

Termorregulación en reptiles: mecanismos fisiológicos y neuroendocrinos e implicaciones ecológicas

Termorregulação em répteis: mecanismos fisiológicos e neuroendócrinos e implicações ecológicas

Thermoregulation in reptiles: physiological and neuroendocrine mechanisms and ecological implications

Pricilla de Jesus Matos¹, Alana Silva Marques de Castro², Anne Melissa Fernandes Cordeiro³, Evelyn Oliveira Vieira⁴, Gabriella Bastos de Oliveira⁵, Geovanna Sena de Abreu⁶, Ingrid Julieth Riaño Cabezas⁷, Laura Silva Portela Oliveira⁸, Maria Clara Brito de Assis⁹, Maria Clara Santana Sousa¹⁰, Maria Julia Ferreira de Matos Veiga¹¹, Maria Luiza de Sousa Rodrigues¹², Paulo Ricardo Magalhães Lima¹³, Pedro Victor Trindade Fentanes¹⁴, Thairône Sacramento Barreto¹⁵, Carlos Augusto Lucas Brandão¹⁶

RESUMEN

La termorregulación representa uno de los procesos fisiológicos fundamentales para la supervivencia, distribución y rendimiento biológico de reptiles, un grupo compuesto mayoritariamente por organismos ectodérmicos. Esta revisión bibliográfica pretende describir, en profundidad teórica, los mecanismos conductuales, fisiológicos, morfológicos, neuroendocrinos y de señalización celular implicados en la regulación de la temperatura corporal, además de analizar las implicaciones ecológicas y evolutivas de este proceso. Se utilizó una revisión bibliográfica con base científica, seleccionando trabajos y revisiones primarias publicadas entre 2000 y 2026. Los resultados demuestran que los reptiles no dependen únicamente de la temperatura ambiental; por el contrario, integran respuestas conductuales (exposición al sol, selección de micro hábitat), fisiológicas (ajuste de la circulación sanguínea, tasa metabólica, control respiratorio),

¹ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0003-1304-0087>;

² Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0003-5683-2703>;

³ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0000-4284-4461>;

⁴ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0002-2920-3920>;

⁵ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0001-3240-8217>;

⁶ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0008-2879-286X>;

⁷ Pedagogical and Technological University of Colombia - <https://orcid.org/0009-0006-6702-8405>;

⁸ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0009-8564-019X>;

⁹ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0009-0833-8149>;

¹⁰ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0006-4450-9492>;

¹¹ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0001-2506-0697>;

¹² Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0003-6659-8420>;

¹³ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0005-4501-5016>;

¹⁴ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0007-5311-7308>;

¹⁵ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0009-0006-9894-2734>;

¹⁶ Universidade Estadual de Feira de Santana, BA, Brasil - <https://orcid.org/0000-0003-0204-574X>, mail to: brandao@uefs.br

neuroendocrinas (eje hipotalámico-hipófisis-tiroideo, acción de tiroxina y triyodotironina) y de células musculares (acoplamiento excitación-contracción, homeostasis calcio, respiración mitocondrial) para mantener la temperatura corporal dentro de rangos óptimos, generalmente entre 25 °C y 35 °C. Se destaca el papel de la tiroxina en la modulación de la tasa metabólica basal y la producción de ATP y calor mitocondrial, así como la importancia de la señalización cálcica en las células musculares para el ajuste de la actividad contráctil y la respiración celular en respuesta a las variaciones térmicas. Se concluye que la termorregulación es un fenómeno multidisciplinar y altamente integrado, fuertemente influenciado por el cambio climático, con efectos directos en la fisiología, reproducción y conservación de las especies.

Palabras clave: Reptiles. Ectodérmica. Fisiología comparada. Neuroendocrinología. Señalización celular. Ecología térmica.

RESUMO

A termorregulação representa um dos processos fisiológicos fundamentais para a sobrevivência, distribuição e desempenho biológico dos répteis, um grupo composto majoritariamente por organismos ectotérmicos. Esta revisão bibliográfica visa descrever, com profundidade teórica, os mecanismos comportamentais, fisiológicos, morfológicos, neuroendócrinos e de sinalização celular envolvidos na regulação da temperatura corporal, além de analisar as implicações ecológicas e evolutivas desse processo. Foi realizada uma revisão bibliográfica com base científica, selecionando trabalhos e revisões primárias publicados entre 2000 e 2026. Os resultados demonstram que os répteis não dependem unicamente da temperatura ambiental; pelo contrário, integram respostas comportamentais (exposição ao sol, seleção de micro-habitats), fisiológicas (ajuste da circulação sanguínea, taxa metabólica, controle respiratório), neuroendócrinas (eixo hipotalâmico-hipofisário-tireoidiano, ação da tiroxina e tri-iodotironina) e celulares musculares (acoplamento excitação-contração, homeostase do cálcio, respiração mitocondrial) para manter a temperatura corporal dentro de faixas ideais, geralmente entre 25 °C e 35 °C. Destaca-se o papel da tiroxina na modulação da taxa metabólica basal e na produção de ATP e calor mitocondrial, bem como a importância da sinalização por cálcio nas células musculares para o ajuste da atividade contrátil e da respiração celular em resposta a variações térmicas. Conclui-se que a termorregulação é um fenômeno multidisciplinar e altamente integrado, fortemente influenciado pelas mudanças climáticas, com efeitos diretos na fisiologia, reprodução e conservação das espécies.

Palavras-chave: Répteis. Ectotermia. Fisiologia comparada. Neuroendocrinologia. Sinalização celular. Ecologia térmica.

ABSTRACT

Thermoregulation represents one of the fundamental physiological processes for the survival, distribution, and biological performance of reptiles, a group mostly composed of ectothermic organisms. This narrative review aims to describe, with theoretical depth, the behavioral, physiological, morphological, neuroendocrine, and cell signaling mechanisms involved in body temperature regulation, as well as to analyze the ecological and evolutionary implications of this process. A literature survey was carried out in scientific databases, selecting primary studies and reviews published between 2000 and 2026. Results demonstrate that reptiles are not merely dependent on environmental temperature; on the contrary, they integrate behavioral (basking, microhabitat selection), physiological (blood flow adjustment, metabolic rate, respiratory control), neuroendocrine (hypothalamic-pituitary-thyroid axis, thyroxine and triiodothyronine action), and muscle cell signaling (excitation-contraction coupling, calcium homeostasis, mitochondrial

respiration) responses to maintain body temperature within optimal ranges, usually between 25 °C and 35 °C. The role of thyroxine in modulating basal metabolic rate and mitochondrial ATP and heat production is highlighted, as well as the importance of calcium signaling in muscle cells for adjusting contractile activity and cellular respiration in response to thermal variations. It is concluded that thermoregulation is a multidisciplinary and highly integrated phenomenon, strongly influenced by climate change, with direct impacts on physiology, reproduction, and species conservation.

Keywords: Reptiles. Ectothermy. Body temperature. Comparative physiology. Neuroendocrinology. Cell signaling. Thermal ecology.

1 INTRODUCCIÓN

La temperatura corporal es uno de los factores que más influyen en los procesos vitales en todos los organismos vivos, afectando desde la actividad enzimática y la estabilidad de las membranas celulares hasta el rendimiento locomotor, la digestión, el crecimiento y la reproducción (TAYLOR et al., 2021; HILL; WYSE; ANDERSON, 2012). A diferencia de las aves y mamíferos, que mantienen una temperatura corporal relativamente constante mediante la producción endógena de calor (endotérmica), los reptiles son predominantemente ectodérmicos, es decir, obtienen la mayor parte de su calor corporal de fuentes externas al cuerpo, como la radiación solar directa, el calor irradiado por superficies y la conducción térmica por contacto con sustratos calentados (PIANKA; VITT, 2003; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

Durante gran parte del siglo XX, se consideró que los reptiles eran organismos "poiquiloterms" incapaces de controlar activamente su temperatura corporal, simplemente siguiendo las fluctuaciones del entorno. Sin embargo, estudios han demostrado que estos animales ejercen un control preciso sobre el equilibrio térmico, combinando estrategias conductuales, ajustes fisiológicos y adaptaciones morfológicas para mantener la temperatura corporal dentro de rangos compatibles con el máximo rendimiento de las funciones biológicas (HUEY; SLOAT, 1990; SEEBACHER; FRANKLIN, 2005).

La comprensión de los mecanismos termorreguladores en reptiles trasciende el interés puramente fisiológico, asumiendo una importancia central para la biología comparada, la ecología evolutiva y la conservación de especies. En el contexto actual del calentamiento global y el cambio climático acelerado, la disponibilidad de recursos térmicos en entornos naturales se está modificando a una velocidad sin precedentes, ejerciendo presión sobre la capacidad de respuesta de los organismos ectodérmicos y poniendo en riesgo numerosas poblaciones y especies (SINERVO et al., 2010; KEARNEY; SHINE; PORTER, 2009).

Además de los mecanismos conductuales y fisiológicos tradicionalmente descritos, la investigación ha revelado la importancia de los sistemas de control a niveles jerárquicos más profundos, incluyendo la regulación neuroendocrina mediada por el eje hipotalámico-hipófisis-tiroideo, la acción de las hormonas tiroideas, especialmente tiroxina (T4) y triyodotironina (T3), sobre la tasa metabólica y la termogénesis, y los mecanismos de transducción y señalización celular en las células musculares que modulan la dinámica de los canales iónicos, la homeostasis citosólica del calcio, la respiración mitocondrial y el desacoplamiento bioenergético en respuesta a variaciones térmicas agudas y crónicas (LITTLE; SEEBACHER, 2014; LITTLE, 2021; BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000).

