

Observaciones ecofisiológicas sobre las temperaturas de cuerpo de los anuros *Dendropsophus bifurcus*, *Rhinella marina* y *Scinax ruber* de la Cuenca Amazónica Alta en el noreste de Ecuador

Ecophysiological observations on the body temperatures of the anurans *Dendropsophus bifurcus*, *Rhinella marina*, and *Scinax ruber* from upper basin Amazon in northeastern Ecuador



Marco A. Altamirano-Benavides^{1,2}, Guillermo A. Woolrich-Piña³

Siembra 10 (2) (2023): e4479

Recibido: 28/03/2023 Revisado: 10/07/2023 Aceptado: 02/08/2023

¹ Universidad Central del Ecuador, Facultad de Ciencias Agrícolas. Jerónimo Leiton y Gato Sobral S/N. Ciudadela Universitaria. C. P. 170521. Quito, Pichincha, Ecuador.

✉ aaltamirano@uce.edu.ec

🌐 <https://orcid.org/0000-0002-3082-8103>

² Universidad Iberoamericana del Ecuador. Dirección de Investigación. Av. 9 de Octubre N25-12 y Colón. Quito, Ecuador.

✉ maltamirano@unibe.edu.ec

³ Tecnológico Nacional de México, Campus Zacapoaxtla. División de Biología, Subdirección de Investigación y Posgrado, Laboratorio de Zoología y Ecofisiología. Carretera Acuaco-Zacapoaxtla km. 8, Col. Totoltepec, Zacapoaxtla. C. P. 73680. Puebla, México.

✉ gwoolrich@live.itsz.edu.mx

🌐 <https://orcid.org/0000-0002-3421-7246>

*Autor de correspondencia:
aaltamirano@uce.edu.ec

Resumen

Los ectotermos que habitan los bosques tropicales están sujetos a temperaturas ambientales constantes, lo cual determina que sus estrategias termoregulatorias sean pasivas. Estas tendencias termoregulatorias fueron observadas durante el verano del 2017 en los anuros *Dendropsophus bifurcus*, *Rhinella marina* y *Scinax ruber*, en un bosque tropical de la cuenca amazónica alta del Ecuador. Una tendencia a la tigmotermia se presentó en *D. bifurcus* y *S. ruber*, mientras que *R. marina* presentó tendencia hacia la heliotermia. Las temperaturas de cuerpo (T_b s) no difirieron entre *D. bifurcus* y *R. marina*, pero *S. ruber* mostró una baja T_b . Nuestros resultados sugieren que el ambiente termal influencia las diferentes estrategias termoregulatorias como la tigmotermia y la heliotermia en ranas y sapos distribuidos en ambientes tropicales de baja elevación.

Palabras clave: Amazonía, anuros, temperaturas de cuerpo en campo, termoconformistas, termoregulación.

Abstract

Ectothermic inhabitants of tropical forests are subjected to constant environmental temperatures, which determine their passive thermoregulatory strategies. We observe these trends during the summer of 2017, in the anurans *Dendropsophus bifurcus*, *Rhinella marina*, and *Scinax ruber*, in a tropical rainforest from the Upper Amazon Basin of Ecuador. *D. bifurcus* and *S. ruber* showed a tendency to tigmothermy, whereas *R. marina* presented tendencies towards heliothermy. Body temperatures (T_b s) did not differ between *D. bifurcus* and *R. marina*, but *S. ruber* presented a lower T_b . Our results suggest that thermal environment is influencing different thermoregulatory strategies as tigmothermy and heliothermy of frogs and toads distributed in tropical environments at low elevation.

Keywords: Amazon, anurans, field body temperatures, thermoconformers, thermoregulation

SIEMBRA

<https://revistadigital.uce.edu.ec/index.php/SIEMBRA>

ISSN-e: 2477-8850

ISSN: 1390-8928

Periodicidad: semestral

vol. 10, núm 2, 2023

siembra.fag@uce.edu.ec

DOI: <https://doi.org/10.29166/siembra.v10i1.4479>



Esta obra está bajo una licencia internacional Creative Commons Atribución-NoComercial

1. Introducción

La temperatura corporal (T_b) es una variable ecofisiológica crítica que afecta al rendimiento de los ectotermos, porque algunos aspectos intrínsecos de su ecología, su comportamiento y su fisiología son sensibles a la T_b (Huey, 1982; Huey y Stevenson, 1979), incluyendo la reproducción (Adolph y Porter, 1993), la búsqueda de alimento (Ayers y Shine, 1997), el crecimiento (Kingsolver y Woods, 1997), la locomoción (Ojanguren y Braña, 2000) y el cortejo (Navas y Bevier, 2001).

