

荒漠沙蜥产卵地选择行为的地理变异

马司颀, 徐康宁, 施晗曦, 李树然*

温州大学生命与环境科学学院, 浙江 温州

收稿日期: 2025年5月30日; 录用日期: 2025年7月1日; 发布日期: 2025年8月25日

摘 要

本研究以阴山南北不同种群的荒漠沙蜥(*Phrynocephalus przewalskii*)为研究对象, 探究荒漠沙蜥产卵地选择行为的地理差异。通过在野外定位两个地理种群荒漠沙蜥母体的产卵位置, 比较各地理种群巢穴上方植被盖度、巢穴深度、巢穴内温度、土壤湿度等环境特征的差异, 结合对胚胎发育和后代特征的影响, 分析不同气候条件对产卵地选择行为的影响。结果显示, 两种群蜥母体均选择植被盖度较低的位置产卵, 但北部种群母体所选巢址的植被盖度、巢穴深度和巢穴温度均小于南部种群; 南部种群巢穴孵出幼体有较长的头体长和尾长, 但两种群母体产卵地行为的差异对胚胎发育存活及孵出后代的体重没有显著影响。本研究结果表明, 不同地理种群荒漠沙蜥母体产卵地选择行为差异较小, 均能为其后代胚胎发育提供适宜的环境条件。

关键词

爬行动物, 产卵地选择行为, 地理变异

The Geographical Variation of Nest-Site Choice Behavior in the Toad-Headed Agama (*Phrynocephalus przewalskii*)

Siqi Ma, Kangning Xu, Hanxi Shi, Shuran Li*

College of Life and Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou Zhejiang

Received: May 30th, 2025; accepted: Jul. 1st, 2025; published: Aug. 25th, 2025

Abstract

Two geographically separate populations of toad-headed agama (*Phrynocephalus przewalskii*) were used to examine the geographical variation in maternal nest-site choice behaviors. We identified the

*通讯作者。

文章引用: 马司颀, 徐康宁, 施晗曦, 李树然. 荒漠沙蜥产卵地选择行为的地理变异[J]. 世界生态学, 2025, 14(3): 269-275. DOI: 10.12677/ije.2025.143032

nest site from two geographic populations of lizards and compared the variations in environmental factors like vegetation cover, nest depth, nest temperature, and soil humidity. Considering the influence on embryonic development and offspring characteristics, we analyzed the impact of different climatic conditions on the nest-site choice behaviors. According to our research, the nest sites chosen by the females of the northern population had lower levels of plant cover, nest depth, and nest temperature than those of the southern population. Notably, these behavioral differences showed no statistically significant impact on embryonic survival rates or the phenotypes of the offspring. However, southern population neonates displayed longer head-body length and tail length. These results demonstrate that maternal nest-site choice behaviors in *P. przewalskii* exhibit limited geographical variations among distinct populations, suggesting that this behavioral consistency may serve to ensure the provision of optimal environmental conditions for embryonic development.

Keywords

Reptile, Nest-Site Choice Behavior, Geographical Variation

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

对于广域分布的生物,不同的地理种群往往面临的环境压力不同,进而在表型,如形态、生理、行为等特征上,形成一定程度的差异即地理变异[1]-[3]。对大多数动物而言,面对环境变化,其行为的改变往往迅速而且有效,是其首要的响应策略,能够缓解环境对于动物带来的选择压力,进而缓冲环境变化导致的生理、生活史等方面的负面效应[4] [5]。

对于卵生动物,胚胎在母体体外发育,直接暴露于外部环境,而母体产卵地选择行为决定了其胚胎发育环境,不仅能够塑造胚胎发育轨迹,甚至还能显著影响个体胚后生活史阶段的适合度,因此,母体产卵地选择行为对于卵生动物种群的延续至关重要[6] [7]。不仅如此,已有理论模型指出,面对气候变暖,卵生动物母体能否通过改变产卵地选择行为,改善其胚胎发育环境,进而抵消其后代受气候变暖导致的适合度下降,将决定该物种缓冲气候变暖威胁的程度[8] [9]。通过比较不同种群产卵地选择行为的地理变异,结合各种群气候特征,分析不同气候条件对产卵地选择行为的影响,是探究产卵地选择行为能否响应温度变化的重要手段[8] [10] [11]。

