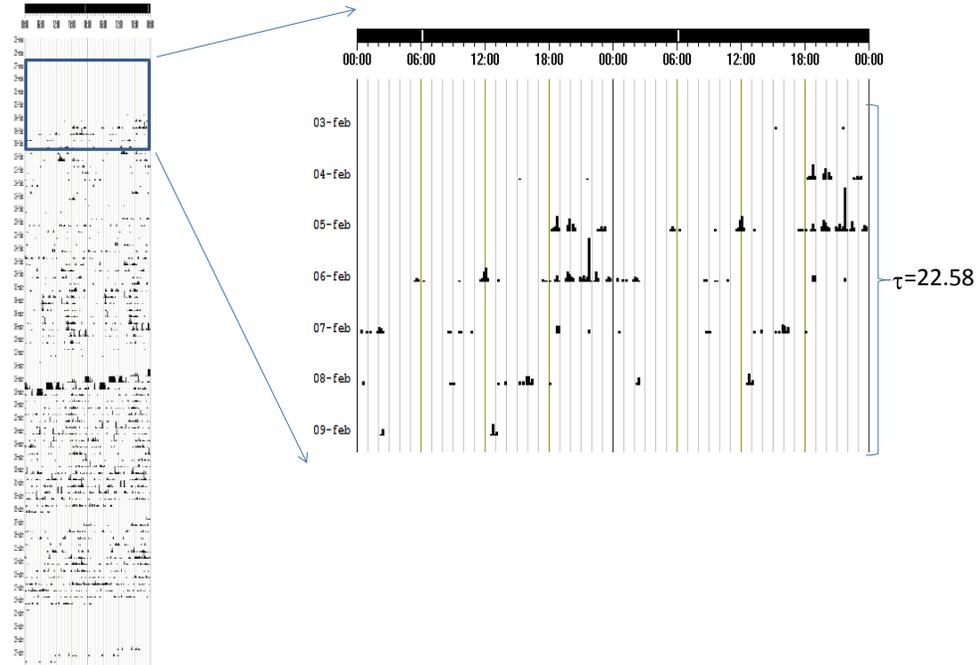


A

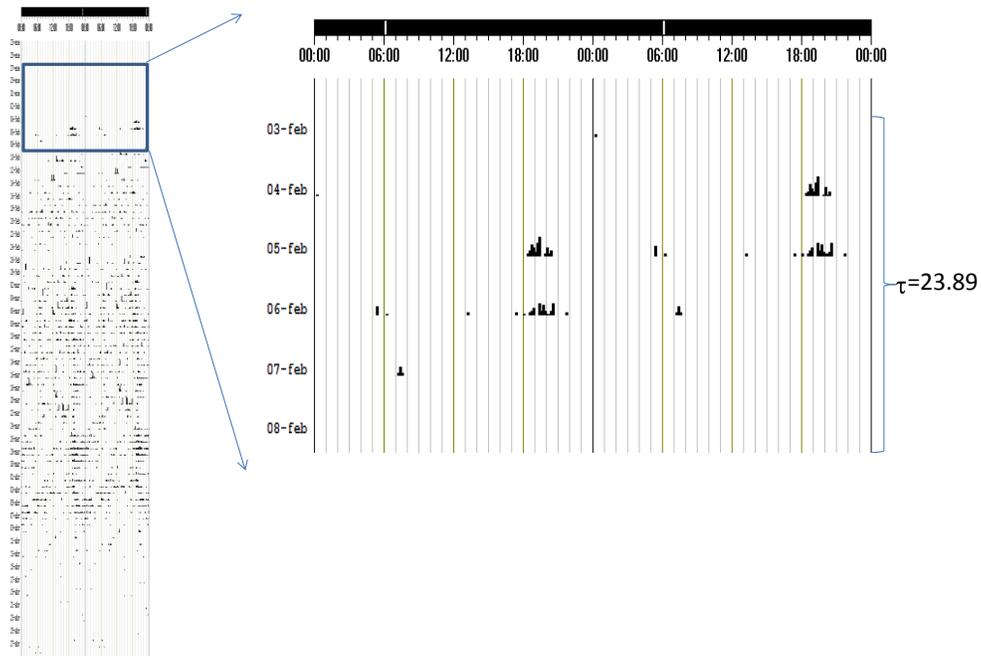


B

Fig7. Actogramas de *S. torquatus* mantenidos en OO en donde A) Muestra componentes de actividad robustos, sin embargo, conforme transcurre el registro este se va atenuando, y B) Exhibe periodos transitorios superiores a 24 h.



A



B

Fig8. Actogramas de *G. gecko*, al haber una pérdida significativa de datos en ambos casos es difícil establecer un ritmo bien definido en OO, aunque en A) con los poco componentes de actividad se lograba apreciar un ritmo.

8.2 Ritmo de actividad en oscuridad constante con pulso térmico-1hr (OO/T°1:23)

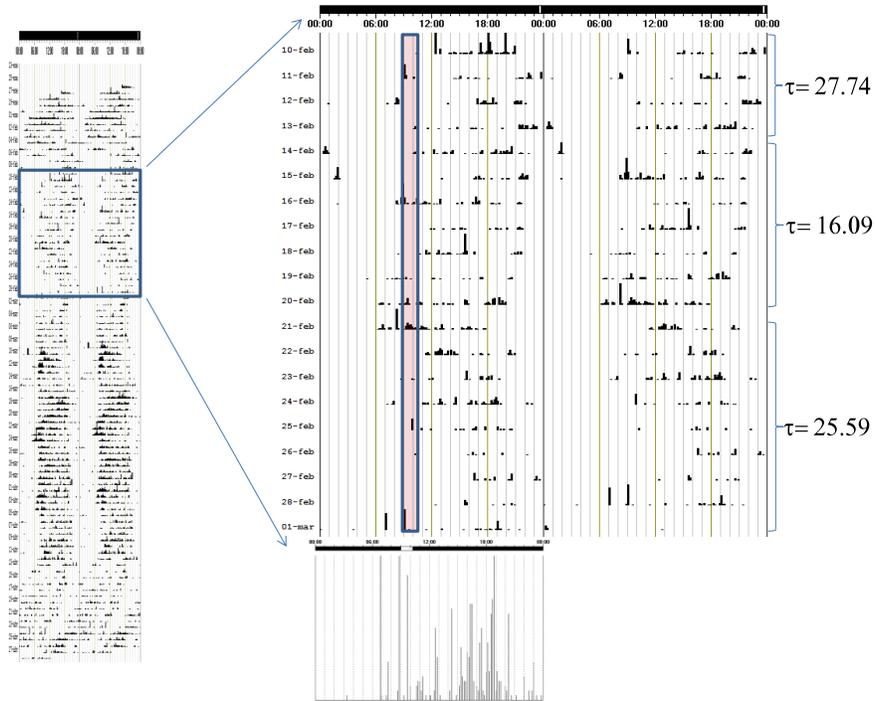
Los actogramas de las figuras 9 a la 11 muestran la sección del protocolo que consistió en dar un pulso diario de temperatura con duración de 1 h (de 9:00 a 10:00 am), entre los organismos estudiados la respuesta a este estímulo fue variable.

En los basiliscos (Fig. 9 A) el inicio de actividad se mueve hacia el pulso térmico, aunque no resulta una clara sincronización en el actograma, la actividad se acomoda en algunos días (12 de febrero, 16 de febrero, 19 – 21 de febrero y 01 de marzo) antes de que se presente el pulso de temperatura conforme transcurren los días, esto indica que el pulso térmico afecta al periodo ya que existe variabilidad en el RCAL, dado que el periodo al inicio del registro (10 – 13 de febrero) es de 27.74 h, en días subsecuentes este se acorta proyectando un $\tau = 16.09$ lo que indica que el periodo se aproxima al pulso térmico y en los últimos días de registro en este protocolo el periodo es de 25.59 h, esto muestra que el sistema circadiano del reptil es perturbado por el pulso térmico, además la curva promedio de actividad (tomada, en todos los casos en los últimos 5 días de registro); en el segundo *B. vittatus* (Fig. 9 B) el inicio de actividad no fue consistente, sin embargo el fin de la actividad provee una mejor referencia ya que el periodo en los días iniciales tiene un valor de 22.08 h, además, se aprecian dos componentes en los días que comprende del 21 de febrero al 24 de febrero del registro en donde se conjunta nuevamente y en el cual hay un periodo transitorio hacia el fin de la actividad el cual es de 23.72 h, por otro lado la curva promedio de actividad revela que hay mayor actividad a la hora en que se presenta el pulso térmico.

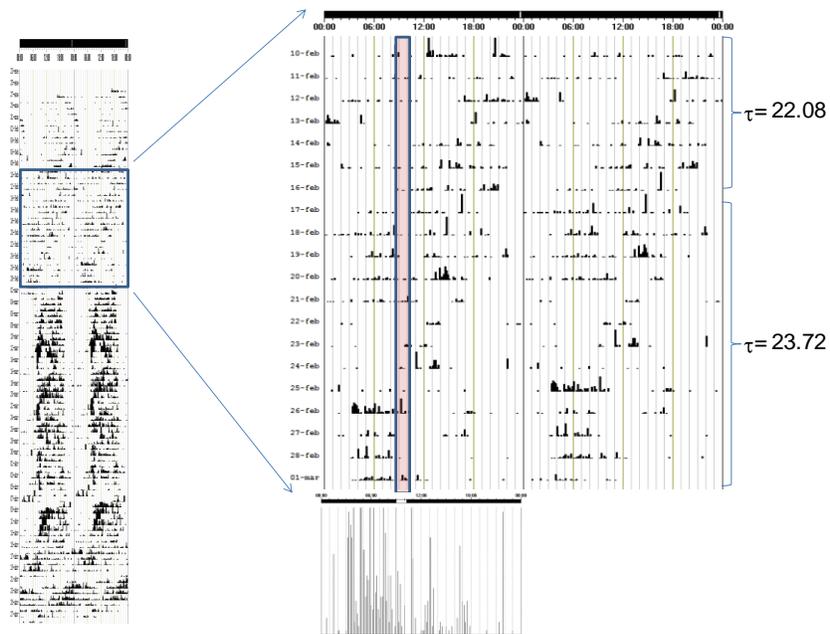
Los dos ejemplares de *S. torquatus* (Fig. 10 A y B) presentan un RCAL robusto. El periodo del ritmo se acorta y se estabiliza la fase de inicio de actividad antes del pulso de temperatura en los últimos días de registro. Al poseer un RCAL variable se consideraron varios periodos dado que al inicio (10 – 13 de febrero) de este protocolo el *S. torquatus* (Fig. 10 A) presenta un periodo de 25.08 h, lo que con el paso de los días se acorta y es de 22.25 h (14 – 18 de febrero), aproximándose al pulso térmico, hay un periodo que podría considerarse como sincronizado dado que es de 24.06 h en los días de 20 – 22 de febrero, sin embargo, al final de esta etapa del experimento el periodo se

alarga siendo de 25.25 h; por otro lado, en el segundo organismo (Fig. 10 B) el periodo es largo y no logra estabilizar la fase con el pulso de temperatura, ya que al comienzo de este protocolo, esta lagartija poseía un periodo de 25.65 h (10 – 13 de febrero) y conforme transcurren los días éste continua alargándose hasta ser de 25.76 h (14 – 21 de febrero) y 25.96 h (22 de febrero – 01 de marzo). Otros dos ejemplares de *S. torquatus* (actogramas no mostrados) que fueron mantenidos en esta condición, presentan un inicio de actividad cercano al pulso térmico, sin embargo, el tiempo de registro en esta condición no permite observar estabilización de esta fase.