Los ectotermos pueden presentar heliotermia o tigmotermia, obteniendo energía por exposición directa al sol, o por contacto directo con el sustrato respectivamente (Garrick, 2008). La tigmotermia se ha evidenciado en especies que viven en selvas tropicales y especies nocturnas (Belluire y Carrascal, 2002). Para las especies que viven en bosques, existe un refugio térmico sobre el efecto del clima circundante, creando condiciones microclimáticas particulares (mayor humedad relativa y temperaturas más bajas respecto a hábitats abiertos, que permiten evitar el sobrecalentamiento y la deshidratación (Gaudio et al., 2017). Así, algunos ectotermos de bosques tropicales parecen ser relativamente pasivos con respecto a las temperaturas ambientales, comportándose como termoconformistas (Huey y Webster, 1976; Kohlsdorf y Navas, 2006).

La cuenca occidental del Amazonas (Ecuador, Perú y Colombia) presenta la mayor diversidad de anfibios (Frost, 2023; Vigle, 2008). Existen estudios publicados sobre la herpetofauna de varias localidades de la Amazonia ecuatoriana. Duellman (1978), mostró que la herpetofauna de Santa Cecilia, en el Río Aguarico, Provincia de Napo, está compuesta por 173 especies; Lescure y Gasc (1986) compararon la distribución espacial entre ensambles de lagartos y anuros a lo largo del Río Putumayo y Ampiyacu (Perú), Igaraparana (Colombia), y Santa Cecilia Ecuador); Almendáriz (1987) reportó 101 especies de anfibios y reptiles de la Provincia de Pastaza (Ecuador); Duellman y Mendelson (1995) reportaron 68 especies de anfibios y 46 de reptiles al norte del Departamento de Loreto en el Perú Amazónico. Izquierdo et al. (2000) encontraron 34 especies de anfibios y 27 de reptiles en la Provincia de Sucumbíos (Ecuador); sin embargo, los datos sobre la biología térmica de los ectotermos en esta región son insuficientes. En este trabajo se exploró la biología térmica básica de tres ranas y sus implicaciones ecológicas en el noreste de Ecuador. A continuación, se describen las relaciones entre la T_b y las temperaturas microambientales (Huey y Slatkin, 1976, entre otros).

2. Materiales y Métodos

2.1 Área de estudio

El trabajo de campo se realizó los días 16 y 17 de julio de 2017, en los alrededores de la Estación Científica Amazónica Juri-Juri Kawsay, ubicada en el Bosque Protector de Oglán Alto, Cantón Arajuno, provincia de Pastaza, Ecuador (77,688583°N, 01,324152°W, Datum WGS84, elevación 604 m) (Figura 1). La vegetación local es parte del bosque pluvial premontano caracterizado por árboles emergentes (e.g., *Ceiba pentandra*, *Pachira insignis*, *Ficus perisiana*, y *Otoba parviflora*, entre otros); así como abundantes musgos y hepáticas en las hojas, y ramas de la vegetación arbórea y arbustiva (Cerón Martínez et al., 2007). La temperatura media anual es de 18-24 °C y la precipitación anual oscila entre 4.000 y 8.000 mm anuales (Cerón Martínez et al., 2007).

2.2 Especies de estudio

Dendropsophus bifurcus (Figura 2-A) se distribuye desde la parte noroccidental de la cuenca amazónica en Colombia, Ecuador y el norte de Perú (Jungfer et al., 2010). El área de distribución nativa de *Rhinella marina* (Figura 2-B) se extiende desde los Andes orientales hasta la Amazonia central (Acevedo et al., 2016), aunque se han establecido poblaciones en Australia, Asia oriental y varias islas del Caribe y el Pacífico, como resultado de translocaciones por parte de los seres humanos (Lever, 2001). *Scinax ruber* (Figura 2-C) está ampliamente distribuida por las Guayanas y la Amazonia (Fouquet et al., 2007).

2.3 Temperatura corporal

Se recolectaron a mano 11 *D. bifurcus*, 17 *R. marina* y 37 *S. ruber* (escuchando y siguiendo la dirección de sus cantos, o mediante búsqueda directa en microhábitats potenciales: por ejemplo, a lo largo de depósitos de