荒漠沙蜥(*Phrynocephalus przewalskii*)是我国特有的一种小型卵生蜥蜴,广泛分布于甘肃、宁夏和内蒙古的干旱、半干旱地区[12]。分子证据表明,阴山南北两侧荒漠沙蜥虽然存在一定的遗传分化,仍属于同一支系[13]。阴山山脉作为重要的地理屏障,其南北两侧在较小的纬度变化上出现明显的温度差异[14]。本研究以阴山南北不同种群荒漠沙蜥为研究对象,调查自然情况下不同地理种群荒漠沙蜥母体的产卵地选择行为,通过比较各地理种群巢穴上方植被盖度、巢穴深度、巢穴温度以及巢穴内土壤湿度等环境特征的差异,揭示荒漠沙蜥产卵地选择行为的地理变异。

2. 研究方法

2.1. 产卵地选择

2022年5月~7月,分别在内蒙古阴山南部的十二连城乡(40°12'N, 111°07'E)和阴山北部的四子王旗地区(41°50'N, 111°35'E)野外捕捉荒漠沙蜥怀卵中后期的母体,用记号笔在各母体背部编号后将其放回捕

捉点。每隔 1 小时搜寻并观察怀卵母体的位置及情况(产卵后的母体腹部会变小伴有明显褶皱);根据文献及前期经验,搜寻野外沙蜥洞穴,根据新增洞穴及洞口的地面沙子痕迹定位母体产卵位置[15]。

找到产卵巢穴后,使用相机拍摄巢址地表 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 范围内植被样方照片,计算各样方的植被盖度[16];小心挖开巢穴结构,测量巢穴腔体距地表的深度(精确到 0.1 cm);然后设置小型温度记录仪 iButton (型号 DS1921; Maxim Integrated Products, Ltd., USA; 精度 $\pm 0.5^\circ\text{C}$)每小时记录一次温度,将其置于腔体内卵的旁边以记录整个孵化期的巢穴温度。最后在巢穴相邻区域采集土壤样品(约 20 g)并装入密封自封袋内,将采集的土样带回基地实验室后需立即对其进行湿重称量(精确至 0.01 g)。实验结束后将所有土壤样品带回学校,使用烘箱对土样进行烘干处理,烘箱温度设置为 105°C ,持续烘干 24 小时后对土壤样本进行干重称量。土壤湿度采用如下公式计算:

$$\text{土壤湿度} = (\text{湿重} - \text{干重}) / \text{湿重} \times 100\%$$

2.2. 产卵地选择对胚胎发育和后代特征的影响

记录每个母体的产卵日期,将巢穴挖开后,小心取出腔体内的卵,记录每窝卵的数量并称量卵重($\pm 0.01 \text{ g}$),然后将卵放回原位孵化。巢穴洞道结构选用长度接近的塑料管来构建,管道一端膨大模拟巢穴腔体,另一端连接至地面巢穴洞口,用棉花堵住塑料管地面端的管口防止沙子堵住巢穴洞道,确保巢穴内的氧气含量。最后用沙子回填复原巢穴[15]。

待卵临近孵化期时,将其从巢穴中转移至基地实验室内进行人工孵化。挖出时若发现干瘪坏掉的卵则将其孵化状态记为 0,即孵化失败。将野外采集的干燥沙土与水按 4% 的湿度标准混合,将混合后的湿土装入容积为 200 mL 的一次性塑料杯内形成约 5 cm 厚的沙床。卵半埋入湿土内,塑料杯口用保鲜膜密封处理以减少水分散失。每一枚卵单独置于一个塑料杯内,杯子置于小型爬行动物孵化箱(型号 PT2499; Exo-Terra, Canada)中,孵化温度设置为 26°C [15]。之后每三天向杯子中补充一定量的水分,维持沙子湿度在 4% 左右。