En el caso de los *G. gecko* muestran nuevamente actividad difusa, en el primer animal (Fig. 11 A) el inicio de actividad se acerca al pulso de temperatura, el periodo establecido fue de 25.59 h y posteriormente se acorta dando un nuevo periodo de 23.72 h, además, la curva promedio de actividad muestra una anticipación del gekko ante el pulso térmico; por otro lado en el segundo organismo (Fig. 11 B) aunque también su actividad es difusa se observa actividad tenue en un componente definido de RCAL cuya $\tau = 23.55$ y con el transcurso de los días este periodo se acorta siendo de 16.55 h, aunque en el actograma se observa mayor actividad cerca del pulso térmico, esto se contrapone con la curva promedio (Parte inferiores de la Fig. 11 A y B).

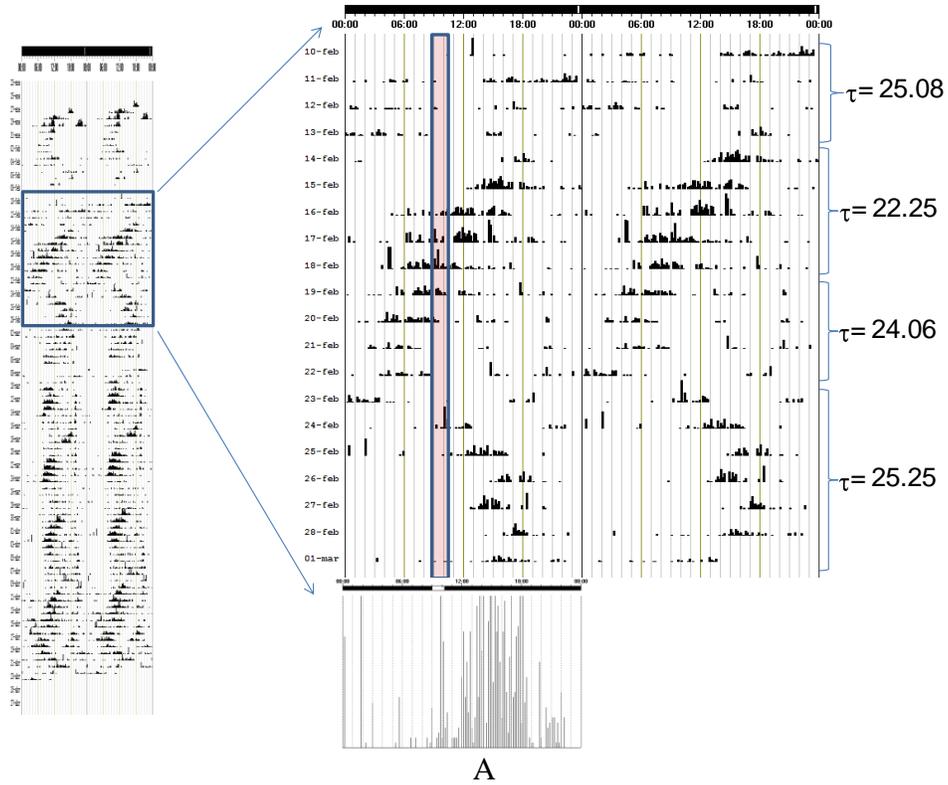


A

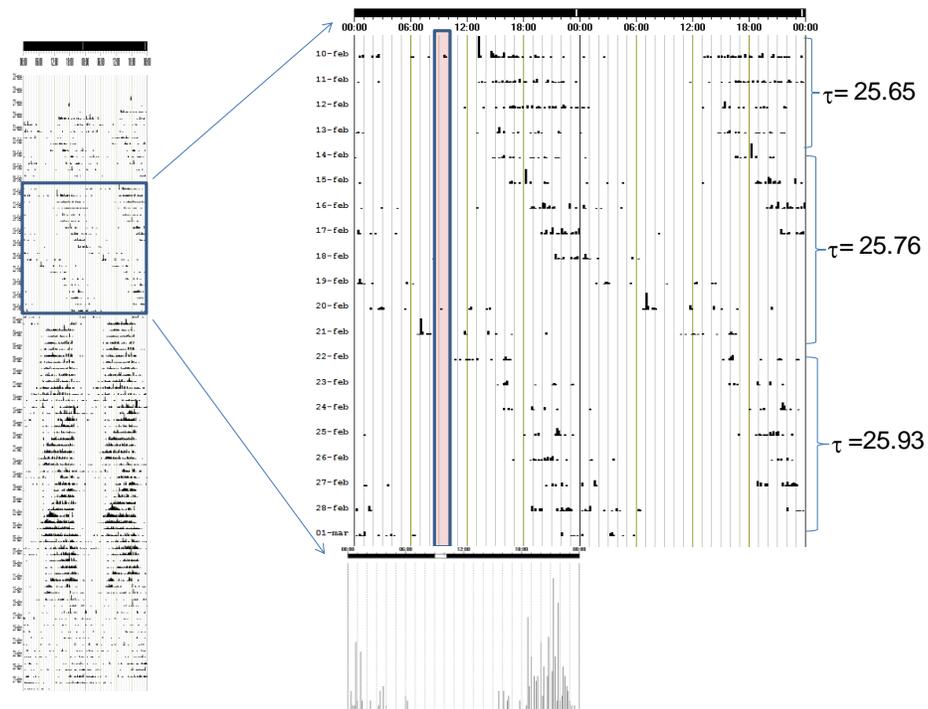


B

Fig9. Los actogramas de *B. vittatus* ante el pulso térmico muestran que A) el inicio de actividad comienza muy cercano al pulso, sin embargo no logra sincronizarlo y en B) parece no ser afectado por el pulso de temperatura, aunque los componentes de actividad son más robustos cuando coincide con el pulso térmico, la curva promedio de actividad muestra que hay mayor actividad durante el pulso térmico.

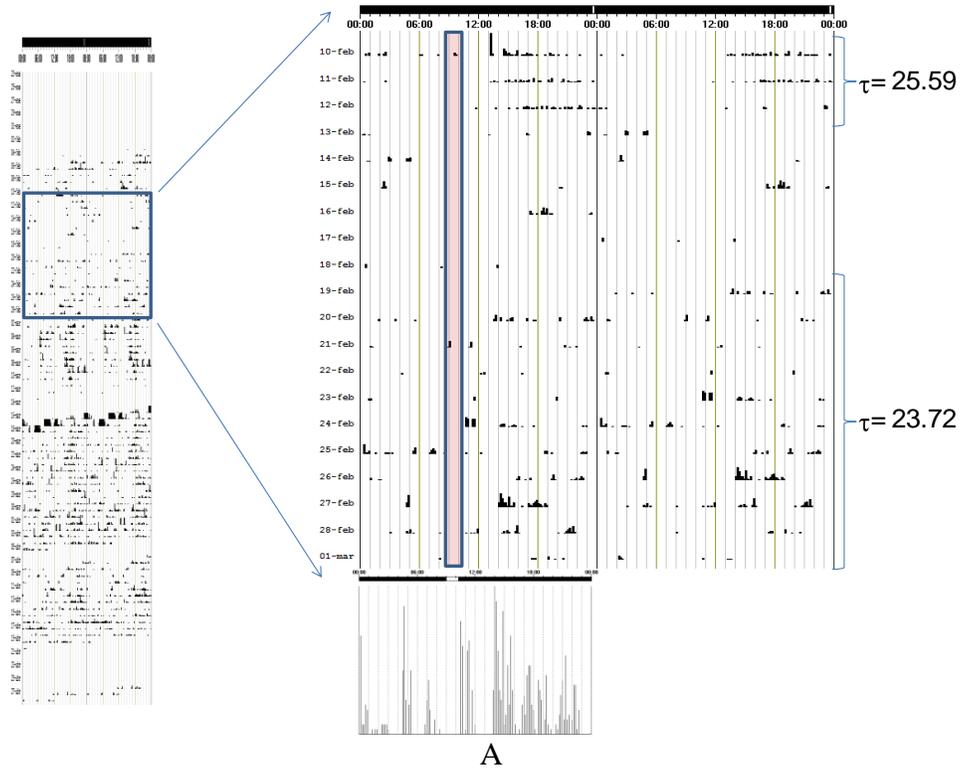


A

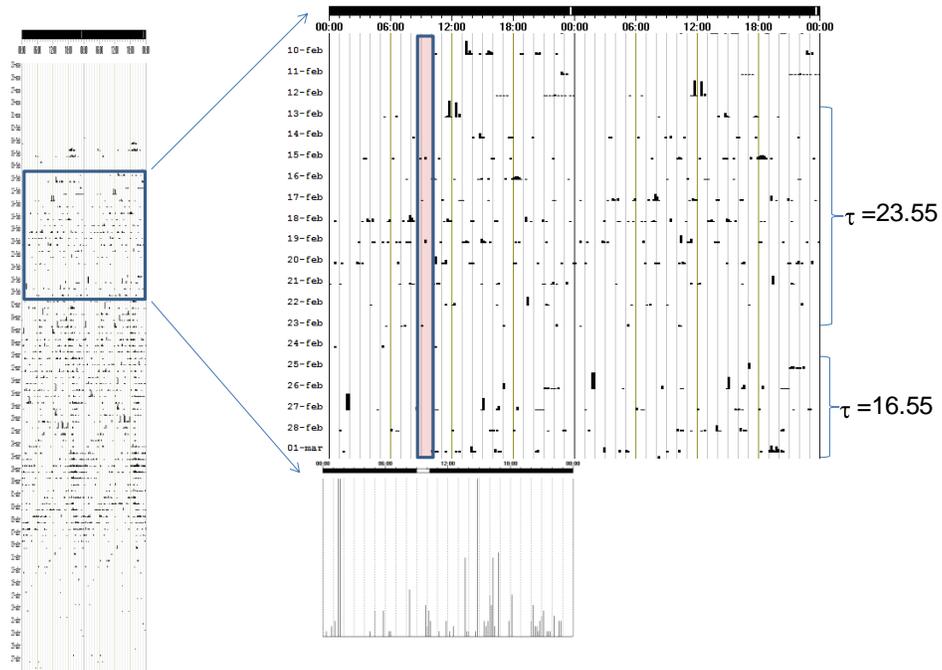


B

Fig10. Los actogramas de *S. torquatus* son contrastantes pues en A) los componentes de actividad son robustos y frente al pulso térmico aunque no lo sincroniza presente una inflexión de manera que el inicio de actividad se presenta cercano a la fuente de calor y B) ignora completamente el pulso térmico pues su periodo en OO no se ve alterado.