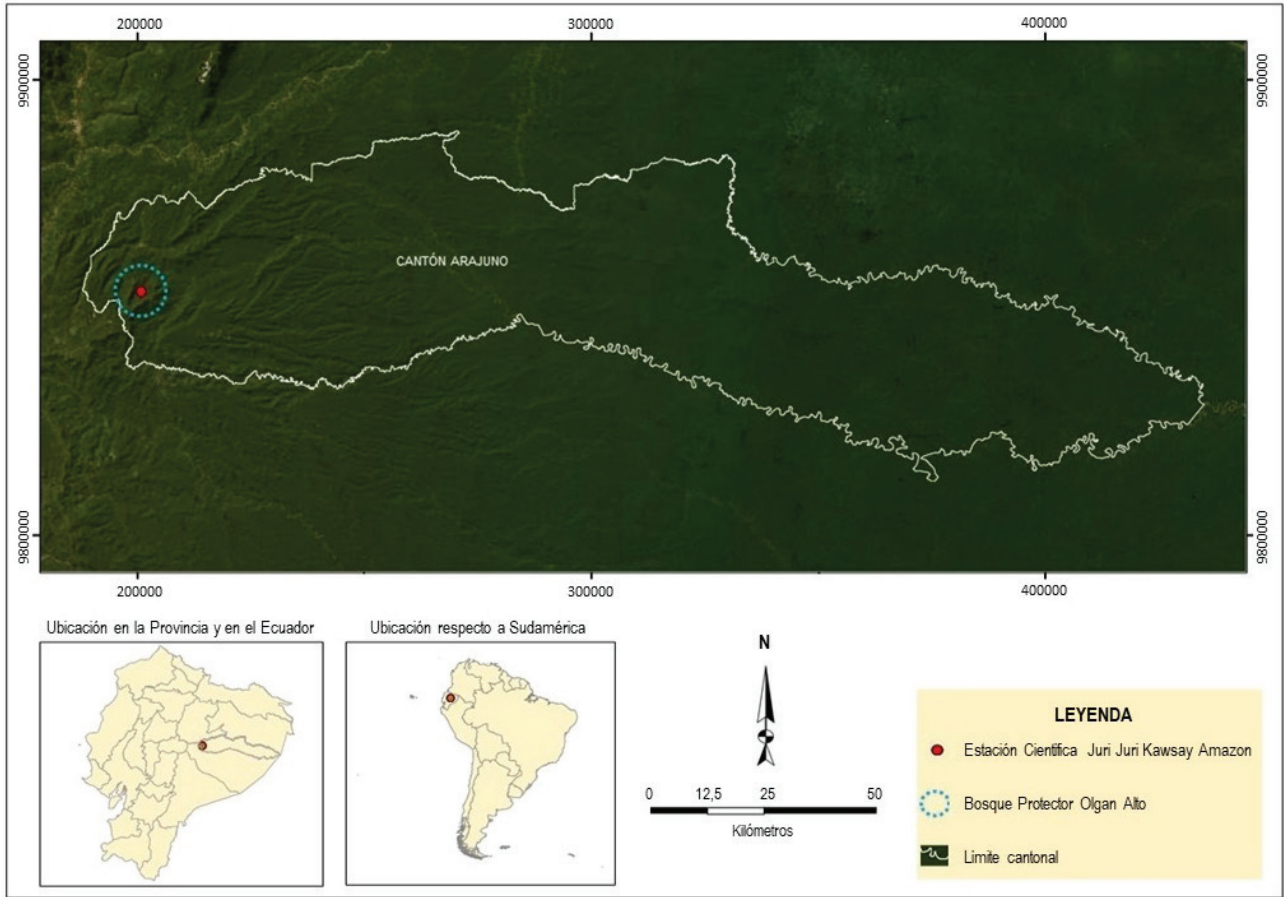


Figura 1. Mapa del área de estudio.
Figure 1. Map of study area.



Figura 2. Especies de estudio.
Figure 2. Study species.

agua, en tallos, hojas, hojarasca y troncos, principalmente), desde las 18h00 hasta las 23h00 h (cuando todos los individuos estaban activos en el momento de la captura). Inmediatamente después de la captura, se midió la temperatura corporal (T_b), sujetando fuertemente los tarsos para insertar cuidadosamente un termopar en la cloaca. La temperatura del aire (T_a) se registró colocando el termopar 1 cm por encima del sustrato donde se observó al individuo por primera vez, y la temperatura del sustrato (T_s) se midió tocando el sustrato donde se observó al individuo por primera vez con una precisión de $0,1^\circ\text{C}$ con un termopar tipo K conectado a un termómetro digital de lectura rápida (Fluke 51-II®). T_b , T_a y T_s se registraron durante los primeros 5 segundos de la lectura del termómetro. Ambos días, la captura de ranas y sapos estuvo precedida por lluvias intensas, con temperaturas cercanas a 25°C y humedad relativa en torno al 80 %. Se excluyeron de los análisis estadísticos todos los organismos que requirieron un tiempo de captura > 1 min.