每天早、中、晚各检查一次孵化箱内卵的孵化情况,发现有幼体孵出后将塑料杯从孵化箱取出,记录幼体孵出日期,待初生幼体卵黄彻底吸收后测量幼体头体长($\pm 0.01 \text{ mm}$)、尾长($\pm 0.01 \text{ mm}$)和体重($\pm 0.01 \text{ g}$)等形态特征。本研究共追踪阴山南、北两个种群母体各 18 只,阴山北部种群母体,收集到南部种群荒漠沙蜥产卵巢穴 13 窝,共入孵 34 枚卵,孵出幼体 29 只;北部种群荒漠沙蜥产卵巢穴 13 窝,共入孵 36 枚卵,孵出幼体 33 只。

2.3. 统计分析

读取小型温度记录仪 iButton 中各巢穴的温度数据,先计算每日温度的平均值,再对其求平均值、最大值、最小值和波动范围。植被盖度和土壤湿度等这类百分比数据先进行反平方根正弦转换后再利用混合模型方差分析比较南北两个种群母体产卵地选择的环境特征。

采用广义线性混合模型分析不同地理种群胚胎孵化成功率的差异,种群为固定因子,窝号为随机因子,数据采用二项分布。利用混合模型方差分析评估不同地理种群孵化期和初生幼体形态的差异,其中幼体形态分析时以卵重为协变量,窝号为随机因子。

以上数据均使用 IBM SPSS Statistics 26 进行统计分析,描述性统计值用平均值 $\pm$ 标准误(means $\pm$ SE)表示,显著性水平设置为 $\alpha = 0.05$ 。

3. 研究结果

3.1. 产卵地选择行为

统计结果表明,不同地理种群母体的巢穴环境存在显著差异。阴山南部种群荒漠沙蜥母体构建的巢

穴比北部种群的更深,巢穴上方植被盖度更大(表 1)。两个地理种群母体构建的巢穴内土壤湿度没有差异(表 1)。尽管南北种群巢穴内平均每日温度的最大值无显著差异,但南部种群巢穴内平均每日温度的平均值、最小值均大于北部种群,巢穴内平均每日温度波动范围则是北部种群的更大(表 1)。

Table 1. Comparison of environmental conditions at nest sites in *Phrynocephalus przewalskii* from the southern and northern populations

表 1. 南部和北部种群荒漠沙蜥巢址环境因子比较

环境因子	南部种群	北部种群	统计结果
巢穴深度(cm)	14.4 ± 0.5	10.5 ± 0.6	$F_{3,85} = 7.532, P < 0.001$
植被盖度(%)	11.2 ± 1.8	2.7 ± 2.2	$F_{3,85} = 5.579, P = 0.002$
土壤湿度(%)	2.0 ± 0.5	4.1 ± 0.6	$F_{3,85} = 2.695, P = 0.051$
巢穴温度(°C)			
平均值	25.7 ± 0.1	24.4 ± 0.1	$F_{3,85} = 83.728, P < 0.001$
最小值	22.2 ± 0.1	19.9 ± 0.2	$F_{3,85} = 93.487, P < 0.001$
最大值	29.6 ± 0.3	30.0 ± 0.3	$F_{3,85} = 4.405, P = 0.006$
波动范围	7.5 ± 0.4	10.1 ± 0.4	$F_{3,85} = 9.726, P < 0.001$

3.2. 产卵地选择行为对胚胎发育和后代特征的影响

统计结果表明,两个地理种群荒漠沙蜥卵的孵化成功率和平均孵化期无显著差异(孵化期: $F_{3,118} = 57.192, P = 0.656$; 孵化成功率: $F_{3,149} = 3.288, P = 0.321$; 图 1)。