A



B

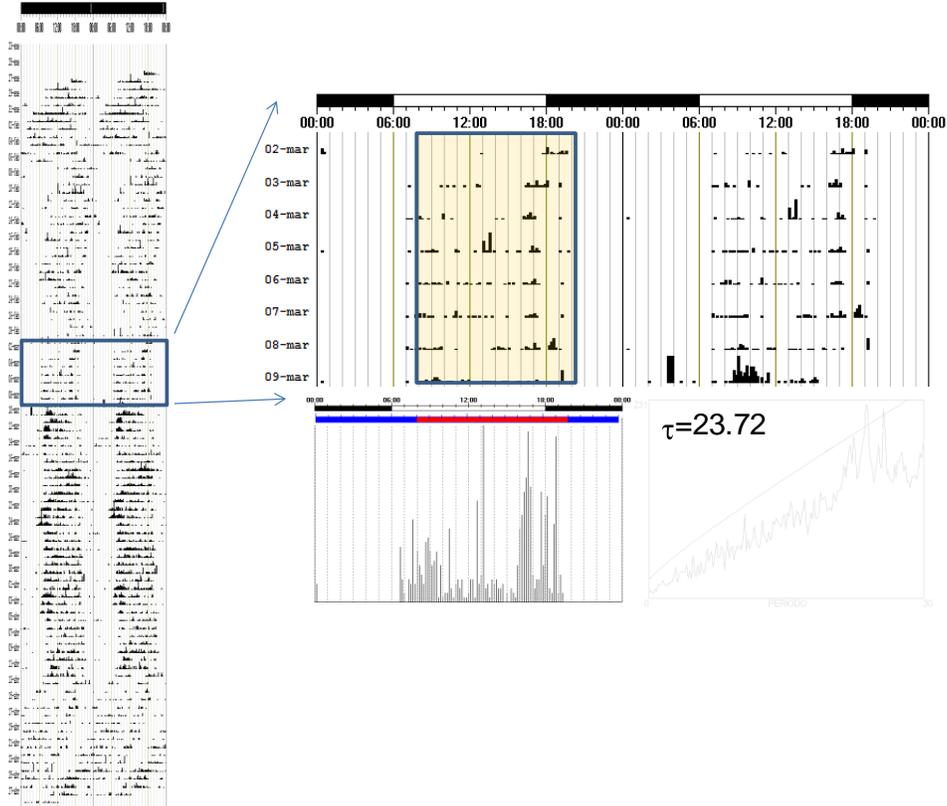
Fig11. En los actogramas de *G. gecko* en ambos caso la actividad es muy difusa y tampoco se observa que exista alguna influencia por parte del pulso térmico, aunque en A) hacia el final del registro se aprecian periodos transitorios, y en B) se observa el mismo comportamiento aunque con menor robustez.

8.3 Ritmo de actividad en luz-oscuridad con termoperiodo acoplado

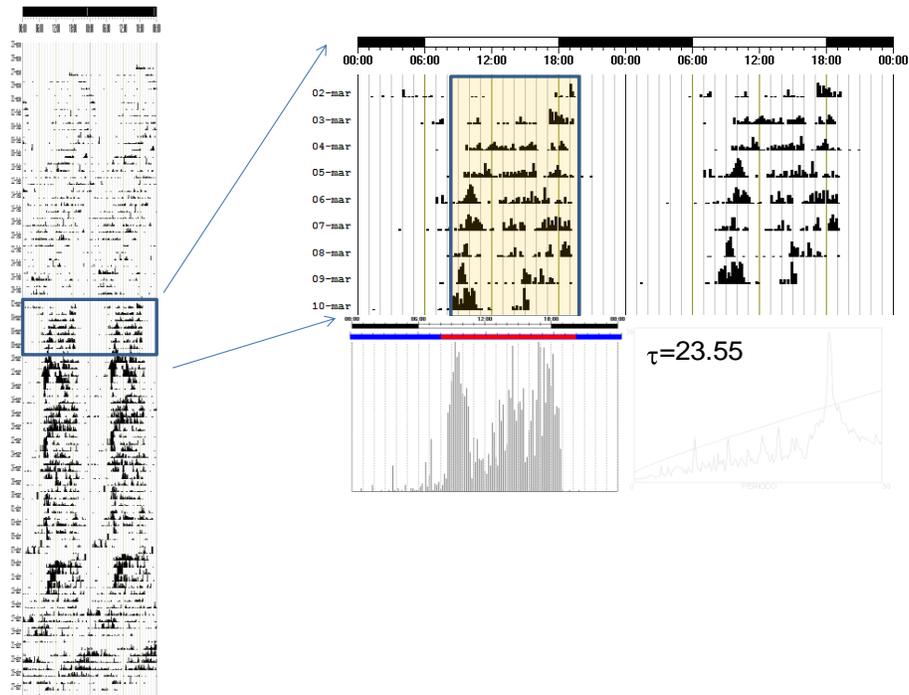
En el caso de los *B. vittatus* (Fig. 12) se sincronizaron a la combinación de zeitgebers con un ritmo robusto en ambos casos, sin embargo, el valor estadístico de τ varía entre individuos, dado que el primer animal presenta una $\tau = 23.72$ h y el segundo $\tau = 23.55$ h respectivamente, cabe mencionar que se tomaron dos ángulos de fase promedio ($\Delta\Psi$) uno que corresponde con el fotoperiodo y el otro con el termoperiodo, por lo que en ambos *B. vittatus* tiene un $\Delta\Psi = 1$ h con respecto al fotoperiodo y la $\Delta\Psi = -1$ h con respecto al termoperiodo.

En *S. torquatus* (Fig. 13) de igual forma que en el caso anterior, presenta actividad robusta y sincronizada a los zeitgebers, en ambos el periodo es de $\tau = 23.89$ h y la $\Delta\Psi = 2$ h con respecto al fotoperiodo lo que indica que no hay diferencia de fase con respecto al termoperiodo.

Por otro lado, en el caso de los *G. geckos*, ambos organismos presentan periodos largos (Fig. 14 A y B; $\tau = 24.86$ y $\tau = 26.78$ respectivamente) y los actogramas muestran dos fuertes componentes de actividad, el primero en el momento del encendido de las luces para el primer *G. gecko* con un $\Delta\Psi = 0$ h y un $\Delta\Psi = -2$ h con respecto al termoperiodo, y en el segundo *G. gecko* también inicia cuando se activa el fotoperiodo, por lo tanto su $\Delta\Psi = 0$ h y un $\Delta\Psi = -2$ h para el zeitgeber térmico; después, en la tarde, la actividad se ve atenuada en ambos casos, pero alrededor de las 16:00 h vuelve a presentar actividad el primer animal con una $\Delta\Psi = -2$ h para el apagado de luz y la $\Delta\Psi = -4$ h con respecto al fin del ciclo térmico y a las 19:00 h en el segundo *G. gecko* inicia el segundo componente de actividad, con una $\Delta\Psi = -1$ para el apagado de la luz y la $\Delta\Psi = -3$ para el fin del termoperiodo, lo que indica un patrón típicamente crepuscular.

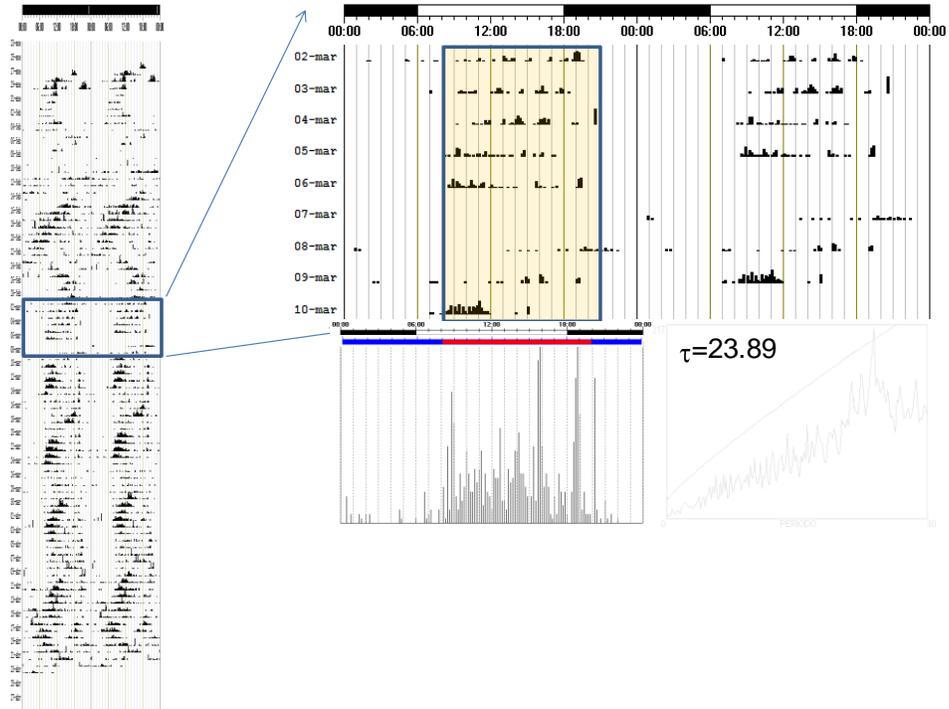


A

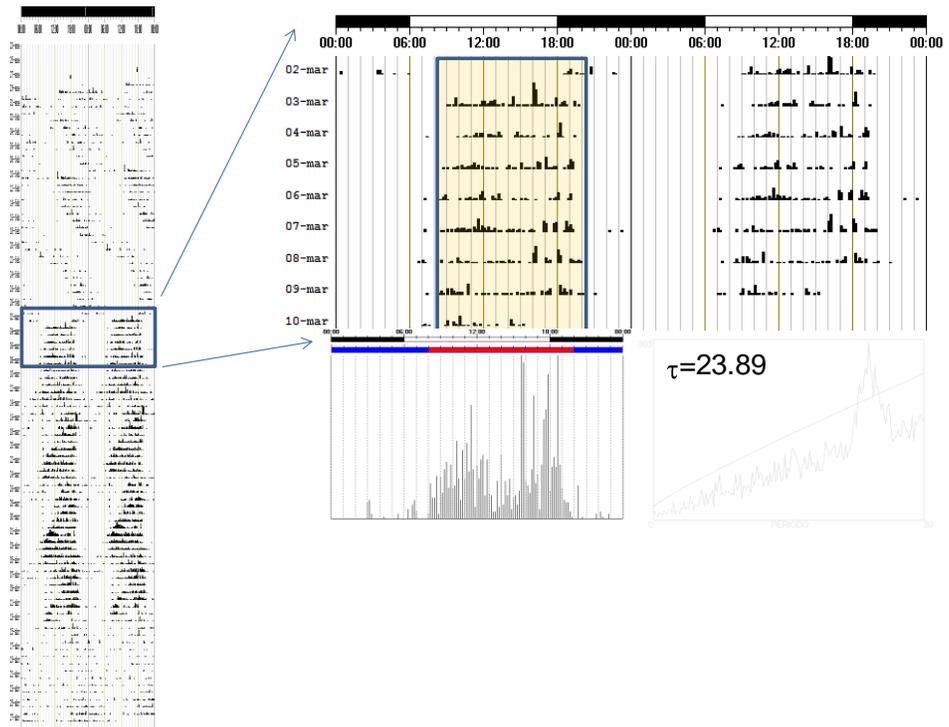


B

Fig12. Los actogramas de *B. vittatus* se observa una contundente sincronización al encendido de las luces en ambos casos, pues la franja naranja representa el termoperiodo administrado.

