

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Requerimientos térmicos de *Craugastor
loki* (Anura: Craugastoridae) en la Sierra
Madre de Chiapas, México.

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

José Manuel Contreras López

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Agosto de 2021





**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Requerimientos térmicos de
Craugastor loki (Anura:
Craugastoridae) en la Sierra Madre de
Chiapas, México.

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA
PRESENTA:

José Manuel Contreras López

Directora

M en C. Ruth Percino Daniel

Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH

Instituto de Ecología, UNAM





Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas
Dirección de Servicios Escolares
Departamento de Certificación Escolar
Autorización de impresión



Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Fecha: 3 de Agosto de 2021

C. José Manuel Contreras López

Pasante del Programa Educativo de: Licenciado en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

“Requerimientos térmicos de *Craugastor loki* (Anura: Craugastoridae)

en la Sierra Madre de Chiapas, México.

En la modalidad de Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores

Dra. Yasminda García del Valle

M. en C. Erika C. Pérez Ovando

M. en C. Ruth Percino Daniel

Firmas:

Ccp. Expediente.

DEDICATORIA

A mi Madre y Padre

Dilery López y Manuel Contreras.

AGRADECIMIENTOS

A mi madre y padre, por apoyarme en todo lo que es prudente y necesario.

A la Maestra Ruth Percino Daniel que me brindó la oportunidad de participar en un proyecto y realizar esta tesis. A la Doctora Yasminda García del Valle, al Maestro David Muñoz Zetina y a la Maestra Erika Pérez Ovando por las revisiones al documento. Al Maestro José Díaz Avendaño, por los tips estadísticos.

A mis compañeros Jesús Pérez, Obet Morales, Moisés Monzón, Limberg Pérez y Luis Aguilar por el apoyo en el trabajo de campo.

A toda la gente de la Sierra Madre de Chiapas que nos brindó ayuda desinteresada: A Don Octavio Díaz, a Don José, A Doña Blanca y su familia, a Doña Petronila y familia, a Don Salomón, a Don Heriberto y su hijo Adalí, a Doña Saira, a Don Efraín, a Don Romeo y su familia, a Don Angelino Salas y su familia, a Don Erineo Vazquez y su familia, a Don Miguel Méndez y su familia, a Don Rodolfo, a Don Delfino, a Don Pedro Morales y su familia, a don Genaro, a don Oliveiro, a mi prima Graciela y su familia, a Don Conrado, a don Rolando y su Familia.

A todos ellos por contribuir, para que este trabajo pudiera ser realizado. Gracias.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	1
II. MARCO TEÓRICO.....	3
2.1. Importancia de la temperatura en anfibios anuros	3
2.2. Termorregulación	6
2.3. Ecología térmica	7
2.3.1 Parámetros térmicos.....	7
2.4. Eficiencia termoregulatoria.....	9
2.5. Modelos para el estudio de ecofisiología de anfibios.....	10
2.6. Descripción de la especie de estudio.....	11
III. ANTECEDENTES	13
IV. OBJETIVOS.....	16
V. ZONA DE ESTUDIO	17
VI. MÉTODO	20
6.1. Construcción del modelo biofísico y calibración para evaluar la temperatura operativa (T_o)	20
6.2. Requerimientos térmicos	20
6.3 Influencia de la altitud en la temperatura corporal (T_c).....	21
6.4. Evaluación de los índices de Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b).....	21
6.5. Análisis estadístico.....	22
VII. RESULTADOS.....	24
7.1. Calibración del modelo biofísico para medir temperatura operativa (T_o).....	24
7.2. Requerimientos térmicos: Temperatura corporal (T_c), temperatura del sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a).....	24
7.3 Efecto de la altitud en la temperatura corporal (T_c).....	30
7.4. Temperatura de selección (T_{sel}).....	31
7.5. Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b): Precisión termoregulatoria (d_b) y Calidad térmica del ambiente (d_e).....	33
VIII. DISCUSIÓN	40
8.1. Calibración	40
8.2. Requerimientos térmicos	40
8.3 Efecto de la altitud en la temperatura corporal (T_c).....	42

8.4. Temperatura de selección (T_{sel})	42
8.5. Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b): Precisión termoregulatoria (d_b) y Calidad térmica del ambiente (d_e)	45
IX. CONCLUSIONES	49
X. RECOMENDACIONES	50
XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES	51
XII. ANEXOS	61