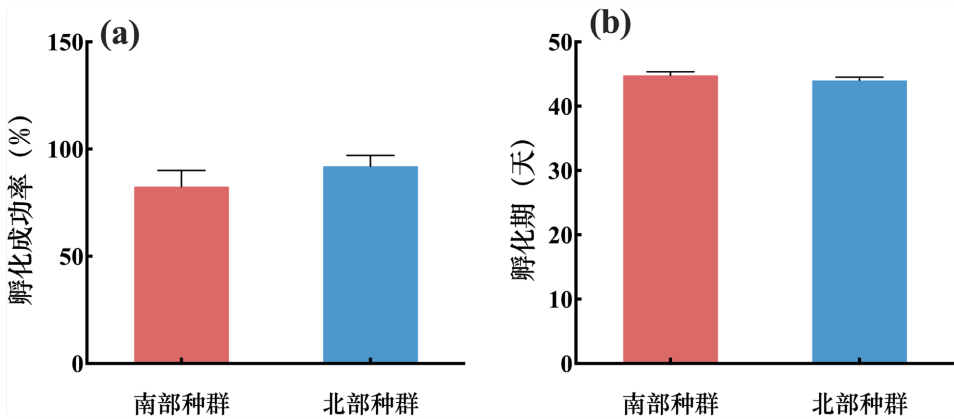


Figure 1. Hatching success (a) and incubation period (b) of eggs from the northern and southern populations of *Phrynocephalus przewalskii*

图 1. 荒漠沙蜥南部和北部种群的孵化成功率(a)和孵化期(b)

南部种群初生幼体的头体长($F_{3,53.9} = 6.422, P = 0.009$; 图 2(a))和尾长($F_{3,51.2} = 76.509, P < 0.001$; 图 2(b))均显著大于北部种群,但两地理种群荒漠沙蜥初生幼体的体重差异不显著($F_{3,32.7} = 1.643, P = 0.107$; 图 2(c))。

4. 讨论

本研究阴山南北荒漠沙蜥母体均选择植被盖度相对较低的位置构建地下巢穴,但巢穴环境存在显著

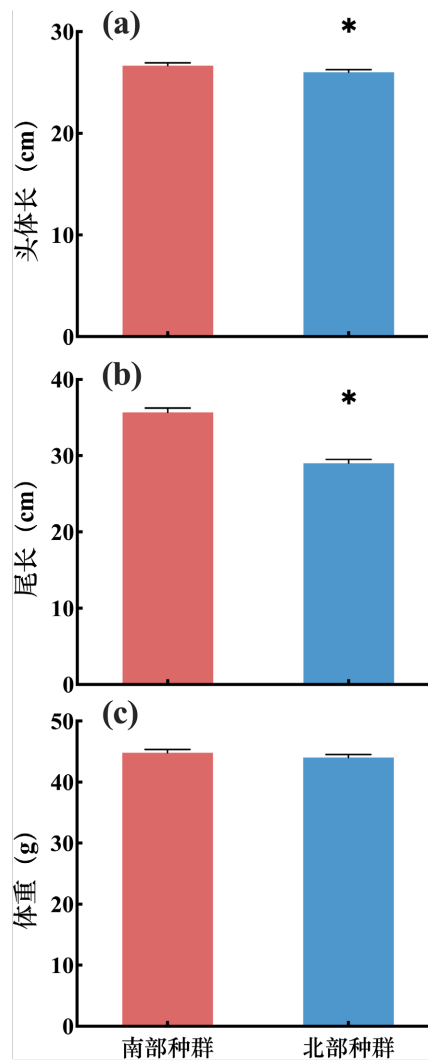


Figure 2. Snout-vent length (a) and tail length (b) and body mass (c) of *Phrynocephalus przewalskii* offspring from southern and northern populations. Asterisks indicate significant differences