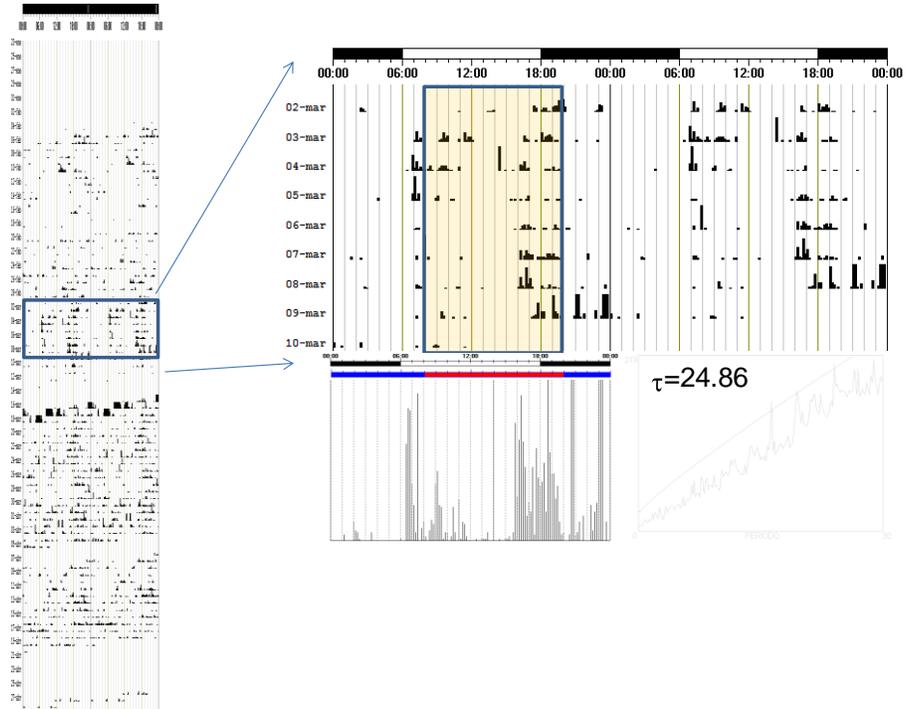


A

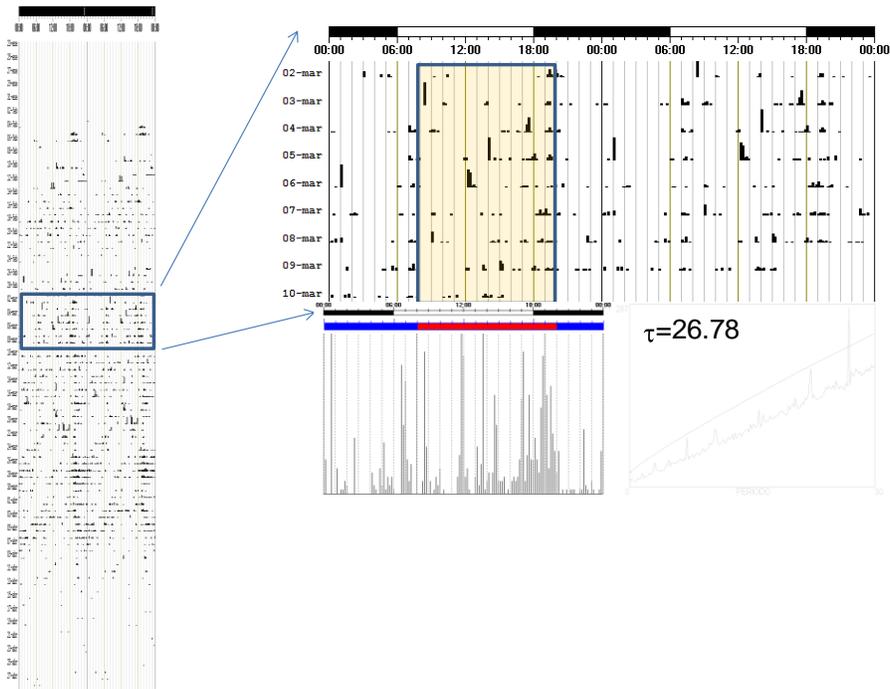


B

Fig13. Los actogramas de *S. torquatus*, ambos muestran una sincronización al inicio del termoperiodo, esto indica que esta especie es más susceptible a cambios de temperatura, pues la franja naranja indica el inicio de la temperatura.



A



B

Fig14. Los actogramas de *G. gecko* muestran conductas peculiares, pues A) tiene dos componentes de actividad, uno que inicia en el crepúsculo externo y otro que se establece al inicio del encendido de las luces y en el caso de B) aunque también existe esta bipartición de actividad, en el componente crepuscular hay una inflexión hacia el 6 de marzo, pues anterior a ello la actividad se recorre hacia la mitad del día.

8.4 Ritmo de actividad en luz-oscuridad (12:12) con termoperiodo desacoplado (8:14)

En esta parte del protocolo se realizaron gráficas (Figs. 15-18) en donde se indica la fase diaria del inicio de actividad del animal (●) con respecto al inicio del termociclo (○) esta gráfica se estableció para todos los animales.

Cuando *B. vittatus* se enfrenta ante esta disyuntiva entre sincronizadores, se observa que en el primer caso (Fig. 15 A) el actograma muestra un ritmo de actividad robusto cuando el termoperiodo y el fotoperiodo coinciden, pero cuando estas señales están desfasadas, la actividad se ve atenuada pero sincronizada por la luz, en este caso se midieron dos picos de actividad del periodograma, el primero fue de $\tau=22.37$ h que es cercano al ciclo térmico y el segundo fue de $\tau=22.76$ h, el cual lo consideramos cercano al ciclo fótico. La gráfica de la fase de referencia (Fig. 15 A), muestra coordinación relativa en donde el inicio de actividad es influido fuertemente por el ciclo térmico; mientras el inicio de la termofase no se cruce por el inicio de la fotofase, el inicio de actividad se mantiene con el inicio del fotoperiodo; en el caso del segundo *B. vittatus* (Fig. 15 B) éste también presenta una conducta similar, en la segunda mitad del registro mientras se mantenga en esta condición; se aprecia un componente de actividad que se "fuga" con el termoperiodo, pues presenta un periodo semejante al de este zeitgeber, un periodo menor a 24 h, indicando que esta conducta fue claramente influida por el ciclo térmico. La gráfica de estabilidad de fase para este organismo muestra una alteración del periodo con respecto a ciclo LO. En este *B. vittatus* se presentan periodos transitorios (ver gráfica de fase diaria de inicio de actividad Fig. 15 B), debido a que el zeitgeber fótico evita que el animal siga al termociclo.

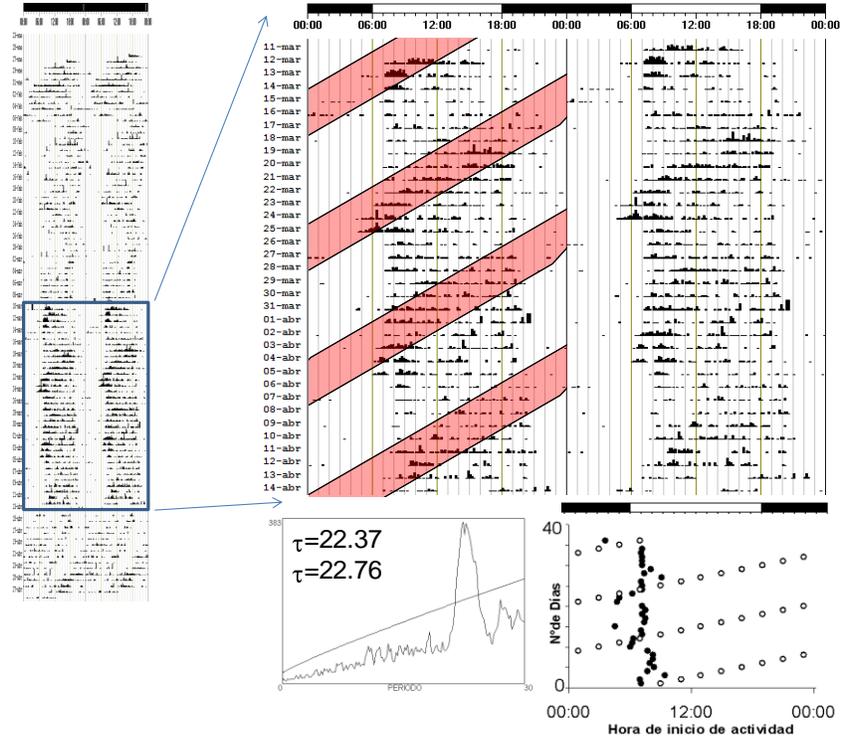
En los dos casos *S. torquatus* (Fig. 16 A y B) al igual que en *B. vittatus*, la actividad es robusta cuando el termoperiodo coincide con el fotoperiodo, sin embargo, cuando éstos están desfasados, hay un componente que se considera el inicio de actividad en ambos casos, y está dado por el encendido de las luces pero éste no presenta una

duración mayor a 2 horas, pero la actividad más contundente se presenta al final de la fotofase donde se observa como el periodo se ve influido por el termoperiodo.

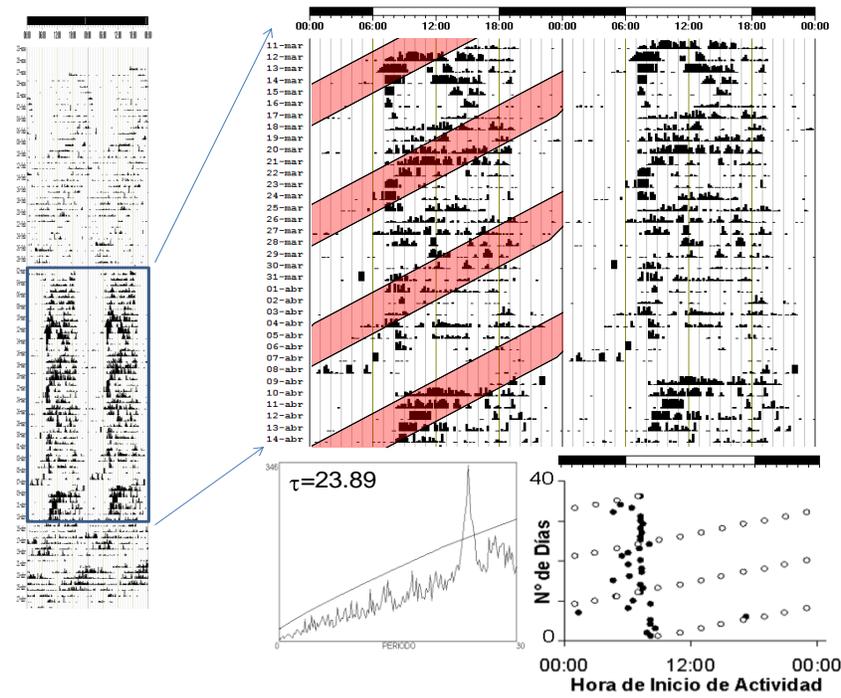
En la figura 17 se muestra el promedio del valor de la fase de inicio de actividad obtenido de cuatro lagartijas *S. torquatus* en donde no hay diferencia significativa entre estos organismos y se aprecia la interacción del termoperiodo y cómo éste influye en el periodo del ritmo.

Se observa que la tendencia del inicio de actividad es semejante en los cuatro organismos estudiados, la fuerza con que se cambia el inicio de actividad, depende de la relación de fase entre el fotoperiodo y el termoperiodo. Cuando el inicio de ambos zeitgeber coincide o están muy cercanos, es cuando hay más efecto sobre la fase de inicio de actividad de los organismos.

En el caso de los *G. geckos* (Fig. 18) el pico de actividad de ambos organismos se concentra después del apagado de las luces, sin embargo se observa un brote atenuado de actividad en donde el primer organismo (Fig. 18 A) muestra un periodo menor a 24 h aunque el periodograma no es significativo. En el segundo organismo (Fig. 18 B) presenta una conducta muy similar con respecto al animal anterior, en este caso el periodograma revela que este animal posee una $\tau = 23.89$, además la gráfica de estabilidad de fase muestra claramente que el inicio de actividad del animal está determinado por la temperatura.