En este contexto, el presente trabajo pretende describir y analizar, en profundidad teórica, los principales mecanismos de termorregulación en reptiles, integrando desde las estrategias conductuales observables a nivel de organismo hasta los procesos celulares y moleculares que subyacen al control térmico. Específicamente, buscamos: (i) caracterizar los mecanismos conductuales, fisiológicos y morfológicos de la regulación térmica; (ii) analizar el control neuroendocrino de la termorregulación, con énfasis en el eje HHT

y la acción de la tiroxina; (iii) describir en detalle las vías de señalización celular en células musculares relacionadas con el control de la respiración y la producción de calor; y (iv) discutir las implicaciones ecológicas y evolutivas de la termorregulación frente al cambio climático global.

2 MARCO TEÓRICO

2.1 Conceptos fundamentales de la termorregulación

La termorregulación consiste en el conjunto de procesos biológicos y biofísicos mediante los cuales los organismos mantienen su temperatura corporal dentro de límites funcionales compatibles con la homeostasis celular y el rendimiento ecológico (HILL; WYSE; ANDERSON, 2012). Tradicionalmente, los animales se categorizan según el origen de la principal fuente de calor térmico en ectodermos y endodermos, además de la condición de heteroterma, en la que ocurren patrones temporales o regionales de variación térmica en el mismo organismo.

Los ectodermos dependen principalmente del flujo térmico ambiental resultante del equilibrio radiactivo, conductor y conectivo, mostrando tasas metabólicas basales sustancialmente más bajas en comparación con los de endodermos de tamaño equivalente (HILL; WYSE; ANDERSON, 2012; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011). Por otro lado, los endodermos mantienen temperaturas corporales altas y constantes a costa de una alta tasa metabólica intrínseca y aislamiento tisular. Los heterotermos, a su vez, se mueven entre estados termorreguladores según las demandas estacionales, circadianas o espaciales.

Es importante enfatizar que la condición de ectodérmica no es sinónimo de pasividad ante el gradiente ambiental; el término arcaico "poiquiloterma" resulta insuficiente para describir la gran mayoría de reptiles contemporáneos, ya que varias familias mantienen su temperatura corporal central notablemente estable durante las horas de actividad diurna (HUEY, 1982; TAYLOR et al., 2021).

El balance térmico biofísico de un reptil en el microambiente puede expresarse analíticamente así:

$$T_b = T_a + \frac{H_m \pm R \pm C - E}{K}$$

Donde T_b es la temperatura corporal central, T_a representa la temperatura ambiente de funcionamiento, H_m es la tasa de calor generada por vías metabólicas, R comprende el flujo neto de radiación solar directa e infrarroja de onda larga, C congrega las tasas conductoras con el sustrato y la conecta con la capa límite de aire circulante, E simboliza la pérdida latente de calor por evaporación cutánea y respiratoria, y K refleja la conductancia térmica global del tejido del organismo. Esta formulación muestra cómo pequeñas modulaciones conductuales y vasculares alteran sustancialmente términos específicos de la ecuación, modulando la inercia térmica corporal en tiempo real (BARTLETT; GATES, 1967; PORTER; GATES, 1969).

2.2 Mecanismos conductuales de la regulación térmica

Las estrategias conductuales son la vía principal y más energéticamente económica de regulación térmica de reptiles, con un costo bioenergético sustancialmente menor en comparación con la termogénesis metabólica obligatoria observada en la endotérmica (TAYLOR et al., 2021; HUEY et al., 2009). Mediante la movilidad

orientada en el espacio tridimensional, el organismo selecciona activamente zonas con condiciones microclimáticas, óptimas dentro del mosaico térmico del hábitat.

La heliometría conductual o *asoleamiento* se manifiesta mediante la exposición intencionada a la radiación solar directa. Durante las primeras horas de la mañana, los individuos colocan el eje longitudinal dorsal estrictamente perpendicular a la incidencia de los rayos solares para maximizar la absorción fotónica; cuando alcanzan el umbral superior voluntario, abandonan los lugares expuestos y buscan refugio en grietas rocosas, doseles o madrigueras subterráneas (HUEY; SLOAT, 1990; PIANKA; VITT, 2003).

La selección refinada de micro hábitats actúa en sinergia con el *basking*. Los reptiles de bosques tropicales y formaciones de sabana exploran perfiles verticales en troncos de árboles, horizontes de hojarasca y grietas estructurales, mientras que los taxones semi-acuáticos alternan permanencia en márgenes soleados y extractos estratificados de la columna de agua con diferentes temperaturas de funcionamiento (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005).

Los ajustes posturales alteran decisivamente la conductancia y el área superficial expuesta. Comportamientos como *el Stiling*, en los que el reptil levanta el tronco y la cola sobre extremidades completamente extendidas, minimizan la ganancia conductora de sustratos sobrecalentados y maximizan el enfriamiento conectivo del aire circundante (TAYLOR et al., 2021; HUEY et al., 2009). Lo contrario ocurre durante las fases frías, cuando el individuo aplanar la región tóraco - abdominal contra superficies líticas conductoras de calor.

El desplazamiento del péndulo, llamado *shuttling*, se caracteriza por la alternancia frecuente entre zonas soleadas y sombreadas. Esta oscilación cinética continua estabilizando la temperatura interna en márgenes de fluctuación estricta, a menudo por debajo de 2 °C, incluso frente a amplitudes térmicas exógenas superiores a 15 °C en entornos abiertos (HUEY et al., 2009).

2.3 Mecanismos fisiológicos y ajustes sistémicos

Cuando la flexibilidad conductual se ve restringida por presiones ecológicas, riesgos de depredación o escasez de refugios térmicos, entran en juego ajustes autónomos y circulatorios refinados que modulan las tasas de transferencia de calor entre el núcleo corporal y la periferia (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005; BARTLETT; GATES, 1967).

La regulación vasomotor periférico permite el fenómeno de histéresis térmica: los reptiles se calientan más rápido de lo que se enfrían. Durante la fase de ganancia térmica, se observa una vasodilatación significativa de los lechos capilares cutáneos, combinada con un aumento del gasto cardíaco debido a la taquicardia y una reducción del shunt intracardiaco intracavitario de derecha a izquierda reducido, acelerando el transporte del calor caliente en la piel hacia los tejidos profundos; durante el enfriamiento, se produce una vasoconstricción periférica intensa acompañada de bradicardia, que retiene el calor en el compartimento central (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005; GRIGG et al., 1979). Vea la representación en la Figura 1.

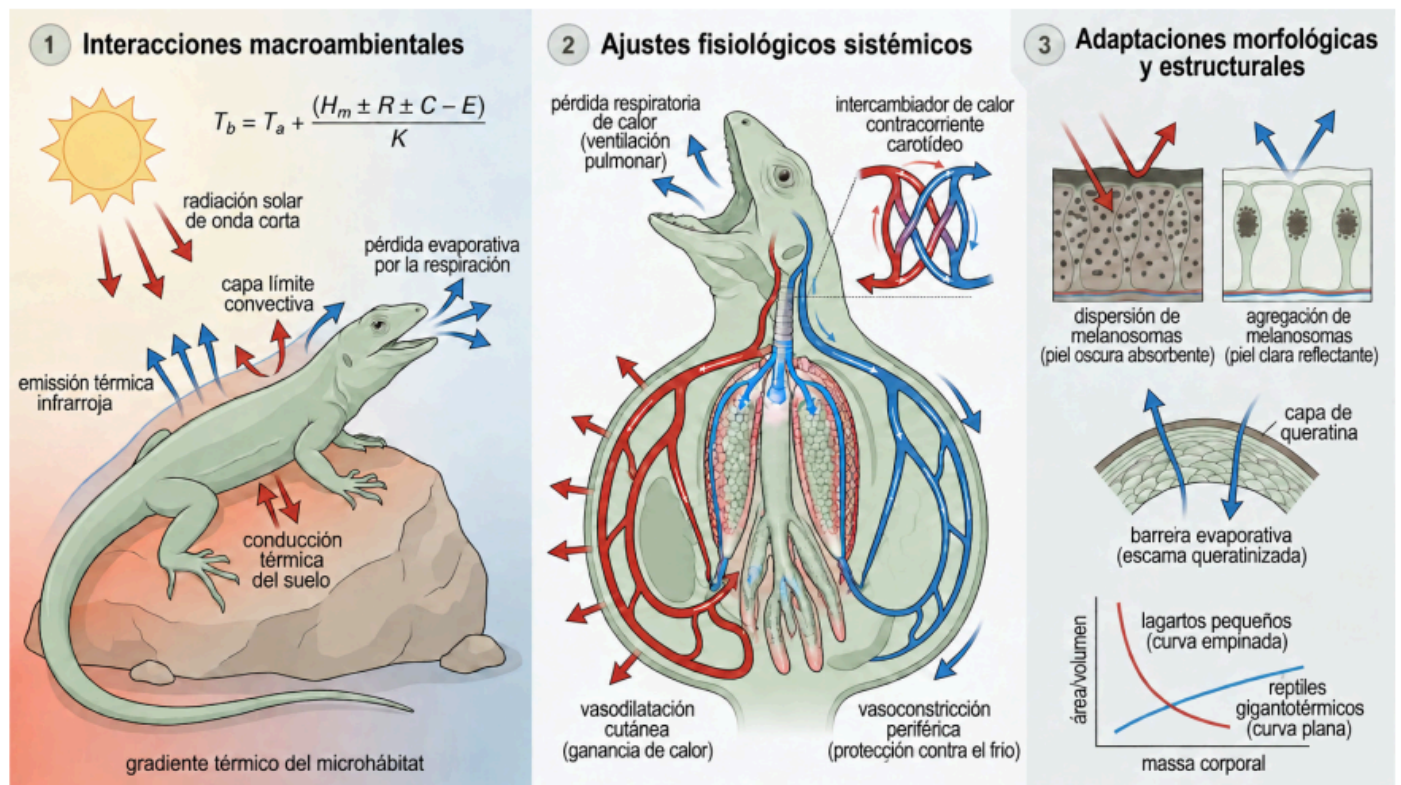


Figura 1. Desempeño de las actividades fisiológicas para la regulación térmica de reptiles

La tasa metabólica de los tejidos sigue la cinética termodinámica intrínseca descrita por el coeficiente térmico Q_{10} , generalmente entre 2,0 y 3,0 para la mayoría de los procesos biológicos en reptiles. En especímenes corporales grandes, como cocodrilos y tortugas marinas, la baja relación superficie-volumen da lugar al fenómeno de la gigantotermia, reteniendo el calor generado metabólicamente y amortiguando las súbitas variaciones circadianas térmicas (SEEBACHER; FRANKLIN, 2011; SPOTILA et al., 1991).