图 2. 荒漠沙蜥南部和北部种群孵出后代的头体长(a)、尾长(b)和体长(c)。星号表示差异显著

差异。相较于北部种群，南部种群巢穴植被盖度更高，巢穴更深。南部种群巢穴孵出幼体有较长的头体长和尾长，但两种群母体产卵地行为的差异对胚胎发育存活及孵出后代的体重没有显著影响。

大多数蜥蜴将卵产在地下，巢穴内环境受巢穴深度、土壤类型和地面植被盖度、地面环境温度等因素的影响[16]。王陈旭等人在与本实验相同的研究地点的研究结果显示，阴山北部地区土壤硬度显著高于南部地区($10.86 \pm 0.36 \text{ kg/cm}^2$ vs. $4.34 \pm 0.19 \text{ kg/cm}^2$) [17]。南部地区土质细腻松软，北部地区土质更为粗糙坚硬，北部种群母体挖掘巢穴时难度增大只能构建较浅的巢穴。此外，王陈旭等人的结果显示，虽然南北两地自然生境的植被盖度没有明显差异($53.68 \pm 4.94\%$ vs. $64.52 \pm 5.04\%$) [17]，但相较于各自本地的整体自然生境植被盖度，两个地理种群荒漠沙蜥母体巢穴上方的植被盖度均较低，表明南北两地荒漠沙蜥母体产卵地选择行为模式基本一致，即均选择植被盖度较低的位置构建地下巢穴。Refsnider 等人提出的母体产卵地选择行为进化假说认为，卵生动物母体选择特定位置产卵的重要原因是提高胚胎存活率，优化后代表型进而提高后代适合度[18][19]。前期在荒漠沙蜥南部种群的研究表明，荒漠沙蜥母体的这种产卵地选择模式，能够提高胚胎发育速率、孵化成功率、孵出幼体生长速率以及雌性幼体繁殖率[15]，符

合这一假说。虽然目前未对北部种群进行验证,但是从两种群相似的行为模式以及对胚胎发育相似的影响结果(图 1)来看,这一假说在北部种群中可能也同样成立。此外,本研究发现,南部种群初生幼体有较长的头体长和尾长,而前期的交互移植实验表明,不论在南部地区还是北部地区孵化,南部种群卵孵出的幼体头体长均显著大于北部种群[7],这表明两地区自然巢穴孵出幼体形态的差异,是源自种群间遗传差异。由此说明,在荒漠沙蜥中,为胚胎发育提供适宜的环境条件可能是其巢址选择的关键驱动因素[20]。

对于广域分布的生物,不同的地理种群往往面临不同的环境压力,为适应不同的环境气候,不同地理种群爬行动物母体产卵地选择行为有所不同[21]。温暖的地区的母体会选择温度相对较低的位置构建巢穴以避免极端高温的影响,而寒冷地区的母体则会选择相对温暖的位置以加速胚胎发育[10][22]。本研究发现,即使两种群荒漠沙蜥母体产卵地选择行为较为相似,但高纬度地区种群母体选择的植被盖度更低,巢穴更浅。这与澳大利亚的一种蜥蜴(*Phrynosoma macleayi*)产卵地选择行为的地理变异研究结果类似,即寒冷地区的蜥蜴选择更为开阔的位置构建巢穴[23]。这种产卵地选择模式在其他广域分布的爬行动物中也被发现,如拟鳄龟(*Chelydra serpentina*)和锦龟(*Chrysemys picta*) [24][25]。然而,本研究中,北部种群巢穴内平均每日温度的平均值和最小值仍然比南部种群的更低。这可能是由于北部地区温度明显低于南部地区,即使北部地区裸露位置的温度也低于南部地区。在澳大利亚一种蜥蜴(*Amalosia lesueurii*)中也存在类似现象,寒冷地区种群将巢址选择在更为开阔的位置以提高巢穴温度,但巢穴温度的最小值远低于温暖地区种群的巢穴温度[26]。