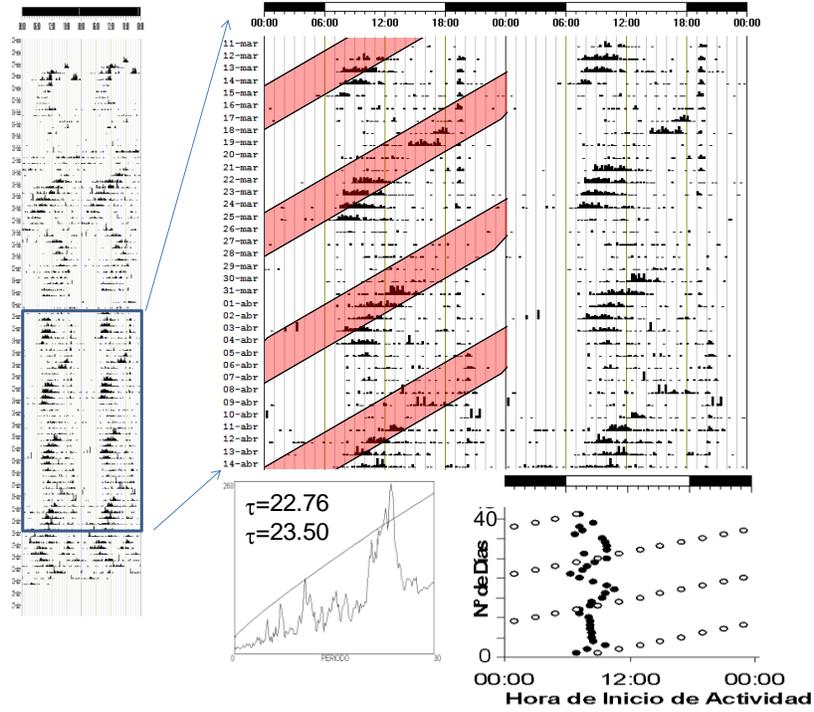


A

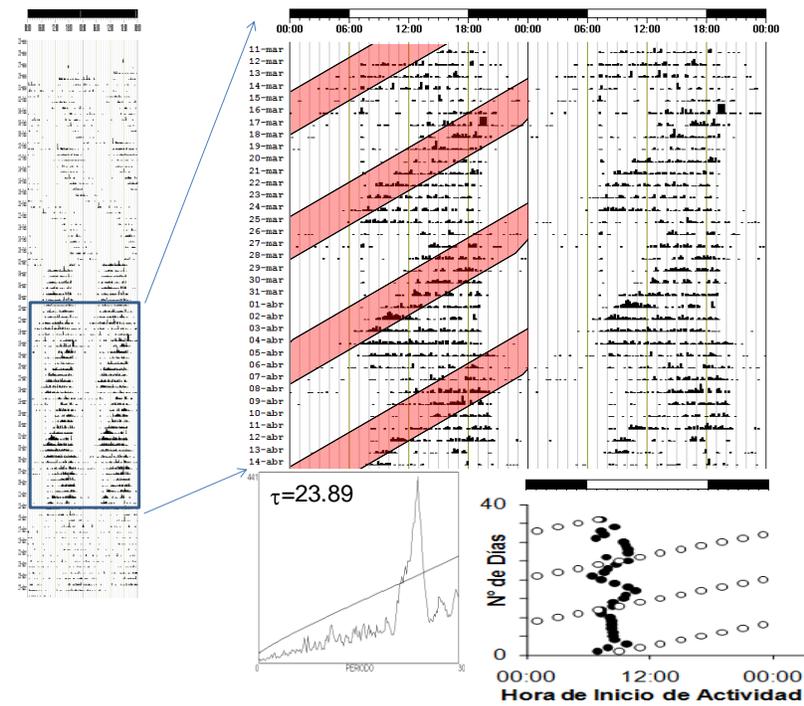


B

Fig15. Los actogramas de *B. vittatus* frente los ciclos conflicto, tienden en ambos casos a ser sincronizados prioritariamente por el fotoperiodo, como se observa con mayor claridad en A y en B se observa como hacia el final del registro se ve influenciada su actividad por el termoperiodo, como lo evidencia la gráfica de inicio de actividad.



A



B

Fig16. Los actogramas de *S. torquatus* revelan dos componentes de actividad en A se observa la robustez de la actividad cuando coincide el termo y el fotoperiodo pero hay un componente el cual se sincroniza al inicio de la luz, esto también ocurre en B, en ambos casos el termoperiodo no logra recorrer el inicio de actividad hacia la oscuridad.

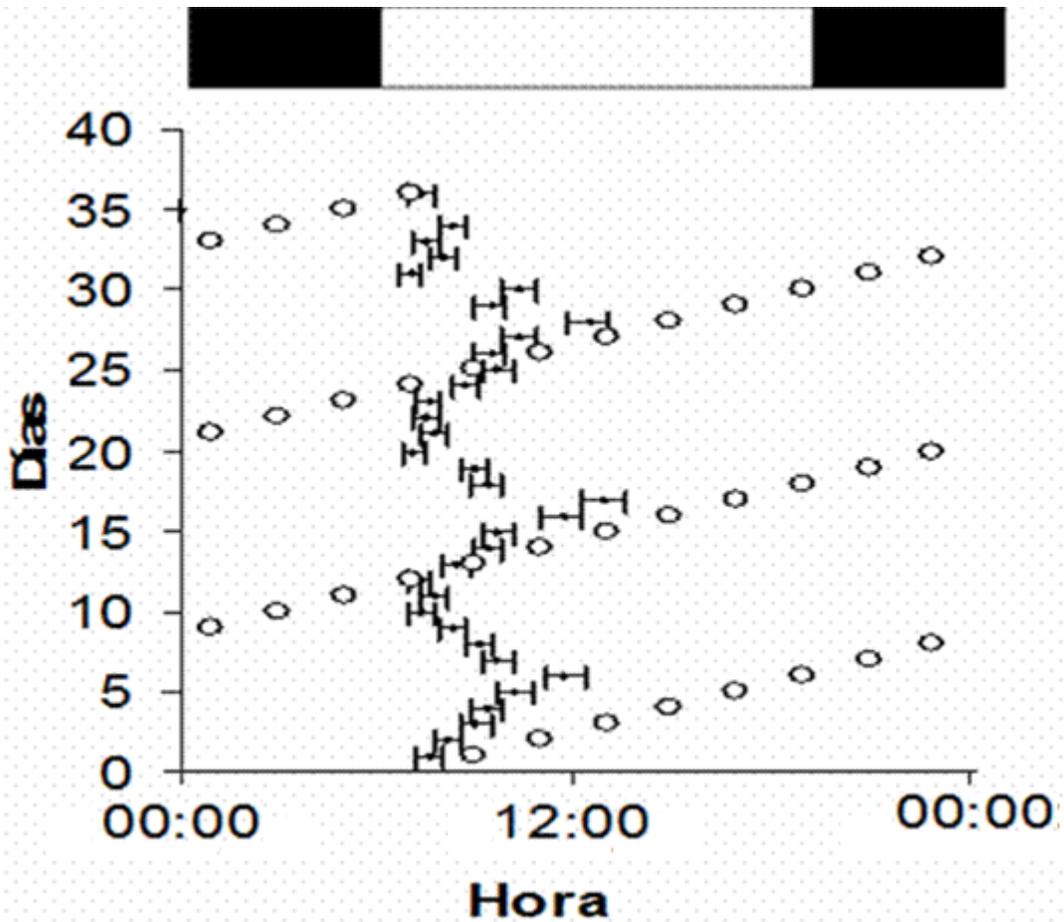
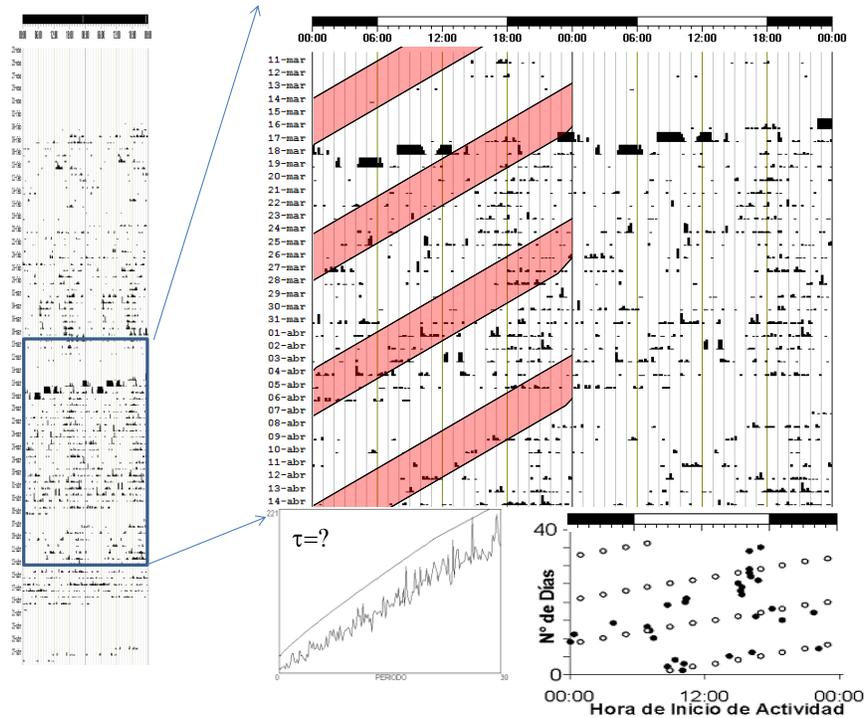
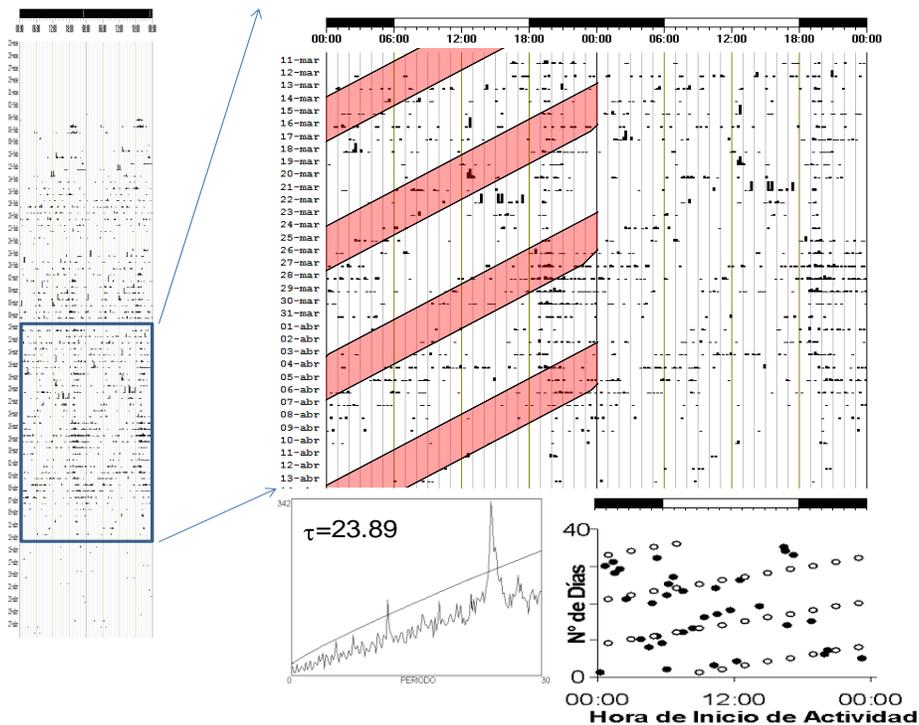


Fig 17. Se muestra el promedio de 4 ejemplares de *S. torquatus* en donde el inicio de actividad de toda la población se observa en círculos negros (●), se incluye el error estandar y el inicio del termoperiodo se representa con círculos blancos (○), el inicio de actividad de esta especie no tiene diferencias significativas por lo que se observa un “vaivén” entre el termoperiodo y la sincronización dada por el fotoperiodo.



A



B

Fig18. Los actogramas de *G. gecko* hay componentes de actividad el cual se observa que el termoperiodo influye completamente, sin embargo en caso B, hay un componente que se ve sincronizado por el apagado de las luces.