El sistema respiratorio actúa directamente en la disipación de sobrecargas de calor mediante enfriamiento evaporativo mediante jadeos (*panting*) y de una abertura de la cavidad bucal (*gaping*). Estas respuestas ventilatorias promueven una rápida pérdida latente de calor en las mucosas humedecidas bucofaríngeas, aunque establecen un compromiso fisiológico estricto con la osmorregulación y el equilibrio hídrico del animal (TAYLOR et al., 2021; TATTERSALL et al., 2006). Consultar la Figura 1.

Disposiciones anatómicas especializadas funcionan como intercambiadores vasculares contracorrientes. Redes vasculares admirables (*retia mirabilia*) y plexos artero venosos dispuestos en los arcos carotídeos y el cráneo aíslan térmicamente el cerebro y los órganos sensoriales, manteniendo el sistema nervioso central en niveles térmicos más bajos y protegido de picos hipertermosensibles fatales durante episodios de calentamiento corporal generalizado (SHINE, 2005; SPOTILA et al., 1991). Vea la representación en la Figura 2.

Mecanismos Cardiovasculares y de la Modulación de la Termogénesis en Reptiles

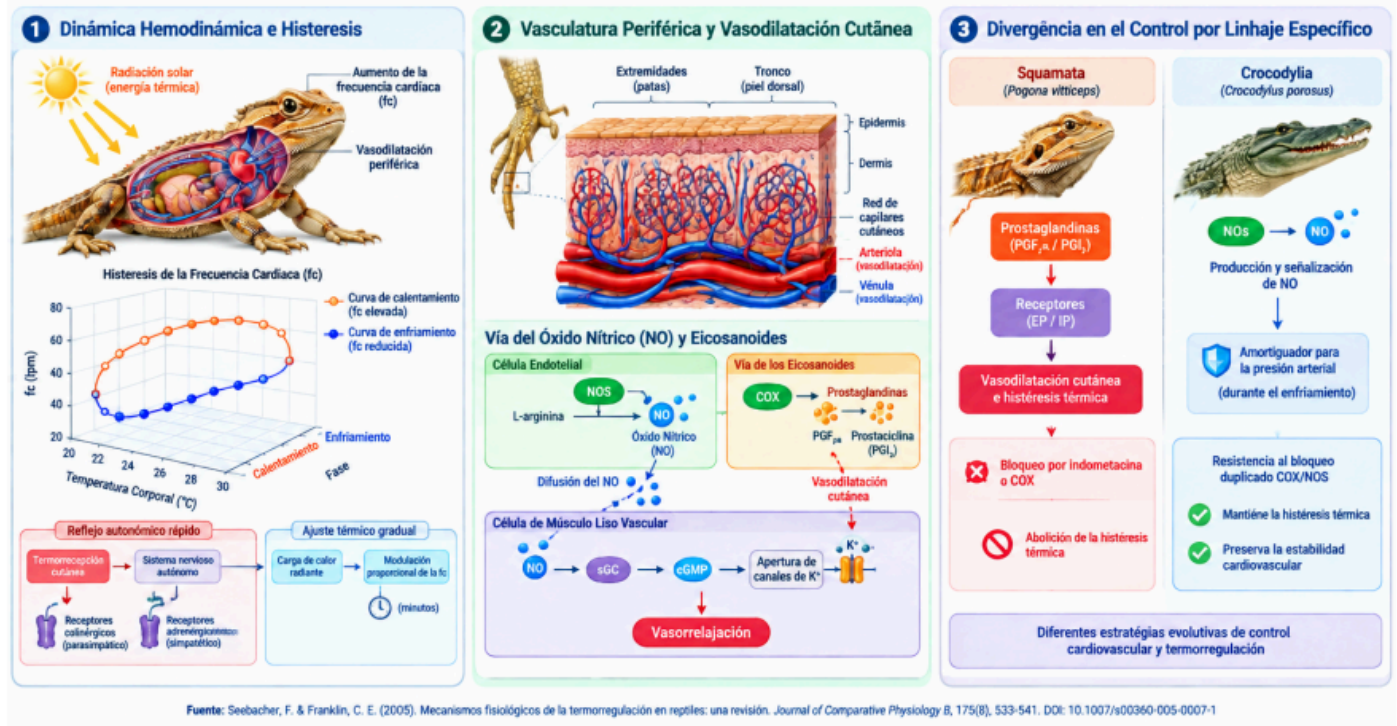


Figura 2. Mecanismos integrados de termorregulación en reptiles, mostrando la interacción entre estrategias conductuales, fisiológicas y morfológicas. Fuente: Preparado por el autor, basado en Seebacher y Franklin (2005).

2.4 Control neuroendocrino: eje hipotalámico-hipófisis-tiroideo

El eje hipotalámico-hipófisis-tiroidea (HHT) constituye la columna vertebral de la señalización neuroendocrina que gobierna las respuestas plásticas de la aclimatación estacional en ectodermos de vertebrados (LITTLE; SEEBACHER, 2014; LITTLE, 2021). Este eje traduce estímulos térmicos ambientales en señales químicas circulantes con acción sistémica duradera.

La percepción térmica comienza con la activación de neuronas termo sensibles, distribuidas en la periferia tegumentaria y en el área pre óptica y el hipotálamo anterior (POAH). Los canales transitorios de los receptores potenciales (canales TRP) integrados en estas neuronas codifican los umbrales de activación y alimentan los circuitos de integración hipotalámica, modulando el *punto de ajuste* térmico interno (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005; CABANAC, 2006).

Al exponerse al frío crónico, los núcleos hipotalámicos sintetizan y liberan la hormona liberadora de tirotropina (TRH) en el sistema puerta hipofisario. Cuando alcanza los tirotróficos en la adenohipófisis, la TRH estimula la síntesis y secreción de la hormona estimulante de la tiroides (TSH), que transita por la circulación sistémica hasta la glándula tiroides de los reptiles, desencadenando la captación de yoduro, la yodación de tiro globulina y la posterior secreción de tiroxina (T_4) y triyodotironina (T_3) (LITTLE; SEEBACHER, 2014; HULBERT, 2000). Las hormonas tiroideas circulan unidas a portadores plasmáticos específicos y transpone el sarcolema y las membranas plasmáticas mediante transportadores transmembrana específicos, como el transportador mono carboxílico 8 (MCT8) y 10 (MCT10). En el medio intracelular, las deiodinasas de la familia de la yodotironina-deiodinasa (D1 y D2) convierte metabólicamente la prohormona T_4 en el efector nuclear T_3 , mientras que la deiodasa tipo 3 (D3) inactiva T_4 en metabolitos inversos de T_3 (rT_3) y diodos (T_2), regulando la biodisponibilidad tisular de la hormona biológicamente activa (HULBERT, 2000; LITTLE, 2021). En la Figura 3 tenemos una representación de este fenómeno.

Los circuitos de retroalimentación negativa finamente calibrados completan el bucle neuroendocrino: las concentraciones elevadas de T3 intracelular en el hipotálamo y la glándula pituitaria inhiben transcripcionalmente la expresión de los genes precursores de TRH y TSH, protegiendo el sistema contra sobrecargas funcionales y ajustando la tasa metabólica en reposo a las oscilaciones térmicas predominantes (LITTLE; SEEBACHER, 2014).

2.5 Papel de la tiroxina y la triyodotironina en la termorregulación

La tiroxina y la triyodotironina desempeñan un papel central en la plasticidad metabólica térmica de reptiles, regulando la transcripción génica de elementos bioenergéticos estructurales y enzimas oxidativas en respuesta a la historia térmica de la aclimatación estacional (HULBERT, 2000; LITTLE; SEEBACHER, 2014).

En el compartimento nuclear, T3 se asocia con receptores específicos de hormona tiroidea ($TR\alpha$ y $TR\beta$), que actúan preferentemente en forma de heterodímeros con el receptor retinoide X (RXR). Estos complejos heterodímeros reconocen y se anclan en los elementos de respuesta hormonal tiroidea (ERT) presentes en las regiones promotoras de los genes objetivo, orquestando un programa de transcripciones orientado a la amplificación de la capacidad energética celular:

1. Estimulación directa de la transcripción de las subunidades alfa y beta de la bomba Na^+/K^+ -AT Pasa en la membrana plasmática, amplificando el consumo celular de ATP y promoviendo el calor residual termo génico.
2. Aumento sustancial en la expresión de enzimas de cadena respiratoria y fosforilación oxidativa, incluyendo citocromo c oxidasa (Complejo IV), ATP sintasa y subunidades mitocondriales del Complejo I.
3. *Regulación al alza* de la transcripción activada por proliferadores de peroxisoma del receptor alfa ($PGC-1\alpha$), estimulando la biogénesis mitocondrial y remodelación morfológica de las crestas internas.
4. Estimulación de la transcripción de proteínas desacopladoras de la membrana mitocondrial interna (UCPs homólogas), que promueven la fuga selectiva de protones y el calor sin síntesis de fosforil acoplado.