2.4 Análisis estadístico

Se utilizó el análisis de regresión lineal múltiple [MLR] y de regresión de los mejores subconjuntos [BSR] para seleccionar las variables de MLR, buscando sistemáticamente entre las diferentes combinaciones de T_a y T_s , y seleccionando los subconjuntos de variables que mejor contribuyen a predecir la T_b para cada especie. Se utilizaron los valores de R^2 por BSR como mejor criterio para establecer tendencias a la tigmotermia o heliatermia: si R^2 era mayor entre T_b vs T_a indicó heliatermia, pero si R^2 era mayor entre T_b vs T_s tendía a tigmotermia. Por otro lado, se utilizó el valor de las pendientes generadas por BSR para establecer tendencias de termorregulación activa, o pasiva (termoconformistas): si T_b vs $T_a - T_s$ era cercano a cero, los organismos son termorreguladores activos. Si el valor de la pendiente entre T_b vs $T_a - T_s$ es cercano a uno, los organismos son termoconformistas (criterio de Huey y Slatkin, 1976). Se utilizó ANOVA y la prueba t post-hoc de Bonferroni para comparar T_a y T_s con las tres especies. Para probar la diferencia de T_b s entre especies se realizó un análisis de covarianza [ANCOVA], utilizando T_s como covariable.

3. Resultados

Las medias de T_b , T_a y T_s para cada especie se detallan en la Tabla 1. Las mejores ecuaciones obtenidas por BMR que explicaron las relaciones térmicas fueron: $T_b = 8,39 + 0,74 * T_s$ ($R^2 = 0,27$, $p > 0,05$, $n = 11$); $T_b = 4,79 + 0,86 * T_a$ ($R^2 = 0,51$, $p < 0,05$, $n = 17$); y $T_b = 2,14 + 0,96 * T_s$ ($R^2 = 0,71$, $p < 0,05$, $n = 37$) para *D. bifurcus*, *R. marina* y *S. ruber*, respectivamente.

Se observan tendencias termoconformistas en las tres especies; tendencias tigmotérmicas fueron presentadas por *D. bifurcus* y *S. ruber*, y una tendencia heliatermia fue presentada por *R. marina*. T_s no presentó diferencias entre especies (ANOVA; $F_{2,65} = 0,84$, $p > 0,05$), mientras que T_a presentó diferencias significativas para las tres especies (ANOVA; $F_{2,65} = 11,39$, $p < 0,05$; Tabla 2). Se observaron diferentes T_b s entre las especies (ANCOVA con T_s como covariable; $F_{1,44} = 4,16$, $p < 0,05$).

4. Discusión

Dendropsophus bifurcus.-- La T_b media de *D. bifurcus* ($25,2 \pm 0,5$ °C; 23,2 - 28,3; $n = 11$), estuvo dentro del rango de T_b s observadas para otras especies de *Dendropsophus* encontradas a menor altitud, rango de 24,8 a 25,8 °C (Navas et al., 2013), pero superior a las encontradas en la montaña, rango de 12,2 a 15,8 °C (Navas, 1996). Considerando las observaciones realizadas sobre la T_b s de *D. bifurcus*, se sugiere que no difiere de los otros congéneres que habitan en sitios tropicales a bajas altitudes (≤ 90 m): *D. ebraccatus* (24,8 °C); *D. microcephalus* (25,8 °C), y la altitud puede ser un factor limitante para alcanzar T_b s superiores a 20 °C: *D. labialis* (15,8 °C y 12,2 °C a 2.900 metros; 14,7 °C y 10 °C, a 3.500 metros; Navas et al., 2013). Considerando los valores de BMR, *D. bifurcus* mostró tendencias hacia la termoconformidad y la tigmotermia (Huey y Slatkin, 1976).

Rhinella marina. -- La T_b media para esta especie ($25,8 \pm 0,5$ °C; 22,6 - 31,2; $n = 17$), es similar a la de otras poblaciones, rango 24,2 - 27 °C, media 25,2 °C (Brattstrom, 1963). En condiciones controladas, con una humedad cercana al 80%, *R. marina* presentó una T_b similar, lo que podría indicar el óptimo fisiológico para esta especie (Malvin y Wood, 1991). Se observó que las T_b fueron más altas que las de otros congéneres (*R. spinulosa*) distribuidos a diferentes altitudes en el norte, centro y sur de Chile: 19,8 °C, cerca de los 2.469 metros; 20,7 °C, a 2.390 metros; y 20,3 °C, a 1.410 metros, respectivamente (Alveal-Riquelme, 2015); *Rhinella arenarum* (18,3 °C, alrededor de los 730 metros) en Argentina (Sanabria et al., 2011); y *Rhinella schneideri* (20,8 °C, cerca de 630 metros) en Brasil (Noronha-de-Souza et al., 2015). Sin embargo, estas T_b s se encontraban dentro de los rangos de actividad, ya que por debajo de 13,7 °C y por encima de 37,4 °C, su locomoción es limitada (Kearney et al., 2008). La BMR mostró tendencias hacia la heliatermia y la termoconformidad, tendencias similares a poblaciones invasoras que habitan la costa este tropical de Australia (Seebacher y Alford, 2002).