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Localidades de muestreo de <i>Craugastor loki</i> en la Sierra Madre de Chiapas.	19
Cuadro 2. Promedio \pm error estándar de la temperatura corporal (T_c) de <i>Craugastor loki</i> , temperatura de sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a), para cada localidad en la Sierra Madre. n = tamaño de la muestra.	26
Cuadro 3. Estadísticos de prueba de t student, Man Whitney-Wilcoxon y valores de p por localidad muestreada en la Sierra Madre en ambos años, 2017 y 2018. Temperatura corporal (T_c), temperatura de selección (T_{sel}), índice de precisión térmica (d_b) y calidad térmica (d_e) de <i>Craugastor loki</i> . Se indican sombreados valores no significativos.	29
Cuadro 4. Temperatura corporal de <i>Craugastor loki</i> por gradiente altitudinal en la Sierra Madre, n=tamaño de la muestra, T_c =temperatura corporal media, Min-Max= temperatura corporal mínima y máxima, σ = Varianza.....	30
Cuadro 5. Promedio \pm error estándar de la temperatura seleccionada (T_{sel}), precisión termoregulatoria (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e), de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre de Chiapas. Se indican el rango altitudinal y n = tamaño de la muestra.....	36
Cuadro 6. Valores del índice de eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b) de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre.	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Muestreo de <i>Craugastor loki</i>	11
Figura 2. Mapa de las localidades de muestreo en la Sierra Madre de Chiapas.....	17

ÍNDICE DE GRÁFICAS

Gráfica 1. Regresión lineal entre la temperatura corporal de <i>Craugastor loki</i> y el modelo biofísico ($R^2 = 0.985$, $n=42$, $p < 0.05$).	24
Gráfica 2. A) Relación entre la temperatura corporal (T_c) con la temperatura del substrato (T_s); B) relación entre la T_c con la temperatura del aire (T_a); C) Relación entre la T_c y el peso corporal (P). Las temperaturas corporales y peso corresponden a <i>Craugastor loki</i> . La línea negra, representa la regresión lineal.	25
Gráfica 3. Temperatura corporal de <i>Craugastor loki</i> registradas en todas las localidades de muestreo de la Sierra madre, por año.	27
Gráfica 4. Temperatura corporal de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad de muestreo en la Sierra Madre por año.	28
Gráfica 5. Relación entre la temperatura corporal (T_c) de <i>Craugastor loki</i> y la elevación en la Sierra Madre. Las líneas negras punteadas representan los gradientes altitudinales. La línea negra representa la regresión lineal.	30
Gráfica 6. Temperatura de selección (T_{sel}) de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad de la Sierra Madre por año.	31
Gráfica 7. Precisión termoregulatoria (d_b) de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad en la Sierra Madre por año.	35
Gráfica 8. Calidad térmica del ambiente (d_e) de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad de la Sierra Madre y por año.	35
Gráfica 9. Distribución de la temperatura corporal (T_c) y temperatura operativa (T_o) de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad de la Sierra Madre, en los años 2017 y 2018. Las líneas negras representan los cuartiles 25% y 75% de la temperatura de selección (T_{sel}), mientras que la línea punteada es la T_{sel} media.	38
Gráfica 10. Distribución de la temperatura corporal (T_c) y de la temperatura operativa (T_o) de <i>Craugastor loki</i> en cada localidad de la Sierra Madre en los años 2017 y 2018. Las líneas negras representan los cuartiles 25% y 75% de la temperatura seleccionada (T_{sel}), mientras que la línea punteada representa la T_{sel} media.	39

RESUMEN

Los anfibios son organismos ectotermos por lo que sus procesos fisiológicos y de comportamiento dependen de la temperatura. *Craugastor loki* es una rana que se distribuye ampliamente, desde el estado de Veracruz en México hasta Honduras, en un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 2000 metros de elevación. El objetivo de este trabajo fue evaluar sus requerimientos térmicos en distintas localidades de la Sierra Madre de Chiapas e identificar si estos requerimientos varían entre localidades y altitud, además determinar cuáles son las estrategias termorreguladoras que emplean para hacer frente a las condiciones que experimentan en los distintos ambientes que ocupan. Se realizaron correlaciones y regresiones lineales de la temperatura corporal entre la temperatura del sustrato, temperatura del ambiente y altitud. Así mismo se comparó la temperatura corporal, temperatura de selección, precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente entre las distintas localidades mediante análisis de varianza. Se encontró que la temperatura corporal de *Craugastor loki* disminuyó conforme aumentó la altitud, y mostró una estrecha relación con la temperatura del sustrato y ambiente. Por otro lado, la temperatura corporal y temperatura de selección fueron distintas entre algunas localidades, manteniendo similitud únicamente con localidades contiguas o que pertenecen a un mismo rango altitudinal. Así también existen diferencias en la precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente entre algunas localidades, mostrando mayor precisión y calidad en zonas de altitud media, disminuyendo hacia los extremos en zonas de baja y elevada altitud. La eficiencia termoregulatoria indicó que *Craugastor loki* puede comportarse como termoconformador y termorregulador.