Como el rendimiento termodinámico global de la fosforilación oxidativa bajo condiciones fisiológicas es de alrededor del 40%, el 60% restante de la variación de energía libre de Gibbs se disipa inevitablemente en la matriz celular en forma de calor de entalpia, elevando la temperatura de tejidos altamente activos metabólicamente (HILL; WYSE; ANDERSON, 2012; LITTLE; SEEBACHER, 2014).

Además, experimentos clásicos demuestran que la administración exógena de tiroxina es capaz de redefinir el punto de ajuste hipotalámico, impulsando a los animales a seleccionar rangos de temperatura corporal más altos, mientras que las intervenciones farmacológicas con agentes anti tiroideos deprimen las curvas de rendimiento biológico y la capacidad de termo tolerancia (LITTLE, 2021; SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008). Las Figuras 3 y 4 se complementan para representar los fenómenos mencionados.

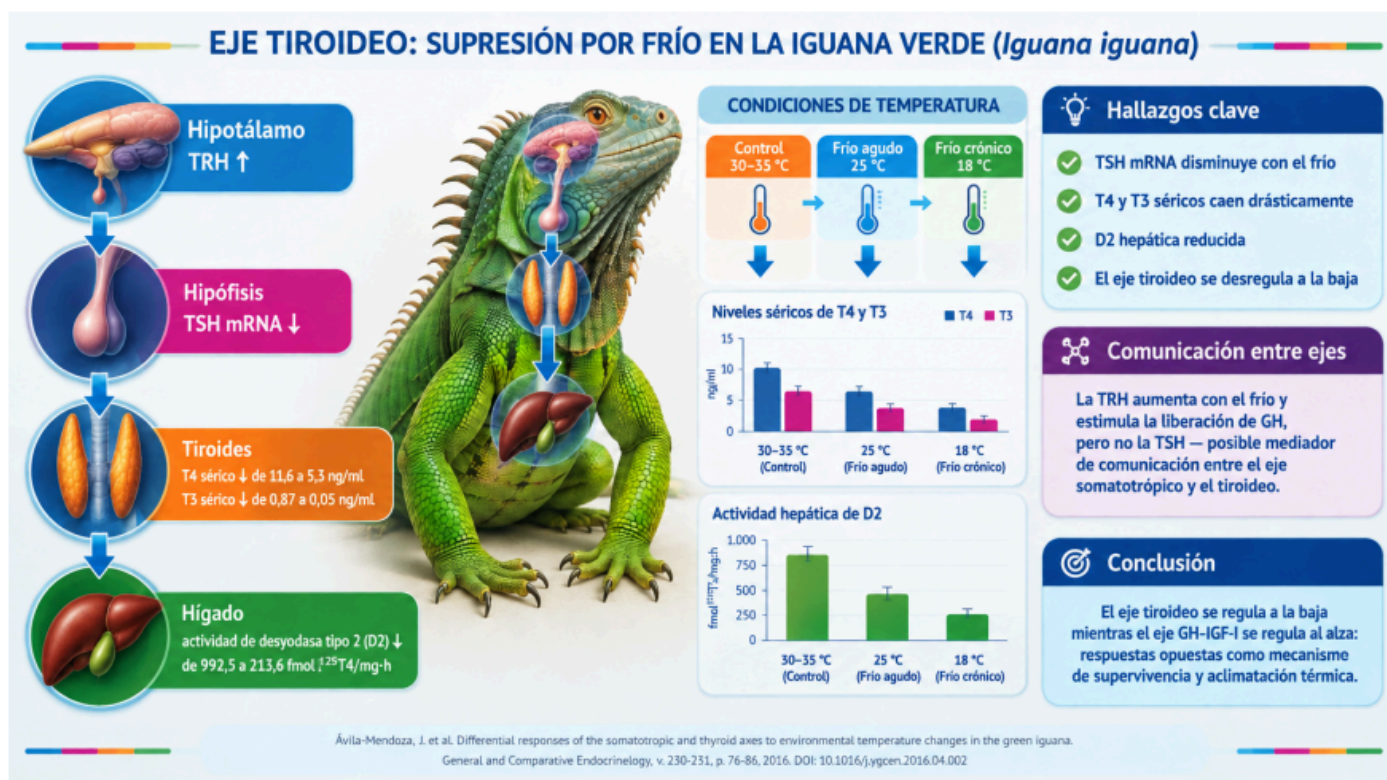


Figura 3. Esquema del eje neuroendocrino hipotalámico-hipófisis-tiroideo (HHT) y sus acciones periféricas en la termorregulación reptiliana, Parte 1. Fuente: Preparado por los autores con base en ÁVILA-MENDOZA et al (2016).

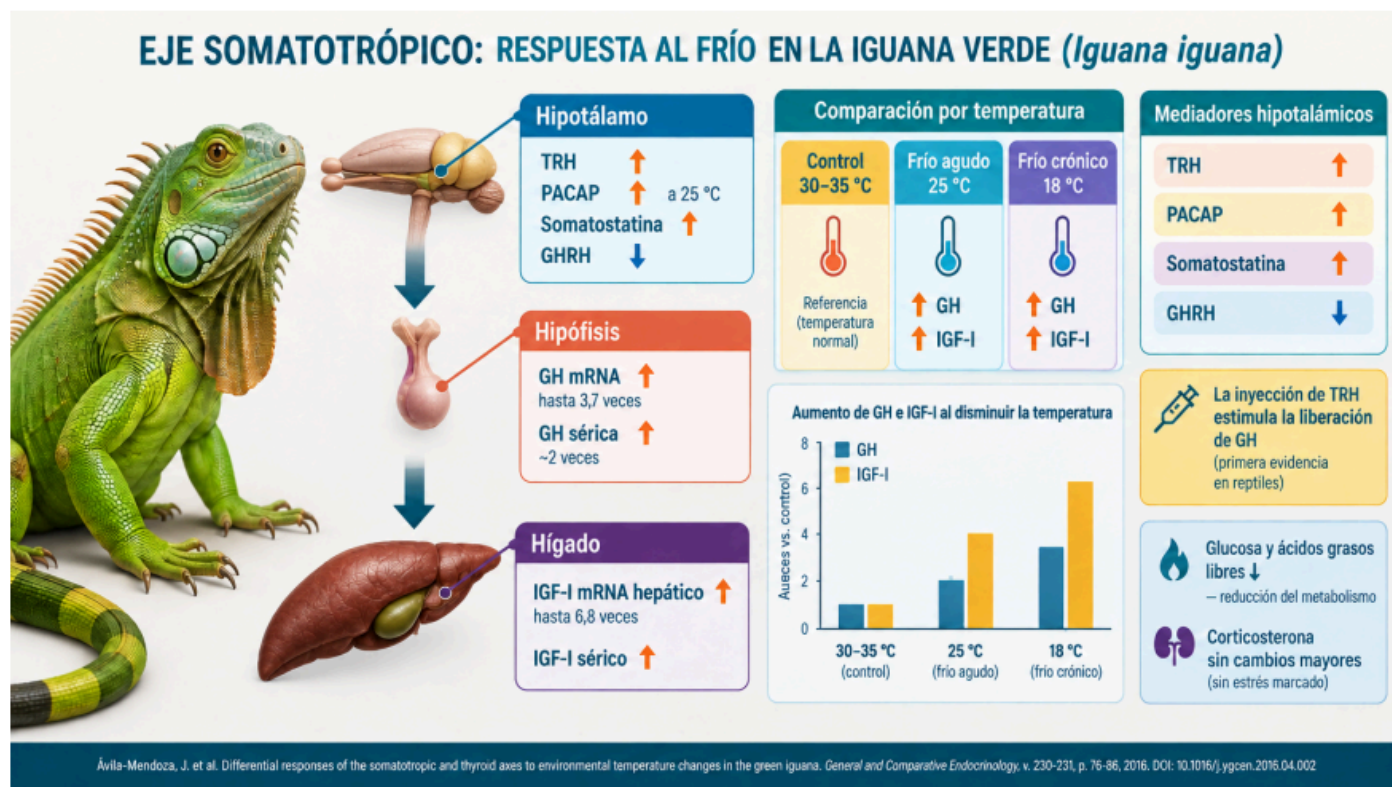


Figura 4. Esquema del eje neuroendocrino hipotalámico-hipófisis-tiroideo (HHT) y sus acciones periféricas en la termorregulación reptiliana, Parte 2. Fuente: Preparado por los autores con base en ÁVILA-MENDOZA et al (2016).

El tejido muscular esquelético constituye la mayor porción volumétrica de la masa corporal en lagartos y actúa como una matriz termo génica periférica más dinámica. A nivel sub celular, esta vía integra canales transmembrana termo sensibles, acoplamiento excitación-contracción (AEC), cinética de translocación iónica Ca^{2+} y control respiratorio mitocondrial (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

La transducción térmica primaria en el sarcolema se basa en la densidad de canales polimodales TRP. Isoformas como TRPV1 a TRPV4 responden al estrés térmico calentándose, mientras que TRPM8 y TRPA1 se abren bajo rangos térmicos bajos. La activación de estos canales iónicos promueve afluentes controlados de Na^+ y Ca^{2+} , alterando el potencial de reposo del sarcolema y sensibilizando miocitos a estímulos sinápticos neuromusculares (LITTLE; SEEBACHER, 2014; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

Durante la despolarización generada por la placa motora, el potencial de acción se propaga profundamente dentro del miocito a través de la red de túbulos transversos (túbulos T). Este cambio de voltaje se siente directamente por el receptor de dihidropiridina (DHPR, correspondiente al canal de calcio dependiente de voltaje $\text{CaV}1.1$), que experimenta un cambio conformacional y abre, mediante interacción alostérica directa, los canales liberadores de calcio (receptores de rianodina tipo 1, RyR1) anclados en la membrana del retículo sarcoplásmico (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000; JOHNSTON; TEMPLE, 2002).