综上所述,本研究通过对比不同地理种群巢穴上方植被盖度、巢穴深度、巢穴温度以及巢穴内土壤湿度等环境特征的差异,发现两地区荒漠沙蜥母体产卵地选择行为模式较为接近,但由于两地区环境差异较大,北方种群巢穴温度仍低于南部种群;两种群母体选择巢穴均能保证胚胎较高的孵化成功率,因此为胚胎发育提供适宜的环境条件可能是荒漠沙蜥母体产卵地选择行为的主要驱动因素。

基金项目

国家自然科学基金面上项目(32171486)。

参考文献

- [1] Qualls, F.J. and Shine, R. (1998) Geographic Variation in Lizard Phenotypes: Importance of the Incubation Environment. *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**, 477-491. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00345.x>
- [2] Oufiero, C.E. and Angilletta, M.J. (2006) Convergent Evolution of Embryonic Growth and Development in the Eastern Fence Lizard (*Sceloporus undulatus*). *Evolution*, **60**, 1066-1075. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01183.x>
- [3] Lu, H.L., Xu, C.X., Zeng, Z.G. and Du, W.G. (2018) Environmental Causes of Between-Population Difference in Growth Rate of a High-Altitude Lizard. *BMC Ecology*, **18**, Article No. 37. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0194-8>
- [4] Huey, R.B., Hertz, P.E. and Sinervo, B. (2003) Behavioral Drive versus Behavioral Inertia in Evolution: A Null Model Approach. *The American Naturalist*, **161**, 357-366. <https://doi.org/10.1086/346135>
- [5] Marais, E. and Chown, S.L. (2008) Beneficial Acclimation and the Bogert Effect. *Ecology Letters*, **11**, 1027-1036. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01213.x>
- [6] Reedy, A.M., Zaragoza, D. and Warner, D.A. (2012) Maternally Chosen Nest Sites Positively Affect Multiple Components of Offspring Fitness in a Lizard. *Behavioral Ecology*, **24**, 39-46. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars133>
- [7] Hao, X., Wang, C., Han, X., Wang, Y., Zhang, Q., Zhang, F., et al. (2021) A Reciprocal Egg-Swap Experiment Reveals Sources of Variation in Developmental Success among Populations of a Desert Lizard. *Oecologia*, **196**, 27-35. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04903-0>
- [8] Levy, O., Buckley, L.B., Keitt, T.H., Smith, C.D., Boateng, K.O., Kumar, D.S., et al. (2015) Resolving the Life Cycle Alters Expected Impacts of Climate Change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, Article ID: 20150837. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0837>
- [9] Telemeco, R.S., Fletcher, B., Levy, O., Riley, A., Rodriguez-Sanchez, Y., Smith, C., et al. (2016) Lizards Fail to Plastically Adjust Nesting Behavior or Thermal Tolerance as Needed to Buffer Populations from Climate Warming. *Global*