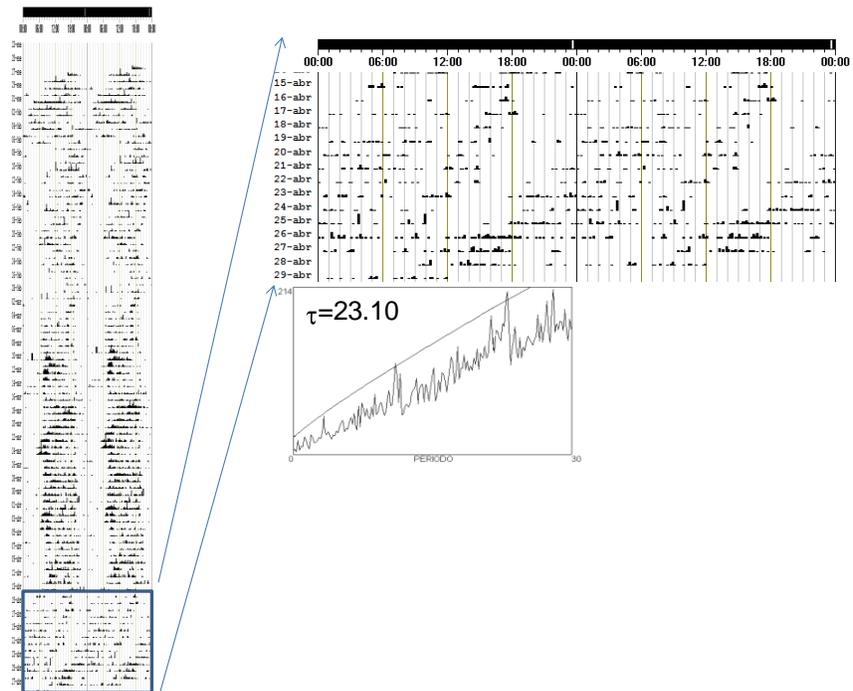
8.5 Ritmo de actividad en oscuridad constante final (postefecto)

Con el fin de evaluar el efecto de la interacción de ambos zeitgebers con distinto periodo (fotoperiodo 24 h-termoperiodo 22 h) los organismos fueron expuestos finalmente durante 14 días a oscuridad constante.

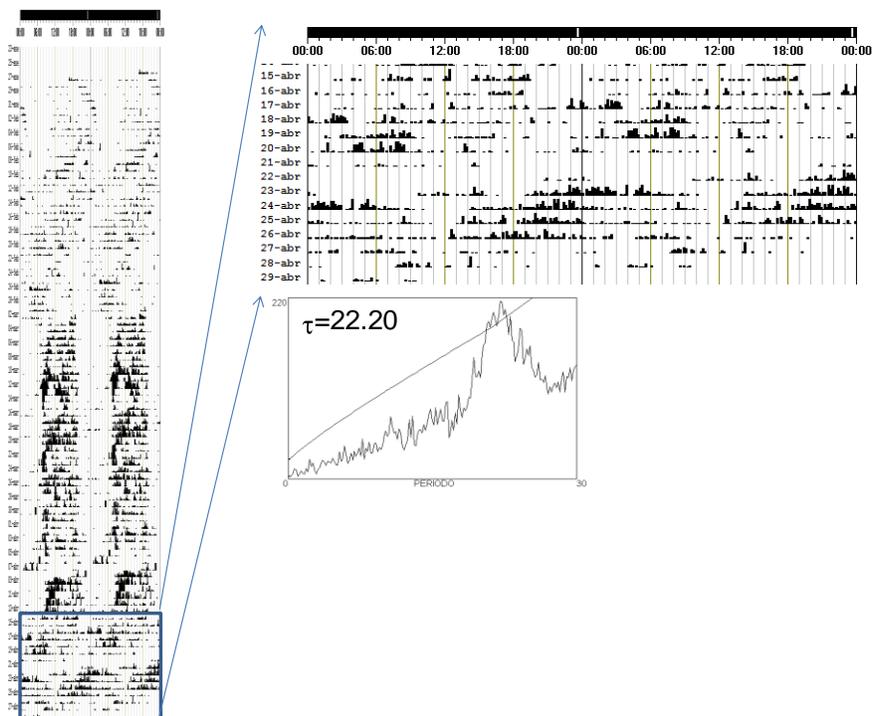
En los *B. vittatus* la actividad manifiesta se muestra en los actogramas de las figura 16. Se observa que el postefecto corresponde al ciclo térmico pues el periodo es menor a 24h, sin embargo, en el primer *B. vittatus* (Fig. 19 A) proyecta un periodo de 23.10 h, por otro lado, el segundo animal (Fig. 19 B) muestra un postefecto con un periodo de 22.20 h, y el actograma presenta un componente robusto en los días finales de registro.

En *S. torquatus* presentan un periodo menor a 24 h, sin embargo en la primera lagartija (Fig. 20 A), se observa una inflexión a la mitad del registro, la cual proyecta un periodo de $\tau = 26.10$, en el segundo *S. torquatus* (Fig. 20 B) sucede lo mismo pero en este caso la inflexión ocurre 4 días después del tratamiento de oscuridad, además el componente no es claro por lo que el periodograma no muestra un periodo significativo.

Finalmente en el caso de *G. gecko* (Fig. 21 A) y tras la pérdida de datos en la última parte del registro, el actograma refleja un componente de actividad robusto al final del día externo, el cual parece no afectarle dado que su periodo en libre curso no presenta alteración alguna debido a la condición anterior (LO24 y T°22). Por lo anterior, no parece haber un postefecto en este organismo además el resultado del periodograma no es significativo, por otro lado, el segundo *G. gecko* (Fig. 21 B) no presenta una fase clara de actividad aunque se detectó un $\tau = 29.60$ h.

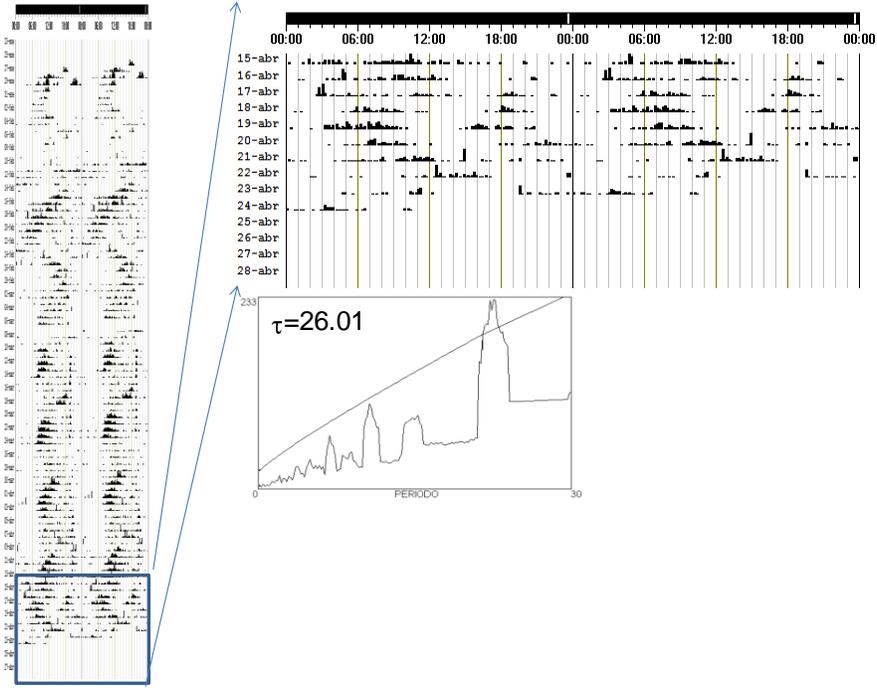


A

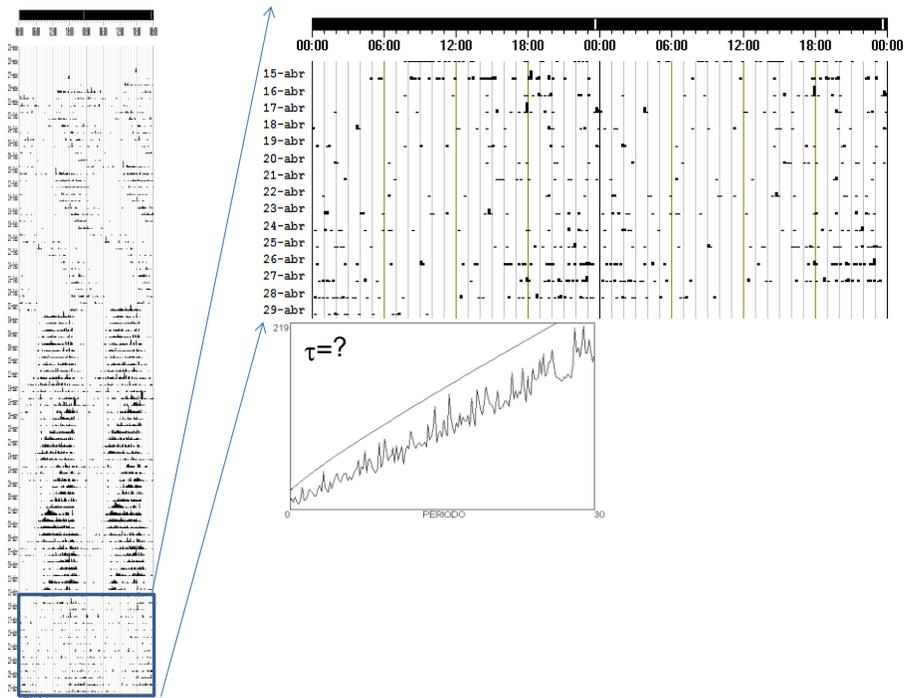


B

Fig19. Los actogramas de ambos *B. vittatus* poseen un postefecto el cual corresponde al periodo del termociclo ($T=22$) en donde B muestra una mayor robustez en su periodo que el organismo A.