La masiva apertura de los canales RyR1 drena el reservorio luminal de Ca^{2+} , donde el ion fue almacenado y amortiguado por la proteína calsequestrina. Esta descarga eleva bruscamente la concentración citosólica de Ca^{2+} libre basal de ≈ 100 nM a picos transitorios en el rango de 1 a 10 μM . Los iones Ca^{2+} difunden y se unen a los sitios de alta afinidad de la troponina C (TnC), generando una alteración estereoquímica que desplaza la tropomiosina al surco de la hélice F-actina, exponiendo los sitios de anclaje de miosina (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000).

Las cabezas globulares de miosina interactúan en los sitios libres, hidrolizan ATP y liberan fosfato inorgánico (P_i), desencadenando el *golpe de potencia* que tira de los microfilamentos de actina y acorta los sarcómeros. La velocidad máxima de este ciclo catalítico contráctil (miosina-ATPasa V_{max}) depende fuertemente de la temperatura, por lo que los ambientes fríos imponen una reducción notable del acortamiento muscular y restricciones marcadas en el rendimiento de escape o caza (JOHNSTON; TEMPLE, 2002; HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

El proceso de relajación requiere la rápida eliminación del sarcoplásmico Ca^{2+} , mediado predominantemente por la bomba de calcio del retículo sarcoplasmático (SERCA1), con menor contribución del intercambiador $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ (NCX) y la bomba de membrana PMCA. SERCA1 está íntimamente modulada por el micro péptido sarcolipina (SLN). Bajo la aclimatación a bajas temperaturas, la interacción entre sarcolipina y SERCA1 desacopla parcialmente el transporte físico de Ca^{2+} de la hidrólisis de ATP, promoviendo ciclos de consumo de nucleótidos "infructuosos" donde la energía libre se libera directamente en forma de calor — un mecanismo central para la *termogénesis sin temblor* en tejidos reptilianos (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000; SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008).

De forma simultánea con los eventos miofibrilares, porciones de calcio citosólico elevado entran en la matriz mitocondrial a través de canales aniónicos dependientes de voltaje (VDAC) en la membrana mitocondrial externa y por el complejo uniportador de calcio mitocondrial (MCU) en la membrana interna, esta última regulada por las subunidades accesorias MICU1, MICU2 y EMRE. Dentro de la matriz mitocondrial, Ca^{2+} se une alostéricamente y activa tres deshidrogenasas centrales del ciclo del ácido tricarboxílico: fosfatasa de piruvato deshidrogenasa, isocitrato deshidrogenasa dependiente de NAD^+ y alfa-cetoglutarato deshidrogenasa (SEEBACHER; FRANKLIN, 2011; BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000).

Esta activación catalítica acelera drásticamente la reducción de las coenzimas redox, aumentando la tasa de producción intramitocondrial de NADH y FADH₂. Estos donadores alimentan la cadena de transporte de electrones, intensificando la extrusión transmembrana de protones (H⁺) en el espacio intermembrana y generando un fuerte potencial de membrana mitocondrial ($\Delta\Psi_m$). El reflujo quimiosmótico de estos protones impulsa tanto la síntesis de ATP a través de las subunidades Fo y F1 de la ATP sintasa como la fuga endotérmica regulada por isoformas basales de proteínas desacopladoras (UCPs) identificadas en reptiles, generando porciones significativas de calor metabólico (SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

Las vías de transducción adicionales operan en el control a largo plazo: la elevación de Ca²⁺ activa el complejo calcio-calmodulina, estimulando la quinasa dependiente de calcio-calmodulina II (CaMKII), que fosforila tanto RyR1 como SERCA1, modulando la amplitud del ciclo del calcio. Simultáneamente, el estrés energético induce un aumento en la relación AMP/ATP al activar la proteína quinasa activada por AMP (AMPK), que fosforila PGC-1 α y dirige la biogénesis mitocondrial y los cambios en la composición lipídica de las bicapas (adaptación a la membrana homeoviscosa) para preservar la funcionalidad celular a diferentes temperaturas de funcionamiento (JOHNSTON; TEMPLE, 2002; LITTLE, 2021; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011). Las Figuras 4 y 5 describen las actividades de la señalización molecular de la transducción térmica en los reptiles.

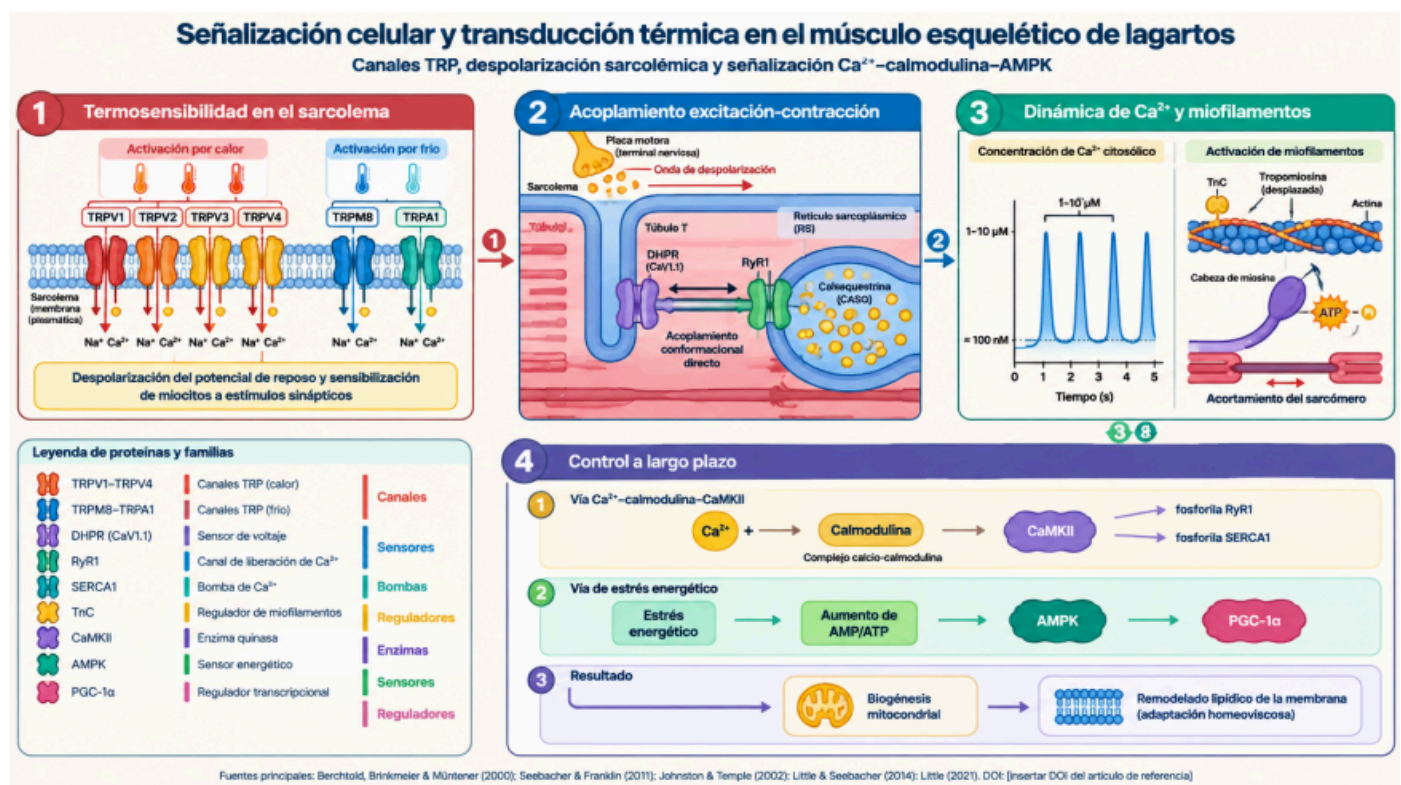


Figura 4. Vía de señalización celular en fibras musculares esqueléticas, destacando el acoplamiento excitación-contracción y la regulación de la respiración mitocondrial por el calcio. Parte 1. Fuente: Preparado por los autores con base en Berchtold et al (2000), Seebacher y Franklin (2005) Johnston y Temple, Little y Seebacher (2014), Little (2021).