Scinax ruber.-- La T_b media en este estudio ($23,2 \pm 0,6$ °C; 18,1 - 29,9; $n = 37$), fue inferior a la observada para otra población: 24,1 °C, a 218 metros de elevación (Romero Barreto, 2013), pero superior a la de *S. fuscovarius* y *S. hiemalis* distribuidas a mayor altitud, 22,5 °C, a 1.800 metros, y 12,5 °C, 1.200 metros, respectivamente (Navas y Araujo, 2000). Los resultados pueden sugerir que la altitud es un factor determinante

Tabla 1. Promedios de T_b , T_a y T_s para *D. bifurcus*, *R. marina* y *S. ruber* de la Estación Científica Amazónica Juri-Juri Kawsay, provincia de Pastaza, noreste de Ecuador. Los promedios están dados ± 1 D.E. En paréntesis están las temperaturas mínimas y máximas.
Table 1. Mean T_b , T_a , and T_s for *D. bifurcus*, *R. marina*, and *S. ruber* from Juri-Juri Kawsay Amazon Scientific Station, province of Pastaza, northeastern Ecuador. Means are given ± 1 S.E. In brackets are the minimum and maximum temperatures.

Especies	T_b	T_a	T_s
<i>D. bifurca</i>	25.2 \pm 0.5 °C (23.2 - 28.3)	22.8 \pm 0.3 °C (21.4 - 24.3)	22.8 \pm 0.3 °C (21.3 - 24.3)
<i>R. marina</i>	25.8 \pm 0.5 °C (22.6 - 31.2)	24.5 \pm 0.4 °C (21.9 - 24.3)	25.4 \pm 0.5 °C (22.9 - 30.3)
<i>S. ruber</i>	23.2 \pm 0.6 °C (18.1 - 29.9)	21.5 \pm 0.4 °C (17.9 - 27.8)	22.0 \pm 0.5 °C (17.9 - 30.3)

Tabla 2. Diferencias en T_a entre las tres especies. Todos los procedimientos de comparación múltiple por pares. Nivel de significancia general = 0,05.
Table 2. Differences in T_a between the three species. All Pairwise Multiple Comparison Procedures (Bonferroni t-test). Overall significance level = 0.05.

Comparación	Diferencia de medias	t	$p < 0.05$
T_a <i>R. marina</i> vs. T_a <i>S. ruber</i>	3.046	4.765	Yes
T_a <i>R. marina</i> vs. T_a <i>D. bifurcus</i>	1.906	2.420	No
T_a <i>D. bifurcus</i> vs. T_a <i>S. ruber</i>	1.141	1.666	No

en la T_b s que presentan las diferentes poblaciones de ranas *Scinax*, observándose una disminución de la T_b s con la elevación en latitudes tropicales (Andrews, 1998; Janzen, 1967). La BMR mostró tendencias hacia la tigmotermia y termoconformismo, tendencia similar a *S. acuminatus* y *S. nasicus* de Argentina (Novo, 2009).

Comparación entre especies.-- Las T_b s observadas en *D. bifurcus*, y *R. marina* fueron similares, al contrario que lo observado en *S. ruber*, que presentó una T_b significativamente menor. El rendimiento locomotor dependiente de la T_b puede explicar estas diferencias, ya que el mejor rendimiento se ha observado a T_b s cercanas a la presentada por *R. marina* (Malvin y Wood, 1991), y otras especies de *Scinax* en ambientes similares (Navas et al., 2008). En bosques tropicales, a bajas elevaciones, las T_b s tienden a ser estables (Navas et al., 2008), por lo que la tendencia a la termoconformidad de las tres especies puede obedecer a la variación de pocos grados entre el mes más frío y el más cálido en latitudes tropicales (Janzen, 1967), ambientes de bosque de sombra (Huey, 1974), y alta calidad térmica reportada para ambientes tropicales (Vickers et al., 2011). Mientras que la tendencia a la tigmotermia que presentan *D. bifurcus* y *S. ruber* es característica de los organismos que habitan a la sombra (Ruibal, 1961), y la heliotermia que presenta *R. marina* parece una estrategia para evitar los impactos potenciales del estresor térmico sobre la fisiología, la ecología y la supervivencia (Narayan y Hero, 2014).