Palabras clave: Calidad térmica del ambiente, Eficiencia termoregulatoria, Precisión termoregulatoria, Temperatura corporal, Temperatura de selección.

I. INTRODUCCIÓN

Los anfibios son organismos ectotermos que dependen de la temperatura ambiental, la que a su vez juega un papel muy importante en su adecuación biológica (Angilletta, 2009). Esta influye fuertemente en su temperatura corporal; no obstante factores como la hora de actividad, microhábitat, altitud y latitud también se encuentran involucrados (Wygoda, 1984; Navas *et al.*, 2008).

La regulación de la temperatura corporal (termorregulación) y su mantenimiento dentro de los límites de tolerancia o rango óptimo de temperatura es crucial para que un anfibio logre un rendimiento y supervivencia adecuados (Zug, Vitt y Caldwell, 2001; Sanabria *et al.*, 2012). Para esto, dichos organismos emplean una serie de estrategias conductuales (posturas, escapes, escondites, deslizamientos) (Brattstrom, 1963) y fisiológicas (secreciones, aclimatación y evapotranspiración) (Brattstrom y Lawrence 1962; Lillywhite, 1971).

Los parámetros térmicos y las estrategias termorreguladoras varían según la especie de estudio, hábitat e historia natural (Brattstrom, 1963; Navas *et al.*, 2013). Por esto es importante determinarlo en los distintos taxa y no solamente en anfibios; ya que estudios de esta índole además de proporcionar datos térmicos de la especie, brinda un marco de referencia adecuado para realizar estudios de conservación, nicho ecológico, vulnerabilidad al cambio climático, etc. (Romero, 2013).

La ecología térmica es la que se encarga del estudio de la interacción y administración térmica de los organismos desde un punto de vista fisiológico-conductual (Hertz *et al.*, 1993; Navas y Araujo, 2000), además de evaluar cuantitativamente los requerimientos térmicos y describir las estrategias empleadas por cada organismo para regular su temperatura (Hertz *et al.*, 1993; Sanabria *et al.*, 2015).

Para el caso de la especie *Craugastor loki* no existen datos acerca de sus requerimientos térmicos y las estrategias con las que estos organismos hacen frente al ambiente térmico presente en su hábitat. Esta especie de rana cuenta con una

amplia distribución geográfica y dadas las condiciones actuales de los anfibios en vulnerabilidad, la información sobre aspectos básicos de su ecología térmica podría contribuir al entendimiento sobre como los anfibios enfrentan las distintas condiciones térmicas a lo largo de su área de distribución en la Sierra Madre de Chiapas, y por lo tanto aportar a la conservación de esta especie.

Bajo este panorama se realizó el análisis de los requerimientos térmicos de la rana de desarrollo directo *Craugastor loki* en la Sierra Madre de Chiapas, describiendo su temperatura corporal, las interacciones con su ambiente y estrategias (termorregulación). Estos rasgos ecofisiológicos son lo que tienen un papel importante para hacer frente a las condiciones térmicas presentes a lo largo de la zona de estudio.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. Importancia de la temperatura en anfibios anuros

La temperatura es un factor abiótico fundamental en la adecuación biológica de muchos organismos. Afecta no solo la cinética de los procesos bioquímicos y fisiológicos sino también la velocidad a la que la energía y materiales pueden extraerse del medio y emplearse para el mantenimiento, crecimiento y reproducción (Bernardo y Spotila, 2006; Hill *et al.*, 2008). En los anfibios puede causar efecto a distintas escalas y niveles de organización, ya que al ser ectotermos dependen totalmente de ella, influyendo en casi todos sus aspectos fisiológicos y de comportamiento (Anguilleta, 2009). Por lo tanto, estando en su ambiente, el objetivo principal de los anfibios será mantener la temperatura corporal lo más próxima a las temperaturas óptimas, y así poder realizar los procesos adecuados que le permitan mejorar su rendimiento y supervivencia.