- Change Biology*, **23**, 1075-1084. <https://doi.org/10.1111/gcb.13476>
- [10] Refsnider, J.M., Milne-Zelman, C., Warner, D.A. and Janzen, F.J. (2014) Population Sex Ratios under Differing Local Climates in a Reptile with Environmental Sex Determination. *Evolutionary Ecology*, **28**, 977-989. <https://doi.org/10.1007/s10682-014-9710-2>
 - [11] Herrmann, D.L., Ko, A.E., Bhatt, S., Jannot, J.E. and Juliano, S.A. (2010) Geographic Variation in Size and Oviposition Depths of *Romalea microptera* (Orthoptera: Acrididae) Is Associated with Different Soil Conditions. *Annals of the Entomological Society of America*, **103**, 227-235. <https://doi.org/10.1603/an09131>
 - [12] 赵尔宓. 中国动物志: 爬行纲. 第三卷, 有鳞目, 蛇亚目[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
 - [13] Wang, Y. and Fu, J. (2004) Cladogenesis and Vicariance Patterns in the Toad-Headed Lizard *Phrynocephalus Versicolor* Species Complex. *Copeia*, **2004**, 199-206. <https://doi.org/10.1643/cg-03-082r1>
 - [14] 邢旗, 梁东亮, 刘永录, 郭艳玲, 王荣芳, 高旭, 景文. 阴山南北部草原生态分区与草牧业发展对策[J]. 草原与草业, 2015, 27(4): 3-10.
 - [15] Li, S., Hao, X., Wang, Y., Sun, B., Bi, J., Zhang, Y., *et al.* (2017) Female Lizards Choose Warm, Moist Nests That Improve Embryonic Survivorship and Offspring Fitness. *Functional Ecology*, **32**, 416-423. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12995>
 - [16] Refsnider, J.M. (2016) Nest-Site Choice and Nest Construction in Non-Avian Reptiles: Evolutionary Significance and Ecological Implications. *Avian Biology Research*, **9**, 76-88. <https://doi.org/10.3184/175815516x14490631289752>
 - [17] 王陈旭. 荒漠沙蜥形态、功能和胚胎发育的局域适应[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
 - [18] Refsnider, J.M. and Janzen, F.J. (2010) Putting Eggs in One Basket: Ecological and Evolutionary Hypotheses for Variation in Oviposition-Site Choice. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **41**, 39-57. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144712>
 - [19] Mitchell, T.S., Warner, D.A. and Janzen, F.J. (2013) Phenotypic and Fitness Consequences of Maternal Nest-Site Choice across Multiple Early Life Stages. *Ecology*, **94**, 336-345. <https://doi.org/10.1890/12-0343.1>
 - [20] Spencer, R. (2002) Experimentally Testing Nest Site Selection: Fitness Trade-Offs and Predation Risk in Turtles. *Ecology*, **83**, 2136-2144. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2136:etnssf\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2136:etnssf]2.0.co;2)
 - [21] Zeng, Z., Bi, J., Li, S., Chen, S., Pike, D.A., Gao, Y., *et al.* (2014) Effects of Habitat Alteration on Lizard Community and Food Web Structure in a Desert Steppe Ecosystem. *Biological Conservation*, **179**, 86-92. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.09.011>
 - [22] Schwarzkopf, L. and Brooks, R.J. (1985) Sex Determination in Northern Painted Turtles: Effect of Incubation at Constant and Fluctuating Temperatures. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 2543-2547. <https://doi.org/10.1139/z85-378>
 - [23] Doody, J.S., Guarino, E., Georges, A., Corey, B., Murray, G. and Ewert, M. (2006) Nest Site Choice Compensates for Climate Effects on Sex Ratios in a Lizard with Environmental Sex Determination. *Evolutionary Ecology*, **20**, 307-330. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-0003-2>
 - [24] Ewert, M.A., Lang, J.W. and Nelson, C.E. (2005) Geographic Variation in the Pattern of Temperature-Dependent Sex Determination in the American Snapping Turtle (*Chelydra serpentina*). *Journal of Zoology*, **265**, 81-95. <https://doi.org/10.1017/s0952836904006120>
 - [25] Bodensteiner, B.L., Iverson, J.B., Lea, C.A., Milne-Zelman, C.L., Mitchell, T.S., Refsnider, J.M., *et al.* (2023) Mother Knows Best: Nest-Site Choice Homogenizes Embryo Thermal Environments among Populations in a Widespread Ectotherm. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **378**, Article ID: 20220155. <https://doi.org/10.1098/rstb.2022.0155>
 - [26] Cuartas-Villa, S. and Webb, J.K. (2021) Nest Site Selection in a Southern and Northern Population of the Velvet Gecko (*Amalosia lesueurii*). *Journal of Thermal Biology*, **102**, Article ID: 103121. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103121>