Los resultados sugieren que el ambiente térmico está influyendo en diferentes estrategias termorreguladoras, como la tigmotermia y la heliotermia de ranas y sapos distribuidos en ambientes tropicales a baja altitud. Se necesitan más estudios, centrados específicamente en el efecto tanto de la deforestación a escala local, como del cambio climático a escala regional sobre estas estrategias termorreguladoras y el rendimiento a diferentes T_b s.

5. Conclusiones

Las observaciones sobre la T_b s de *D. bifurcus* muestran que no presentan similitudes con los otros congéneres que habitan sitios tropicales a bajas altitudes (≤ 90 m). Sin embargo, es mayor que la observada para aquellos de altas altitudes (más de 2.900 m de elevación). Por lo tanto, los valores de BMR, sugieren que *D. bifurcus* presenta tendencias hacia la termoconformidad, y la tigmotermia.

La T_b media para *R. marina* fue de 25,8 \pm 0,5 °C (22,6 - 31,2; n= 17); una T_b similar fue exhibida bajo condiciones controladas, a una humedad cercana al 80%, lo que podría indicar el óptimo fisiológico para esta

especie. Además, su T_b media es superior a la registrada en otras poblaciones a altitudes similares (600-700 m de altitud), pero en diferentes zonas geográficas de Sudamérica. Además, la T_b media de este sapo es superior a la de otros congéneres distribuidos en altitudes superiores a los 1.410 metros. Los valores de BMR mostraron tendencias hacia la heliotermia, y termoconformidad.

La T_b media para *S. ruber* en este estudio fue de $23,2 \pm 0,6$ °C (18,1 - 29,9; n= 37), siendo menor que la de otras poblaciones a menor altitud, pero mayor que la de otros congéneres distribuidos por encima de los 1.200 metros de altitud. Estos resultados pueden sugerir que la altitud es un factor determinante en la T_b s, observándose un descenso de las temperaturas con la elevación en latitudes tropicales. Los valores BMR mostraron tendencias hacia la tigmotermia y termoconformidad.

Las T_b s observadas en *D. bifurcus*, y *R. marina* fueron similares, a diferencia de aquellas observadas en *S. ruber* que mostró una T_b significativamente menor. Por tanto, la tendencia a la termoconformidad de las tres especies puede obedecer principalmente a la variación de pocos grados entre el mes más frío y el más cálido en latitudes tropicales; mientras que la tendencia a la tigmotermia presentada por *D. bifurcus* y *S. ruber* es más característica de organismos que habitan a la sombra, y finalmente, la heliotermia presentada por *R. marina* parece una estrategia para evitar los impactos potenciales del estresor térmico sobre la fisiología, ecología y supervivencia.

Agradecimiento

Agradecemos a la comunidad Kichwa Pablo López del Oglán Alto, especialmente a la Sra. María Tanguila y al Sr. Eliseo López por la asistencia brindada durante este estudio en la Estación Científica Amazónica Juri Juri Kawsay de la Universidad Central de Ecuador. A Fabiola Gandarilla-Aizpuru, Jesús A. Loc-Barragán, Enrique Lozano, Diego Arenas, Rufino Santos, Francisco Muñoz y Raúl Trejo por su apoyo en el trabajo de campo. Agradecemos especialmente a Rafael A. Lara-Reséndiz, Norberto Martínez-Méndez, Saúl F. Domínguez-Guerrero, Natalia Fierro-Estrada, Fausto R. Méndez-De La Cruz su apoyo en el trabajo de campo y sus comentarios críticos para mejorar este manuscrito. También agradecemos al Ministerio del Ambiente del Ecuador-Oficina del Pastaza por la autorización de investigación AC-FAU-DPAP/MAE-2017-006.

Financiamiento

La financiación ha sido concedida por la Cooperación Belga al Desarrollo a través de la Académie de Recherche et D'Enseignement Supérieur-Universidad Central del Ecuador (ARES-UCE), y por el Fondo de Investigaciones de la Universidad Iberoamericana del Ecuador.

Contribuciones de los autores

- Marco A. Altamirano-Benavides: conceptualización, investigación, metodología, obtención de fondos, recursos, administración del proyecto, redacción - revisión y edición.
- Guillermo A. Woolrich-Piña: investigación, análisis formal, metodología, validación, visualización, redacción - borrador original, redacción - revisión y edición.

Implicaciones éticas

Autorización de investigación AC-FAU-DPAP/MAE-2017-006 del Ministerio del Ambiente del Ecuador-Oficina de Pastaza.

Conflicto de interés

Los autores declaran que no existen conflictos de interés financieros o no financieros que podrían haber influido en el trabajo presentado en este artículo.