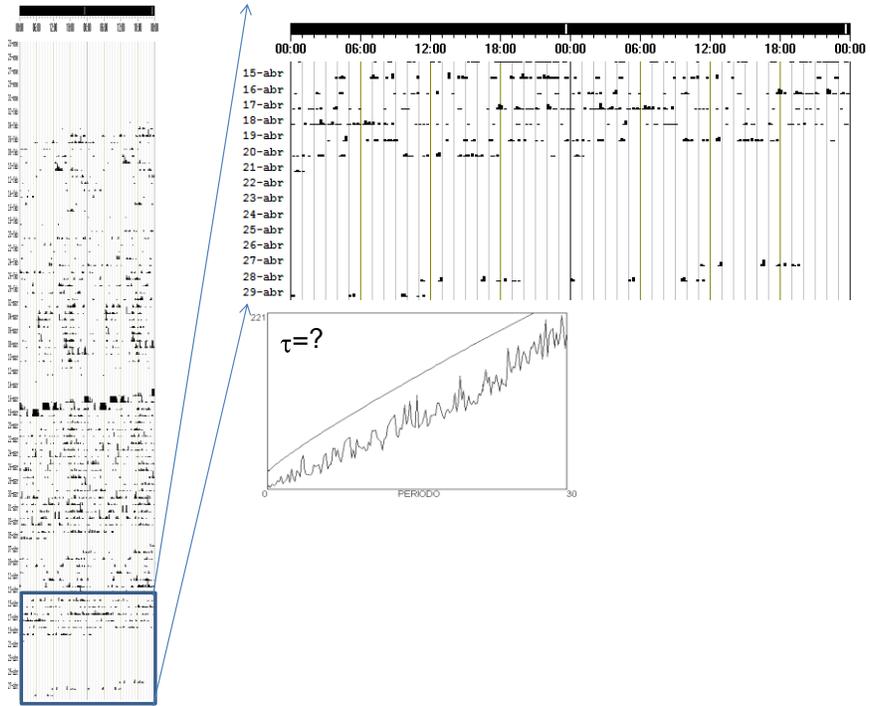


A

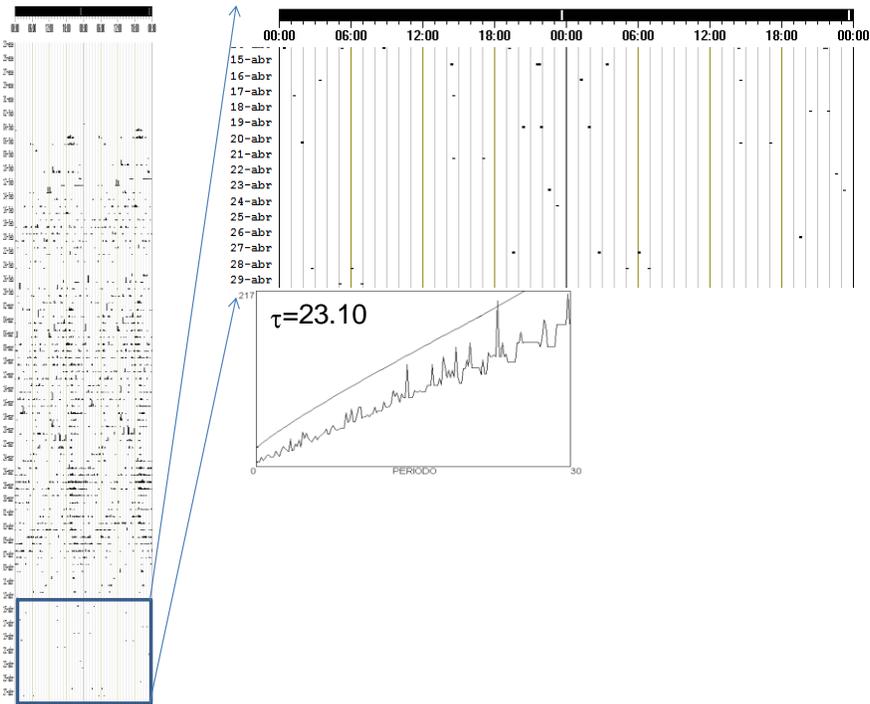


B

Fig20. Los actogramas de *S. torquatus* presentan diferencias pues el postefecto de A muestra un periodo que corresponde con el tiempo del termoperiodo, pero se establece una inflexión el 19 de abril y sigue una oscilación espontánea de un animal diurno y en B no se ve un claro postefecto por parte del termociclo pues su componente de actividad es mayor a 24 h.



A



B

Fig21. Los octogramas de *G. gecko* en el organismo A muestra que no hay una influencia del termoperiodo sobre su periodo pues se ve que es mayor a 24h y el organismo B presenta actividad difusa la cual es difícil establecer si hay o no un postefecto sobre esta especie.

9. Discusión de resultados

9.1 Ritmo circadiano de actividad en luz roja tenue constante

En esta primera prueba se obtuvieron diversos resultados en las diferentes especies de manera intra e ínter específicas. Los patrones de actividad circadiana varían entre especies. Los ciclos diarios de los organismos generalmente son divididos en un mayor o menor periodo de actividad continúa llamada alpha (α) y un periodo de quiescencia llamado rho (ρ) o periodo de descanso. Sin embargo, la distribución del periodo de alpha, la duración, la regularidad del inicio y el fin de la actividad, la robustez del periodo de alpha y la presencia de pequeños periodos ultradianos a lo largo del día son variables que pueden influir importantemente en la expresión de un ritmo en oscilación espontánea (DeCousey, 2004), por lo que en este estudio se ha observado que esta variación en τ es considerablemente común en muchas especies de animales en condiciones constantes de oscuridad y no sólo en reptiles, también se observan en roedores nocturnos. Dichas variaciones intra-específicas pueden deberse a la carga genética de cada individuo, la preferencia de actividad (nocturno-diurno) y el hábitat (Pittendrigh y Daan, 1976), por lo que no se podría indicar un valor de periodo del ritmo especie-específico. Sin embargo, todos los registros obtenidos mostraron ritmicidad circadiana, es probable que para determinar un periodo más estable sean requeridos mayor número de días de registro.

En el presente estudio existieron divergencias individuales en el periodo, un ejemplo son los basiliscos, que mostraron periodos completamente opuestos y varia la distribución de la actividad (Fig. 6 A y B). Una forma de interpretar esta variabilidad es considerando que el sistema circadiano de reptiles es un sistema multioscilario (Tosini *et al.* 2001), es posible pensar que hay dos marcapasos que influyen en la respuesta del RCAL y que al aislar a *B. vittatus*, que es un reptil diurno de zonas tropicales, de toda señal de tiempo estos marcapasos pueden desacoplarse, que por razones didácticas los llamaremos marcapaso de día y marcapaso de noche; cuando en alguna fase del ritmo domine el marcapaso de día, el de noche estará reprimido; en otra fase en la que se exprese el marcapasos de noche, el de día no se expresará, ambos marcapasos se

sincronizan cuando el organismo este expuesto a señales cíclicas con el mismo periodo, lo cual daría una sola respuesta de ambos marcapasos (Pittendrigh, 1981).

Por otro lado en la especie de clima templado *S. torquatus* (Fig. 7 A y B) la mayoría de los organismos muestran un periodo menor a 24 h, lo cual demuestra una conducta típica de animales diurnos. Finalmente en el caso de los *G. gekko* (Fig. 8 A y B), resulta difícil establecer un ritmo en libre curso dado que existe una pérdida significativa de datos, lo anterior indica que la estabilidad del ritmo es distinta entre las especies observadas en condiciones experimentales, sin embargo, se sabe que tiene un RCAL definido (Refinetti *et al.* 1997).

9.2 Ritmo de actividad en oscuridad constante con pulso térmico-1hr (OO/T°1:23)

Un pulso térmico cíclico de una hora parece tener influencia variable entre los organismos estudiados, pues puede producir un cambio en el periodo del ritmo circadiano a manera de sincronización o coordinación relativa. En los casos de *B. vittatus* (Fig. 9 A y B) hay una relación de fase distinta al momento en que parece sincronizar en los últimos 5 días. Como lo muestra la curva promedio de actividad. El pulso de temperatura logra cambiar el periodo y estabilizar la fase del reloj de estos animales tropicales, al igual que en *S. torquatus* (Fig. 10 A y B), pero al comparar estas dos especies se observa que *B. vittatus* al tener una $\Delta\Psi$ promedio de -1.5 h y la $\Delta\Psi$ promedio de *S. torquatus* es de 6.9 h, sugiere que los reptiles tropicales presentan mayor sensibilidad ante estímulos térmicos y los reptiles de zonas templadas son menos sensibles a cambios sutiles en el clima.

En los geckonidos (Fig. 11 A y B) se ha reportado preferencia térmica (Refinetti *et al.*1997) y un ritmo claro, sin embargo, en este estudio los 2 ejemplares de *G. gekko* poseen un ritmo difuso, y es difícil determinar la influencia por el pulso térmico, aunque la mayoría de los brotes de actividad se ubican cercanos al pulso térmico y no se aprecia en ninguno de los dos ejemplares de *G. gekko* estabilidad de fase. Lo anterior indica que 1 h de pulso de temperatura no es suficiente para organizar la actividad locomotriz de

estos animales. En conjunto, estos resultados sugieren que la sensibilidad circadiana al pulso térmico puede ser diferencial entre las especies estudiadas, posiblemente en función a su nicho ecológico y temporal.

9.3 Ritmo de actividad en luz-oscuridad con termoperiodo acoplado

Se obtiene una clara sincronización del ritmo de actividad con ambos zeitgebers (luz y temperatura). El ligero desfase entre ellos es de 2 h, esta dado bajo el supuesto de que en la naturaleza, al amanecer el sol tarda un poco de tiempo en calentar la tierra y una vez que caliente al anochecer la tierra tarda en enfriarse.

En el caso *B. vittatus* (Fig. 12 A y B) el inicio de actividad se muestra de manera anticipada al termoperiodo una hora pero se encuentra retrasada 1 h con respecto al encendido del fotoperiodo, además, antes del apagado del termoperiodo se observan brotes robustos de actividad, lo que indica que es una actividad bifásica, demostrada por la curva promedio de actividad, por lo que estos animales son más activos en los extremos del termoperiodo, este desfase con respecto a ambos sincronizadores, sugiere que para esta especie la luz desempeña un papel homeostático¹ y la temperatura es un zeitgeber cronostático² debido a la anticipación que presenta el animal. Esta bimodalidad puede estar relacionada con el ahorro de energía en la parte más caliente del día, ya que en el experimento se mantuvo constante el calor durante el termoperiodo, indica una respuesta endógena de distribución de actividad. Por otro lado, en el caso de *S. torquatus* (Fig. 13 A y B) no presenta una anticipación puesto que en los organismos estudiados la $\Delta\Psi$ promedio para el fotoperiodo es de 2 h y la actividad del animal comienza cuando el TP se inicia, es decir que su $\Delta\Psi$ es de 0 h, por lo que *S. torquatus* presenta homeostasis ante estos sincronizadores lo que podría indicar que los reptiles de zonas templadas estos zeitgebers son menos sensibles a estos cambios ambientales, esto podría favorecer a la adaptación de esta especie frente a cambios climáticos adversos.

¹ Homeostasis: Conjunto de mecanismos que tienden a la estabilidad en la composición bioquímica de los líquidos, células y tejidos, para mantener la vida.

² Cronostasis: Mecanismos que transmiten un orden temporal a diversos procesos fisiológicos, que ajustan el tiempo biológico con el geofísico y coordinan la progresión temporal de distintos procesos fisiológicos y conductuales entre sí.

Finalmente en el caso de *G. gekko* (Fig. 14 A y B) se observan dos picos de actividad, uno de ellos presente hacia el final del termoperiodo y en las últimas horas del fotoperiodo y el segundo antes del encendido de las luces, por lo que muestra que es un reptil crepuscular y no completamente nocturno, lo que esta de acuerdo con otros trabajos publicados (Refinetti *et al.*1997).

9.4 Ritmo de actividad en luz-oscuridad (12:12) con termoperiodo desacoplado (8:14)

Al desacoplar los ciclos de temperatura y de luz, se ocasiona un conflicto en la fase del inicio de actividad, este desfase parece influenciar más a las especies diurnas.

En el caso de *B. vittatus* (Fig. 15AyB) se aprecia una robustez en su fase de inicio de actividad cuando el termoperiodo cruza con el fotoperiodo, es de esperarse que cuando estas dos fases coinciden, el animal muestra un ritmo de actividad sumamente robusto, tal como se observa en el protocolo con ciclos de luz y temperatura acoplados. Cuando la termofase se encuentra desacoplada completamente de la fotofase, el ritmo se atenúa aunque siempre se encuentra sincronizado a la luz, esto se aprecia en ambos casos de los ejemplares registrados, sin embargo, en el segundo *B. vittatus* existe un punto en el registro que se da entre los días 5 de abril al 7 de abril, en el cual el inicio de actividad se presentó durante la fase oscura, la cual coincide con el inicio del termoperiodo, sin embargo hay clara sincronización de este animal hacia la luz, esto sugiere que la luz es el mayor sincronizador para este tipo de animales tropicales y que la presencia de la temperatura propicia que los animales tengan una actividad robusta durante el día. Sin embargo es importante señalar que la fase térmica durante el fotoperiodo es indispensable para que el animal muestre altos niveles de actividad. Además es importante notar que si bien es un poiquilotermo, la termofase durante la noche no induce un enmascaramiento en la actividad como se esperaría, pues su fase circadiana, según el fotoperiodo, se encuentra en reposo.