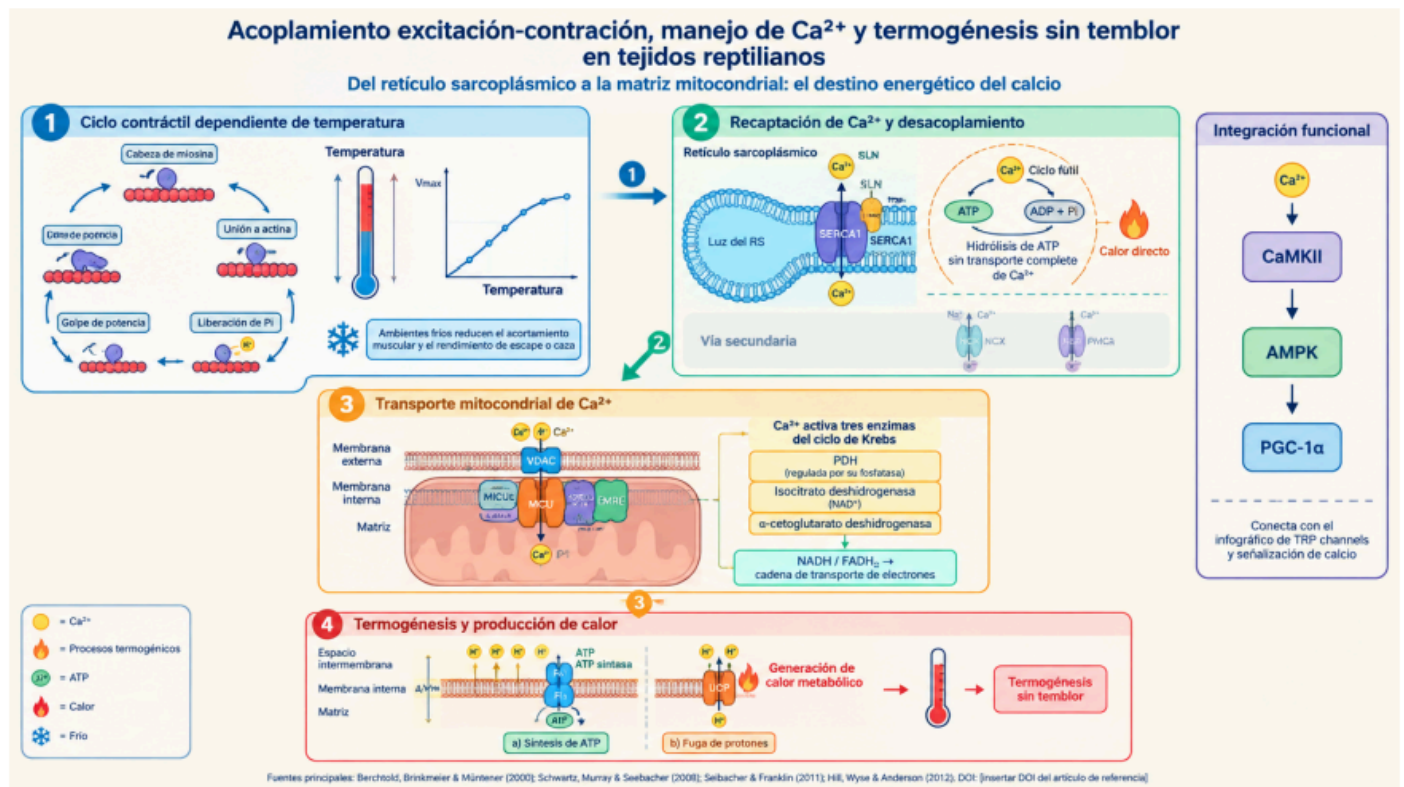


Figura 5. Vía de señalización celular en fibras musculares esqueléticas, destacando el acoplamiento excitación-contracción y la regulación de la respiración mitocondrial por el calcio. Parte 2. Fuente: Preparado por los autores con base en Berchtold et al (2000), Schwartz et al (2008), Seebacher y Franklin (2011) y Hill et al. (2012).

2.7 Aspectos morfológicos y adaptaciones estructurales

Las características morfológicas y anatómicas delimitan el espectro biofísico dentro del cual operan las estrategias fisiológicas y conductuales, imponiendo restricciones u ofreciendo ventajas termorreguladoras notables frente a las condiciones ambientales (PIANKA; VITT, 2003; HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

La relación entre la superficie y el volumen corporal condiciona las tasas cinéticas de transferencia térmica. Los lagartos pequeños tienen una alta relación superficie/volumen combinada con una alta conductancia térmica, lo que permite un calentamiento corporal casi instantáneo al sol, pero impone una rápida pérdida de calor en microhábitats sombreados; por el contrario, los animales voluminosos presentan una inercia térmica tisular significativa, lo que ralentiza las tasas de enfriamiento nocturno (SPOTILA et al., 1991; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

La dermis y la epidermis de los reptiles contienen capas especializadas de cromatóforos, iridocitos y melanóforos profundos. Mediante la dispersión o agregación intracelular de gránulos de melanina bajo mando hormonal (MSH) y autonómico, muchos taxones alteran la reflectancia del tegumento: la dispersión oscurece la superficie y maximiza el coeficiente de absorción de la radiación solar durante las primeras horas de la mañana, mientras que la agregación perinuclear aclara la piel, reflejando el exceso de radiación al mediodía y evitando el sobrecalentamiento letal (PIANKA; VITT, 2003; STUART-FOX; MOUSSALLI, 2009). Esta actividad está esquematizada en la Figura 6.

Además, la barrera corneal beta-queratina en las escamas epidérmicas actúa como un envoltorio hidrofóbico estanca. Esta estructura preserva la integridad del agua corporal en matorral xerófilo, minimizando las pérdidas cutáneas de agua y restringiendo la disipación latente de calor únicamente a la vía ventilatoria controlada (HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

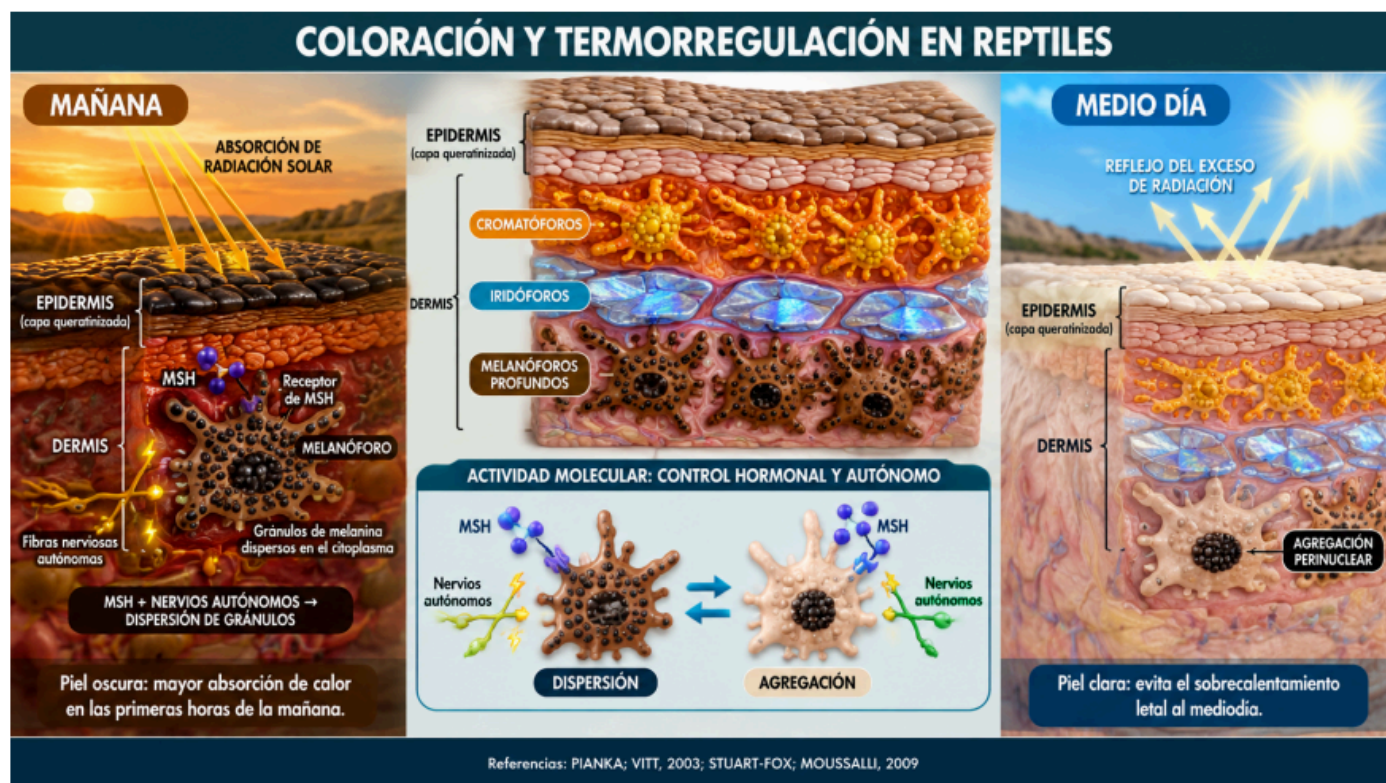


Figura 6. Vía de señalización celular en fibras musculares esqueléticas, destacando el acoplamiento excitación-contracción y la regulación de la respiración mitocondrial por el calcio. Parte 2. Fuente: Preparado por los autores con base en Pianka y Vitt (200, Stuart-Fox y Moussalli (2009).

2.8 Rangos térmicos preferidos y límites de tolerancia

El perfil de respuesta biológica de los reptiles al gradiente ambiental se expresa cuantitativamente mediante *Curvas de Rendimiento Térmico* (TPCs). En el ápice funcional de estas curvas se encuentra el rango de temperatura preferido u óptimo, comúnmente entre 25 °C y 35 °C para la mayoría de las esquamatas y quelonias continentales (HUEY, 1982; HILL; WYSE; ANDERSON, 2012).

Los extremos de las curvas de rendimiento están delimitados por los límites térmicos críticos. La Temperatura Mínima Crítica (Min Tft) representa el umbral térmico inferior en el que el reptil pierde control neuromuscular y capacidad de escape, situándose comúnmente entre 0 °C y 10 °C en especies de climas subtropicales y tropicales de tierras altas. La Temperatura Máxima Crítica (Tmax) define el punto de colapso locomotor superior y parálisis muscular reversible asociado al choque térmico, estableciendo rutinariamente en el rango entre 40 °C y 45 °C en entornos desérticos y abiertos.

La amplitud teórica entre TCmax y TCmin expresa la amplitud térmica tolerada por el organismo. Las especies euritermas de latitudes altas lidian con gradientes estacionales extensos y desarrollan una marcada plasticidad fenotípica; por otro lado, las especies estenotermas de bosques tropicales de tierras bajas viven en ambientes térmicos amortiguados y operan peligrosamente cerca de sus límites fisiológicos de tolerancia térmica (SINERVO et al., 2010; KEARNEY; SHINE; PORTER, 2009).