Referencias

- Acevedo, A. A., Lampo, M., y Cipriani, R. (2016). The cane or marine toad, *Rhinella marina* (Anura, Bufonidae): two genetically and morphologically distinct species. *Zootaxa*, 4103(6), 574-586. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4103.6.7>
- Adolph, S. C., y Porter, W. P. (1993). Temperature, activity, and lizard life histories. *The American Naturalist*, 142(2), 273-295. <https://doi.org/10.1086/285538>
- Almendáriz, A. (1987). Contribución al conocimiento de la herpetofauna centrooriental Ecuatoriana. *Politécnica*, 12(4), 77-133. <http://bibdigital.epn.edu.ec/handle/15000/4778>
- Alveal Riquelme, N. F. (2015). *Relaciones entre la fisiología térmica y las características bioclimáticas de Rhinella spinulosa (Anura: Bufonidae) en Chile a través del enlace mecanicista de nicho térmico*. Universidad de Concepción. <http://repositorio.udec.cl/jspui/handle/11594/1797>
- Andrews, R. M. (1998). Geographic variation in field body temperature of *Sceloporus* lizards. *Journal of Thermal Biology*, 23(6), 329-334. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(98\)00018-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(98)00018-7)
- Ayers, D. Y., y Shine, R. (1997). Thermal influences on foraging ability: body size, posture and cooling rate of an ambush predator, the python *Morelia spilota*. *Functional Ecology*, 11(3), 342-347. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00093.x>
- Belliure, J., y Carrascal, L. M. (2002). Influence of heat transmission mode on heating rates and on the selection of patches for heating in a mediterranean lizard. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(4), 369-376. <https://doi.org/10.1086/342768>
- Brattstrom, B. H. (1963). A Preliminary Review of the Thermal Requirements of Amphibians. *Ecology*, 44(2), 238-255. <https://doi.org/10.2307/1932171>
- Cerón Martínez, C. E., Reyes, C. I., Montalvo Ayala, C., y Vargas Grefa, L. M. (2007). *La cuenca alta del río Oglán, Pastaza-Ecuador; diversidad, ecología y flora*. Editorial Universitaria.
- Duellman, W. E. (1978). *The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador*. University of Kansas.
- Duellman, W. E., y Mendelson, J. R. III. (1995). Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Perú: Taxonomy and biogeography. *The University of Kansas Science Bulletin*, 55, 329-376. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.779>
- Fouquet, A., Vences, M., Salducci, M. D., Meyer, A., Marty, C., Blanc, M., y Gilles, A. (2007). Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 567-582. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.12.006>
- Frost, D. R. (2023). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.2. American Museum of Natural History. <https://doi.org/10.5531/db.vz.0001>
- Garrick, D. (2008). Body surface temperature and length in relation to the thermal biology of lizards. *Bioscience Horizons: The International Journal of Student Research*, 1(2), 136-142. <https://doi.org/10.1093/biohorizons/hzn014>
- Gaudio, N., Gendre, X., Saudreau, M., Seigner, V., y Balandier, P. (2017). Impact of tree canopy on thermal and radiative microclimates in a mixed temperate forest: A new statistical method to analyze hourly temporal dynamics. *Agricultural and Forest Meteorology*, 237-238, 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.02.010>
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science*, 184(4140), 1001-1003. <https://doi.org/10.1126/science.184.4140.1001>
- Huey, R. B. (1982). Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In C. Gans, y F. H. Pough (eds). *Biology of the Reptilia*. Vol. 12, Physiology C. Physiological Ecology (pp. 25-91). Academic Press. <https://carlgans.org/bor-view/?borv=12&borp=6>
- Huey, R. B., y Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology*, 51(3), 363-384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- Huey, R. B., y Stevenson, R. D. (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357-366. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.357>
- Huey, R. B., y Webster, T. P. (1976). Thermal biology of *Anolis* lizards in a complex fauna: the *crisatellus* group on Puerto Rico. *Ecology*, 57(5), 985-994. <https://doi.org/10.2307/1941063>
- Izquierdo, J., Nogales, F., y Yáñez, A. P. (2000). Análisis herpetofaunístico de un bosque húmedo tropical en la Amazonia Ecuatoriana. *Ecotrópicos*, 13(1), 29-42. <http://www.saber.ula.ve/handle/123456789/25506>