En el caso de los *S. torquatus* (Fig. 16 A y B), existe un par de componentes de los cuales uno de ellos siempre está sincronizado con la luz, pero los brotes de actividad son sumamente atenuados, cuando el termoperiodo se encuentra completamente desfasado del fotoperiodo. Cuando ambos zeitgebers coinciden, la actividad de todos los *Sceloporus* es robusta; esto se interpreta como que en ambas especies *B. vittatus* y *S. torquatus*, el ritmo circadiano de actividad locomotriz está dado por dos osciladores uno que es sincronizado por luz y posiblemente otro por la temperatura, como se hizo notar en otras especies de invertebrados, con protocolos semejantes (Pittendrigh, 1960). La inestabilidad en la fase de inicio de actividad y los ciclos transitorios después de cada cruce de zeitgebers, indicarían una reorganización en la relación de fase entre dos posibles osciladores. Por estudios hechos en otras especies las estructuras propuestas como osciladores para este ritmo son la glándula pineal y la región homóloga al NSQ (Pittendrigh, 1960; Miranda-Anaya et al, 2007, Tosini y Menaker 1995), sin embargo, no es posible saber en este estudio cuál de estos osciladores es sincronizado por luz y cuál por temperatura, pues para averiguarlo es necesario realizar este mismo protocolo pero realizando pinealectomía y/o dañar la región homóloga al NSQ.

En el caso de *G. gekko* (Fig. 18 A y B) al principio del registro parece estar sujeto por el fin del fotoperiodo (19-25 de marzo) sin embargo, con el transcurso de los días el RCAL comienza a sincronizarse a la fase del termoperiodo. Esta sincronización ocurría cuando el termoperiodo y el fotoperiodo coincidían. Lo anterior indica que el RCAL es capaz de sincronizarse a ambos zeitgebers pero prevalece el termoperiodo cuando la luz y la temperatura compiten.

9.5 Ritmo de actividad en oscuridad constante final (postefectos)

El postefecto refleja la influencia del fotoperiodo (la historia previa) sobre el periodo del ritmo en libre curso (Pittendrigh y Daan, 1976). En esta última parte del experimento, se observa que los *B. vittatus* (Fig. 19 A y B) presentan un postefecto en el periodo del RCAL, muy cercano al del termociclo anterior ($T^{\circ} = 22$). Lo anterior indica

que la influencia del termoperiodo, pudo ser más profunda que la observada con el fotoperiodo. Por lo tanto el reloj en estos reptiles se es más sensible al ciclo térmico que al ciclo fótico, En el caso de *S. torquatus* (Fig. 20 A y B), el periodo en condiciones constantes en los primeros días es muy cercano al observado en sincronización 12:12 que y posteriormente el ritmo tiende a ser mayor a 24 h, lo cual indica que la estabilidad del periodo parece ser más sensible al ciclo fótico.

Por otra parte, el periodo del RCAL de *G. gecko* (Fig. 21 A y B) no muestra efecto claro a manera de un postefecto. Se observa una repentina inflexión en el periodo del ritmo, aunado a la falta de datos suficientes.

10. Conclusiones

1. La luz y la temperatura en conjunto actúan como fuertes sincronizadores en las distintas especies estudiadas, de tal forma que las especies de conducta diurna tuvieron brotes de actividad robustos,
2. Cuando el termoperiodo y el fotoperiodo se encuentran con periodos distintos la actividad de los organismos es mayor cuando hay coincidencia de fases de los zeitgebers.
3. En las especies diurnas existe una coordinación relativa con un pulso de temperatura de 1 h, lo que indica que este pulso no es lo suficientemente fuerte como para sincronizar a las especies estudiadas, sin embargo, las especies tropicales son fácilmente afectadas por sutiles cambios térmicos en comparación con las especies templadas.
4. El efecto de la temperatura sobre el periodo del RCAL parece ser mayor en la especie tropical *B. vittatus*, mientras que y la luz parece tener más efecto en especie de zonas templadas *S. torquatus*.
5. La estructura del ritmo de actividad en *G. gekko*, esta bien organizada como crepuscular cuando hay coincidencia de el termoperiodo y fotoperiodo, contrario a la literatura, en condiciones constantes, el ritmo no fue es claro en esta especie.
6. Las relaciones de actividad respecto a la presencia de el termoperiodo y el fotoperiodo, parecen ser distintas en las especies estudiadas, los que posiblemente este correlacionados con el hábitat temporal o climático en el que se encuentran.

11. Bibliografía consultada

- http://images.google.com.mx/imgres?imgurl=http://scienceblogs.com/clock/upload/2006/08/a1%2520Reptile%2520Brain.jpg&imgrefurl=http://scienceblogs.com/clock/2006/08/clock_tutorial_8_circadian_org.php&usq=_YQFQ3EEIViliFuAHe03u96JmGL8=&h=301&w=640&sz=25&hl=es&start=2&um=1&tbnid=GPO5mpQsudCNIM:&tbnh=64&tbnw=137&prev=/images%3Fq%3Dreptile%2Bbrain%26hl%3Des%26um%3D1
- Ángeles Castellanos Manuel, Rodríguez Katia, Salgado Roberto, Escobar Carolina. Cronobiología médica. Fisiología y fisiopatología de los ritmos biológicos. Rev Fac Med UNAM Vol. 50, No. 6, (2007); pp 238
- Bartell P, Miranda-Anaya M, Menaker M. Effects of light, pinealectomy and enucleation on the circadian organization of the green iguana. *Int Congr Chronobiol Abstr.* (1999); 49.
- Capula M. The Macdonald encyclopedia of amphibians and reptiles, ed. Macdonald Orbis, Gran Bretaña. (1990); 116.
- Cruz Félix B, Kozykariaski M, Perotti MG, Pueta M y 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.* (2005); 18(2) pp.15-22
- Daan S y Pittendrigh CS. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. *Journal of Comparative Physiology.* (1976); 106, 253-266.
- DeCoursey PJ. The behavioral ecology and evolution of biological timing systems, en: Chronobiology Biological Timekeeping, Dunlap Jay C, Loros Jennifer J y DeCoursey PJ (editores), *Sinauer Associates, Inc. Publishers, U.S.A.*, (2004); pp.27- 65.
- DeCoursey Patricia J. Functional organization of circadian systems in multicellular animals, en: Chronobiology Biological Timekeeping, Dunlap Jay C, Loros Jennifer J y DeCoursey Patricia J (editores), *Sinauer Associates, Inc. Publishers, U.S.A.*, (2004); pp.146- 178.
- Foà A y Bertolucci C. Temperature cycles induce a bimodal activity pattern in ruin lizards: Masking or clock-controlled event? A seasonal problem, *J. Biological rhythms*, (2001); Vol. 16, N°. 6, pp574-584.
- Foà A. The role of the pineal and the retinae in the expression of circadian locomotor rhythmicity in the ruin lizard, *Podarcis sicula. J Comp Physiol*, (1991);169:201-207.

- Gruart Agnès, Delgado José María, Escobar Carolina, Aguilar Roblero Raúl. Los relojes que gobiernan la vida. Ed. SEP, Fondo de Cultura Económica, México, (2002).
- Hirshcic Jason C. Fundamental Properties of circadian rhythms, en: Chronobiology Biological Timekeeping, Dunlap Jay C, Loros Jennifer J y DeCoursey Patricia J (editores), *Sinauer Associates, Inc. Publishers, U.S.A.*, (2004); pp.67-105
- Innocenti A, Minutini L, Foà A. The pineal and circadian rhythms of temperature selection and locomotion in lizards. *Physiol Behav*, (1993); 53:911- 5.
- Innocenti A, Minutini L, Foà A. Seasonal changes of locomotor activity patterns in ruin lizards *Podarcis sicula*: II. Involvement of the pineal. *Behav Ecol Sociobiol*, (1994);35: 27 - 32.
- Innocenti A, Bertolucci C, Minutini L, Foà A. Seasonal variations of pineal involvement in the circadian organization of ruin lizards *Podarcis sicula*. *J Exp Biol*, (1996);199:1189-1194.
- Janik DS, Menaker M. Circadian locomotor rhythms in the desert iguana: I. The role of the eyes and the pineal. *J Comp Physiol*, (1990);166:803-810.
- Janik DS, Pickard GE, Menaker M. Circadian locomotor rhythms in the desert iguana: II. Effects of electrolytic lesions to the hypothalamus. *J Comp Physiol*, (1990);166:811 - 816.
- Jonson CH, Russell JF, Ken-Ichi H y Krosauer R. Fundamental properties of circadian rhythms, en: Chronobiology, Biological Timekeeping, Dunlap Jay C, Loros Jennifer J y DeCoursey PJ (editores), *Sinauer Associates, Inc. Publishers, U.S.A.*, (2004); pp. 67-105.
- Minutini L, Innocenti A, Bertolucci C, Foà A. Electrolytic lesions to the optic chiasm affect circadian locomotor rhythms in lizard. *NeuroReport*, (1994);5:525 - 527.
- Minutini L, Innocenti A, Bertolucci C, FoaÁ A. Circadian organization in the ruin lizard *Podarcis sicula*: the role of the suprachiasmatic nuclei of hypothalamus. *J Comp Physiol*, (1995);76:281-288.
- Miranda-Anaya M, Corona-Lagunas J y Bartell PA. Seasonal effects of pinealectomy on the locomotor activity rhythm in the lizard *Sceloporus torquatus*, *J Biol Rhythms*, (2007) Vol. 38, N°2, 87-93.
- Miranda-Anaya M, Bartell P, Yamasaki S, Menaker M. Circadian rhythm of ERG in Iguana iguana: role of the pineal. *J Biol Rhythms*, (2000);15:163-171.

- Molina-Borja M. Pineal-gland and circadian locomotor-activity rhythm in the lacertid *Gallotia galloti eisentrauti*, pinealectomy induces arrhythmicity. *Biol Rhythm Res*, (1996);27:1± 11.
- Moore-Ede MC, Sulzman FM y Fuller CA. The clocks that time us: Physiology of the circadian timing system. *ed, Harvard University Press, Londres*, (1982); pp140.
- Pittendrigh Colin S. y Daan Serge. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. *J comp. Physiol*, (1976); 106, 333-355
- Refinetti R y Susalka SJ. Circadian rhythm of temperatura selection in a nocturnal lizard, *Physiology & Behavior*, (1997); Vol. 62, N°2, pp331-336.
- Sanz A. Ciclos reproductivos en reptiles (Género *Anolis*), *Revista Biología*, (2000); Vol.14, N°2, pp98-107.
- Shaw AP, Collazo CR, Easterling K, Young CD, Karwoski CJ. Circadian rhythm in the visual system of the lizard *Anolis carolinensis*. *J Biol Rhythms*, (1993); 8:107-124
- Stafford PJ y Meyer JR. A guide to the reptiles of Belice, *ed. Academia Press, Londres*, (2000); pp106-107.
- Tosini G, Cristiano B y Foà A. The circadian system of reptiles: a multioscillatory and multiphotoreceptive sysmtem, *J. Physiology y Behavior*, (2001); Vol. 72, pp461-471.
- Tosini G, Menaker M. Multioscillatory circadian organization in a vertebrate, *Iguana iguana. J Neurosci*, (1998);18:1105-1114.
- Underwood H. Circadian organization in the lizard *Anolis carolinensis*: a multioscillatory system. *J Comp Physiol*, (1983);152: 265 - 274.
- Underwood H. Circadian organization in lizards: the role of the pineal organ. *Science*, (1977);195:587- 589.
- Underwood H, Menaker M. Extraretinal photoreception in lizard. *Photochem Photobiol*, (1976);24:241-277.
- Underwood H. Circadian organization in the lizard, *Sceloporus occidentalis*: the effects of blinding, pinealectomy and melatonin. *J Comp Physiol*, (1981);141:537-547.
- Uribe-Peña Z, Ramírez-Bautista A y Casas Andrec G. Anfibios y reptiles de las serranías del Distrito Federal, *México. Ed. UNAM*, (1999); 51-54pp.