3 METODOLOGÍA

El presente estudio se configura como una revisión científica narrativa de la literatura especializada, un procedimiento metodológico orientado al análisis exhaustivo, crítico y contextualizado del estado del arte sobre un tema biomédico o zoológico dado (ROTHER, 2007).

El estudio de referencias bibliográficas se realizó mediante consultas sistemáticas a las bases de datos indexadas PubMed/MEDLINE, ScienceDirect, Web of Science, Scopus, SciELO y Google Scholar. Los descriptores adoptados en las ecuaciones de búsqueda incluían términos en portugués e inglés: "Termorregulação em répteis / Reptile thermoregulation", "Ectotermia e ecologia térmica / Ectothermy and thermal ecology", "Eixo hipotálamo-hipófise-tireoide / Hypothalamic-pituitary-thyroid axis", "Sinalização celular muscular e cálcio / Muscle cell signaling and calcium", "Respiração mitocondrial e UCP / Mitochondrial respiration and uncoupling proteins" e "Mudanças climáticas e limites térmicos / Climate change and critical thermal limits".

El principal criterio de inclusión fueron las publicaciones revisadas por pares entre 2000 y 2026, con prioridad en la fisiología comparativa de reptiles, modelos mecanicistas biofísicos y ensayos moleculares de regulación térmica tisular. Se incorporaron artículos teóricos y clásicos de valor histórico anteriores al año 2000 para salvaguardar la base biofísica y taxonómica primaria. Se excluyeron estrictamente las actas de congresos sin revisión formal por parte de un comité editorial, resúmenes simples, monografías de estudiantes de grado no publicadas e informes puramente anecdóticos.

El uso de inteligencia artificial (IA) se realizó conforme a la Ordenanza CNPq 2664/2026 del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación/Consejo Nacional para el Desarrollo Científico y Tecnológico de la República Federativa de Brasil.

4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Control conductual como estrategia principal

El análisis de los datos recopilados confirma categóricamente la primacía de la respuesta conductual en la regulación térmica diaria de reptiles (HUEY et al., 2009; TAYLOR et al., 2021). La capacidad de transitar entre gradientes radiativos permite a los organismos ectotérmicos ahorrar cantidades considerables de ATP, reservando la biomasa obtenida en la búsqueda de alimento para el crecimiento y la reproducción corporal.

Los registros de telemetría en estado natural revelan que, durante ventanas diurnas activas, los lagartos pequeños y medianos mantienen variaciones *de tuberculosis* contenidas en bandas estrictas por debajo de 3°C mediante el mecanismo continuo de traslado del péndulo, a pesar de que la temperatura del aire circundante oscila en gradientes severos superiores a 15 °C (HUEY et al., 2009; PIANKA; VITT, 2003).

Cabe señalar, sin embargo, que la eficiencia de esta estrategia primaria depende estrictamente de la heterogeneidad estructural del microhábitat. En paisajes antropizados, degradados o fragmentados, la pérdida del dosel forestal y la destrucción de troncos caídos y grietas rocosas eliminan los mosaicos térmicos del refugio, obligando a los animales a permanecer más allá del punto térmicamente seguro o a buscar madrigueras subterráneas durante períodos excesivamente prolongados (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005; KEARNEY; SHINE; PORTER, 2009).

4.2 Respuestas fisiológicas complementarias e integración sistémica

La evidencia experimental atestigua que las respuestas fisiológicas y hemodinámicas actúan en estricta complementariedad a los comportamientos conductuales, permitiendo amplificar o restringir las pérdidas de calor corporal según la demanda circunstancial (SEEBACHER; FRANKLIN, 2005; GRIGG et al., 1979).

El control vasomotor y la modulación de la frecuencia cardíaca generan una asimetría térmica ventajosa (histéresis en el ciclo de enfriamiento cálido). En cocodrilos de gran masa y quelonios marinos, los mecanismos de retención circulatoria y gigantotermia promueven gradientes térmicos entre el duramen central y la piel que alcanzan niveles de hasta 10 °C en aguas frías, manteniendo los órganos nobles perfectamente perfundidos y operativos durante inmersiones prolongadas (SPOTILA et al., 1991).

Sin embargo, respuestas fisiológicas evaporativas extremas, como la respiración jadeante y la apertura constante de los grifos expuestos al viento, generan graves compromisos sistémicos en la osmorregulación y el equilibrio electrolítico (TATTERSALL et al., 2006; TAYLOR et al., 2021). Bajo un estrés hiper dérmico persistente en ambientes semiáridos, el agua gastada para el enfriamiento cefálico induce estrés osmótico y deshidratación celular, limitando la viabilidad de estas vías homeostáticas a largo plazo.

4.3 Modulación neuroendocrina y acción de las hormonas tiroideas

El eje neuroendocrino HHT actúa como el principal coordinador de la plasticidad térmica a medio y largo plazo en reptiles sujetos a ciclos estacionales marcados (LITTLE; SEEBACHER, 2014; CABANAC, 2006). La detección continua del enfriamiento en neuronas termosensibles del hipotálamo anterior desencadena la señalización mediante TRH-TSH que reconfigura la fisiología metabólica vasocelular.

La acción combinada de las enzimas desyodinasas D1 y D2 garantiza un suministro intracelular óptimo de triiodotironina en los tejidos musculares y hepáticos, activando los receptores nucleares TR α y TR β . El aumento resultante en la expresión de isoformas de Na⁺/K⁺-ATPasa y enzimas mitocondriales mediante PGC-1 α garantiza que los animales aclimatados a temperaturas invernales o bajas mantengan tasas metabólicas operativas viables para mantener la motilidad básica (HULBERT, 2000; LITTLE, 2021).

Experimentos controlados de manipulación endocrina demuestran que la ingesta suplementaria exógena de tiroxina es capaz de elevar la temperatura corporal seleccionada en gradientes térmicos de laboratorio; por el contrario, los animales sometidos a la inhibición tiroidea por propiltiouracilo (PTU) o perclorato deprimen significativamente la respiración mitocondrial basal y muestran letargo conductual persistente a temperaturas que serían ideales para ejemplares intactos (SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008; LITTLE; SEEBACHER, 2014).

4.4 Señalización calciosa y respiración mitocondrial en el tejido muscular

La literatura contemporánea atribuye a la dinámica del ion Ca²⁺ en las fibras esqueléticas de los lagartos la clave para el acoplamiento entre la mecánica contráctil y la regulación térmica mitocondrial celular (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000; JOHNSTON; TEMPLE, 2002). La entrada eléctrica mediada por el sensor de voltaje CaV1.1 en los túbulos T se transfiere mecánicamente a los receptores de rianodina RyR1, desencadenando la cascada citoplasmática de calcio.

Durante la fase de relajación muscular, el trabajo realizado por la bomba de calcio SERCA1 interactúa molecularmente con el péptido sarcoplipino. Esta conformación alostérica se desvía del uso de ATP: en lugar de la estequiometría clásica de transporte con dos iones Ca²⁺ bombeados por molécula hidrolizada, una gran fracción de la energía fosforílica se disipa inmediatamente en forma de calor, constituyendo un sistema termogénico eficiente sin temblar en reptiles en reposo (BERCHTOLD; BRINKMEIER; MÜNTENER, 2000; SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008).

Paralelamente, la movilización del calcio libre sarcoplásmico y su translocación al interior mitocondrial a través de los poros del MCU aceleran el ciclo de Krebs mediante deshidrogenasas dependientes de calcio. La intensa formación de equivalentes reductores maximiza el flujo a través de la cadena respiratoria; en presencia de proteínas de desacoplamiento activadas (UCPs), el gradiente H^+ se disipa en calor entalpático antes de su paso obligatorio a través de la ATP sintasa (SCHWARTZ; MURRAY; SEEBACHER, 2008; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

La retroalimentación mediante quinasas CaMKII y AMPK protege la fibra frente a fallos bioenergéticos, señalando la necesidad continua de síntesis proteica, reestructuración de la densidad mitocondrial y remodelación fosfolípida de las membranas para mantener una permeabilidad y fluidez óptimas frente a enfriamiento o sobrecalentamiento (JOHNSTON; TEMPLE, 2002; SEEBACHER; FRANKLIN, 2011).

4.5 Variación interespecífica y adaptaciones ambientales

La irradiación evolutiva de reptiles a través de los biomas terrestres más distintos se refleja en notables diversificaciones en la fisiología térmica entre diferentes clados. Linajes que colonizaron ambientes hiperáridos, como los representantes de Iguanidae y Agamidae, muestran adaptaciones que les permiten realizar carreras a alta velocidad a temperaturas corporales superiores a 40 °C, mostrando enzimas musculares termorresistentes (HUEY, 1982; PIANKA; VITT, 2003).

En cambio, los lagartos adaptados a grandes altitudes en los Andes o las montañas del sur, como especies del género *Liolaemus*, exhiben máxima coordinación neuromuscular y búsqueda activa de alimento bajo temperaturas corporales tan bajas como 15 °C a 20 °C. Sus tejidos expresan isoformas enzimáticas contráctiles y miosinas con mayor flexibilidad conformacional a bajas energías térmicas cinéticas (HUEY, 1982; JOHNSTON; TEMPLE, 2002).

La historia de vida y el modo reproductivo también guían la termorregulación. Las hembras de especies vivíparas demuestran un estricto refinamiento en la búsqueda térmica durante el periodo gestacional, manteniendo sus temperaturas internas dentro de ventanas sustancialmente más estrechas que los machos de la misma población, asegurando un desarrollo embrionario armonioso y previniendo malformaciones congénitas en la descendencia (SHINE, 2005).