- Janzen, D. H. (1967). Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249. <https://doi.org/10.1086/282487>
- Jungfer, K. H., Reichle, S., y Piskurek, O. (2010). Description of a new cryptic southwestern Amazonian species of leaf-gluing treefrog, genus *Dendropsophus* (Amphibia: Anura: Hylidae). *Salamandra*, 46(4), 204-213. <https://www.salamandra-journal.com/index.php/home/contents/2010-vol-46/222-jungfer-k-h-s-reichle-o-piskurek>
- Kearney, M., Phillips, B. L., Tracy, C. R., Christian, K., Betts, A. G., y Porter, W. P. (2008). Modelling species distributions without using species distributions: the cane toad in Australia under current and future climates. *Ecography*, 31(4), 423-434. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05457.x>
- Kingsolver, J. G., y Woods, H. A. (1997). Thermal sensitivity of growth and feeding in *Manduca sexta* caterpillars. *Physiological Zoology*, 70(6), 631-638. <https://doi.org/10.1086/515872>
- Kohlsdorf, T., y Navas, C. A. (2006). Ecological constraints on the evolutionary association between field and preferred temperatures in Tropicurinae lizards. *Evolutionary Ecology*, 20, 549-564. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-9116-x>
- Lescure, J., y Gasc, J. P. (1986). Partage de l'espace forestier par les amphibiens et reptiles en Amazonie du nord-ouest. *Caldasia*, 15(71-75), 707-723. <https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/35362>
- Lever, C. (2001). *The cane toad. The history and ecology of a successful colonist*. Westbury Academic and Scientific Publishing.
- Malvin, G. M., y Wood, S. C. (1991). Behavioral thermoregulation of the toad, *Bufo marinus*: effects of air humidity. *Journal of Experimental Zoology*, 258(3), 322-326. <https://doi.org/10.1002/jez.1402580307>
- Narayan, E. J., y Hero, J. M. (2014). Acute thermal stressor increases glucocorticoid response but minimizes testosterone and locomotor performance in the cane toad (*Rhinella marina*). *PLoS ONE*, 9, e92090. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092090>
- Navas, C. A. (1996). Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108, 617-626. <https://doi.org/10.1007/BF00329034>
- Navas, C. A., y Araujo, C. (2000). The use of agar models to study amphibian thermal ecology. *Journal of Herpetology*, 34(2), 330-334. <https://doi.org/10.2307/1565438>
- Navas, C. A., y Bevier, C. R. (2001). Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog, *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica*, 57(3), 384-395. <https://www.jstor.org/stable/3893104>
- Navas, C. A., Carvajalino-Fernández, J. M., Saboya-Acosta, L. P., Rueda-Solano, L. A., y Carvajalino-Fernández, M. A. (2013). The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: patterns of mean and variance and inference from environmental data. *Functional Ecology*, 27(5), 1145-1154. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12106>
- Navas, C. A., Gomes, F. R., y Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 151(3), 344-362. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.07.003>
- Noronha-de-Souza, C. R., Bovo, R. P., Gargaglioni, L. H., Andrade, D. V., y Bicego, K. C. (2015). Thermal biology of the toad *Rhinella schneideri* in a seminatural environment in southeastern Brazil. *Temperature*, 2(4), 554-562. <https://doi.org/10.1080/23328940.2015.1096437>
- Novo, M. J. K. B. (2009). *Thermal tolerance and sensitivity of amphibian larvae from palearctic and neotropical communities*. Universidade de Lisboa. <http://hdl.handle.net/10451/1416>
- Ojanguren, A. F., y Braña, F. (2000). Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. *Journal of Fish Biology*, 56, 1342-1347. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02147.x>
- Romero Barreto, P. G. (2013). *Requerimientos fisiológicos y microambientales de dos especies de anfibios (Scinax ruber e Hyloxalus yasuni) del bosque tropical de Yasuni y sus implicaciones ante el cambio climático*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/5726>
- Ruibal, R. (196). Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution*, 15(1), 98-111 <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1961.tb03132.x>
- Sanabria, E. A., Quiroga, L. B., y Martino, A. L. (2011). Seasonal changes in the thermal tolerances of the toad *Rhinella arenarum* (Bufonidae) in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 37(6), 409-412. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2012.04.002>
- Seebacher, F., y Alford, R. A. (2002). Shelter microhabitats determine body temperature and dehydration rates of a terrestrial amphibian (*Bufo marinus*). *Journal of Herpetology*, 36(1), 69-75. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2002\)036\[0069:SMDBTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2002)036[0069:SMDBTA]2.0.CO;2)

-
- Vickers, M., Manicom, C., y Schwarzkopf, L. (2011). Extending the cost-benefit model of thermoregulation: high-temperature environments. *The American Naturalist*, 177(4), 452-461. <https://doi.org/10.1086/658150>
- Vigle, G. O. (2008). The amphibians and reptiles of the Estación Biológica Jatun Sacha in the lowland rainforest of Amazonian Ecuador: a 20-year record. *Breviora*, 514(1), 1-30. <https://doi.org/10.3099/0006-9698-514.1.1>