4.6 Impactos del cambio climático en la ecología térmica

El rápido cambio climático global plantea graves desafíos para los medios de vida de los reptiles en todo el planeta. El continuo aumento de las temperaturas medias globales y la mayor frecuencia de olas de calor extremas comprimen críticamente las ventanas diarias disponibles para la recolección de alimento y la actividad reproductiva segura al aire libre (SINERVO et al., 2010; KEARNEY; SHINE; PORTER, 2009).

Cuando las temperaturas ambientales superan la tolerancia térmica máxima voluntaria de los individuos durante horas, los animales se ven obligados a permanecer aislados en refugios o madrigueras sombreadas, lo que provoca un equilibrio energético crónico deficiente y una drástica caída en las tasas reproductivas. En especies que presentan determinación sexual dependiente de la temperatura (TSD), como las tortugas de río y los cocodrilos, las desviaciones térmicas en los sitios de anidación han distorsionado gravemente la proporción de sexos poblacionales, generando crías unisexuales con colapsos demográficos inminentes (VALENZUELA; LANCE, 2004; JANZEN, 1994).

Aunque la plasticidad fenotípica celular —que implica la regulación del eje HHT, la remodelación mitocondrial y la expresión de proteínas de choque térmico (HSPs)— otorga a los individuos cierta resiliencia, la velocidad vertiginosa de los cambios antropogénicos supera ampliamente la tasa evolutiva

observada en la mayoría de las líneas de linajes especializados de reptiles (SEEBACHER; WHITE; FRANKLIN, 2015; LITTLE; SEEBACHER, 2014).

5 CONSIDERACIONES FINALES

La termorregulación en reptiles es un sistema biológico integrado y altamente sofisticado, que desmitifica la visión histórica y reduccionista de que estos animales son organismos puramente pasivos en relación con las variables de su entorno. El equilibrio térmico corporal resulta de la orquestación precisa entre conductas espaciales activas, ajustes vasomotores autonómicos hemodinámicos, señalización sistémica de hormonas neuroendocrinas y cascadas de transducción celular y bioenergética finamente coordinadas.

Las respuestas conductuales, especialmente la selección dirigida de microhábitats térmicos, la orientación a la radiación solar y el *desplazamiento* entre las manchas solares y la sombra, siguen siendo la vía principal de conservación y disipación térmica del organismo. Esta economía conductual permite a los reptiles mantener altos niveles de actividad con un consumo metabólico de energía muchas veces menor que el requerido por vertebrados endotérmicos equivalentes.

En el ámbito fisiológico a medio y largo plazo, el eje hipotálamo-hipófisis-tiroideo desempeña un papel insustituible en la plasticidad y la aclimatación estacional. La modulación de los niveles y la actividad de las hormonas tiroxina y triiodotironina permite la reconfiguración continua de las tasas de fosforilación oxidativa, la expresión de transportadores iónicos como Na^+/K^+ -ATPasa y el punto de ajuste hipotalámico, demostrando que la ectotermia implica ajustes metabólicos intrínsecos dinámicos y continuos.

A escala subcelular, la señalización de calcio en el tejido muscular esquelético trasciende su función principal como desencadenante mecánico del complejo contráctil actina-miosina. El Ca^{2+} actúa directamente como regulador bioenergético activando enzimas clave de la matriz mitocondrial, alimentando la cadena de transporte de electrones y participando activamente en la disipación de energía libre y la generación de calor mediante la interacción entre la bomba SERCA1 y la proteína desacopladora de sarcolipina, configurando un sofisticado mecanismo termogénico libre de temblores a nivel tisular.

Por último, ante las amenazas sin precedentes que supone el calentamiento antropogénico global y la fragmentación forestal, es urgente que futuras investigaciones profundicen en el conocimiento de los límites epigenéticos y la capacidad plástica de la señalización mitocondrial en reptiles tropicales. Comprender los límites celulares y neuroendocrinos de la tolerancia térmica en estos animales proporcionará un apoyo científico indispensable para el diseño de planes eficaces de gestión, conservación y preservación de la rica diversidad herpetológica global.

6 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ÁVILA-MENDOZA, José; CARRANZA, Martha; VILLALOBOS, Patricia; OLVERA, Aurora; OROZCO, Aurea; LUNA, Maricela; ARÁMBURO, Carlos. Differential responses of the somatotropic and thyroid axes to environmental temperature changes in the green iguana. **General and Comparative Endocrinology**, [S. l.]: Elsevier, v. 230-231, p. 76-86, 2016. DOI: 10.1016/j.ygcen.2016.04.002.

BARTLETT, P. N.; GATES, D. M. The energy budget of a lizard on a tree trunk. **Ecology**, v. 48, n. 2, p. 315-322, 1967. DOI: <https://doi.org/10.2307/1933120>.

- BERCHTOLD, M. W.; BRINKMEIER, H.; MÜNTENER, M. Calcium ion in skeletal muscle: its crucial role for muscle function, plasticity, and disease. **Physiological Reviews**, v. 80, n. 3, p. 1215-1265, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1152/physrev.2000.80.3.1215>.
- CABANAC, M. The origin of fever and the evolution of endothermy. **Acta Biologica Hungarica**, v. 57, n. 1-4, p. 193-202, 2006.
- DROST, H. et al. Mitochondrial calcium signalling and thermogenesis. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 22, n. 12, p. 6289, 2021.
- GRIGG, G. C. et al. Regulation of heat exchange in the Australian freshwater crocodile, *Crocodylus johnstoni*. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 131, n. 4, p. 315-323, 1979.
- HILL, R. W.; WYSE, G. A.; ANDERSON, M. **Fisiologia animal**. 2. ed. Porto Alegre: Artmed, 2012. ISBN 8536326832.
- HUEY, R. B. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: GANS, C.; POUGH, F. H. (org.). **Biology of the Reptilia**. New York: Academic Press, 1982. v. 12, p. 25-91. ISBN: 0-12-274612-0
- HUEY, R. B. Physiological consequences of habitat selection. **The American Naturalist**, v. 137, n. S1, p. S91-S115, 1991. DOI: <https://doi.org/10.1086/285141>.
- HUEY, R. B. et al. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1664, p. 1939-1948, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>.
- HULBERT, A. J. Thyroid hormones and their effects: a new perspective. **Biological Reviews**, v. 75, n. 4, p. 519-631, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1017/S146479310000556X>.
- JANZEN, F. J. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 91, n. 16, p. 7487-7490, 1994. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.91.16.7487>.
- JIN, Y. et al. Thyroid hormones in reptiles: synthesis, transport, metabolism, and physiological functions. **General and Comparative Endocrinology**, v. 305, p. 113732, 2021.
- JOHNSTON, I. A.; TEMPLE, G. K. Thermal plasticity of skeletal muscle phenotype in ectothermic vertebrates and its significance for locomotory behaviour. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, n. 15, p. 2305-2322, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1242/jeb.205.15.2305>.
- KEARNEY, M.; SHINE, R.; PORTER, W. P. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 10, p. 3835-3840, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>.
- LITTLE, A. G.; SEEBACHER, F. Endocrine mechanisms of thermal acclimation: the hypothalamic-pituitary-thyroid axis in a reptile. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1385-1394, 2014.
- PALADINO, F. V.; O'CONNOR, M. P.; SPOTILA, J. R. Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs. **Nature**, v. 344, n. 6269, p. 858-860, 1990. DOI: <https://doi.org/10.1038/344858a0>.
- PIANKA, E. R.; VITT, L. J. **Lizards: windows to the evolution of diversity**. Berkeley: University of California Press, 2003.
- PORTER, W. P.; GATES, D. M. Thermodynamic equilibria of animals with environment. **Ecological Monographs**, v. 39, n. 3, p. 227-244, 1969. DOI: <https://doi.org/10.2307/1948545>.

- ROTHER, E. T. Revisão sistemática X revisão narrativa. **Acta Paulista de Enfermagem**, v. 20, n. 2, p. v-vi, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0103-21002007000200001>.
- SEEBACHER, F.; FRANKLIN, C. E. Physiological mechanisms of thermoregulation in reptiles: a review. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 175, n. 8, p. 533-541, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00360-005-0007-1>.
- SEEBACHER, F.; FRANKLIN, C. E. Physiology of ectothermy: evolution and adaptation. **Comprehensive Physiology**, v. 1, n. 4, p. 1579-1604, 2011.
- SEEBACHER, F. et al. Uncoupling protein and thyroid hormones: mechanisms for metabolic acclimation in a reptile? **American Journal of Physiology: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, v. 291, n. 4, p. R1097-R1104, 2006.
- SEEBACHER, F. et al. How do lizards regulate body temperature? Mechanisms and patterns. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 185, n. 1, p. 37-48, 2015.
- SHINE, R. Life-history evolution in reptiles. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 23-46, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152631>.
- SINERVO, B. et al. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. **Science**, v. 328, n. 5980, p. 894-899, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1184695>.
- STUART-FOX, D.; MOUSSALLI, A. Camouflage, communication and thermoregulation: lessons from colour changing organisms. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n. 1516, p. 463-470, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0254>.
- SCHWARTZ, T. S.; MURRAY, S.; SEEBACHER, F. Novel reptilian uncoupling proteins: molecular evolution and gene expression during cold acclimation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 979-985, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1761>.
- TAYLOR, E. N. et al. The thermal ecology and physiology of reptiles and amphibians: A user's guide. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology**, v. 335, n. 1, p. 13-44, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1002/jez.2396>.
- TATTERSALL, G. J. et al. Respiratory cooling and thermoregulatory coupling in reptiles. **Respiratory Physiology & Neurobiology**, v. 154, n. 1-2, p. 302-318, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.resp.2006.02.011>.
- VALENZUELA, N.; LANCE, V. A. (org.). **Temperature-dependent sex determination in vertebrates**. Washington: Smithsonian Books, 2004.