Por ejemplo, el metabolismo en anfibios mantiene una relación lineal con la temperatura. Estas relaciones son positivas, aunque el organismo se mantenga en reposo o actividad; sin embargo, la actividad metabólica suele ser alta a temperaturas altas (Gatten *et al.*, 1992). Aunque los anuros y urodelos presenten la misma sensibilidad térmica, los urodelos pueden experimentar tasas de metabolismo más bajas en comparación de los anuros (Gatten *et al.*, 1992). La demanda energética también es mayor cuando las temperaturas son altas y viceversa. En el caso de anuros de zonas templadas, muestran una mayor demanda energética en la primavera y verano, en comparación del otoño e invierno, donde es menor; mientras que para anuros tropicales se espera que las demandas energéticas sean altas en todo el año con excepción de la temporada de seca (Carey 1979; Lüddecke 1997).

La habilidad para adquirir y procesar presas también es influenciada por la temperatura. Cuando estas son muy bajas, la disponibilidad de presas disminuye; mientras que ha temperaturas muy altas, la actividad se encuentra mayormente limitada por las condiciones extremas, aunque las presas sean abundantes (Fraser, 1976; Jaeger 1980). Estudios indican que algunos anuros consumen mayor cantidad

de alimento a determinadas temperaturas, por ejemplo, juveniles de *Anaxyrus boreas* comen más a temperaturas de 27 °C que en 14 °C o 20 °C (Lillywhite *et al.*, 1973), en cambio algunos sapos como *A. americanus* exhiben un bajo rendimiento en la alimentación cuando se encuentran en bajas temperaturas (Stevens, 1988).

La tasa de paso de alimento a través del sistema digestivo y la eficiencia con la que se asimila la energía, también es afectada por la temperatura. Anuros de la especie *Anaxyrus terrestris* no muestran diferencia en la asimilación de energía en un rango de temperaturas de 20 °C a 30 °C (Smith, 1976). Sin embargo, Bobka *et al* (1981) reportan que salamandras de la especie *Plethodon cinereus* asimilan cerca del 90% de energía adquirida mediante la alimentación cuando la temperatura es de 10 °C, 85% a 15 °C y 80% en 20 °C, indicando que la tasa metabólica incrementa con la temperatura mientras que la eficiencia en la asimilación de energía decrece. Las tasas de digestión incrementan con la temperatura mientras que el tiempo de digestión disminuye, y puede que esto sea un patrón general en anfibios.

En el desarrollo embrionario, los embriones experimentan tasas más altas en temperaturas cálidas que en frías, aunque el tamaño del huevo también ejerce influencia en las tasas de desarrollo (Bradford, 1990). Un ejemplo claro son los sapos de *Scaphiopus couchii* que tardan tan solo 12 horas en desarrollar sus pequeños huevos cuando estos son depositados en piscinas desérticas con una temperatura de 34 °C (Zweifel, 1968). En cambio, *Ascaphus truei*, un sapo que habita en arroyos u estanques con temperatura fría, tiene huevos más grandes que tardan alrededor de seis semanas en desarrollarse dentro de un rango de temperatura de 4-10 °C (Brown, 1975). Los anfibios de zonas frías que presenten desarrollo directo tendrán tasas de desarrollo lentas. Por otra parte, en el desarrollo larval, la diferenciación (la transición de un estado de desarrollo) es más sensitiva a las fluctuaciones en la temperatura que el crecimiento (producción de tejidos nuevos). Incluso el desarrollo será más rápido cuando las temperaturas sean cálidas en comparación de las frías, aunque las temperaturas bajas proporcionen un mayor tamaño corporal (Smith-Gill y Berven 1979). En el caso de anuros juveniles y adultos que correspondan a latitudes y altitudes más altas, el crecimiento es más lento y tardan más tiempo en alcanzar la madurez

sexual en comparación de poblaciones de la misma especie que habiten en zonas cálidas (Berven *et al.*, 1979).

El rendimiento locomotor disminuye en temperaturas bajas y muestra una abrupta caída cuando las condiciones son extremas, a pesar de eso no condiciona todos los casos en su totalidad. *Lithobates clamitans* y *L. pipiens* no experimentan cambios en el rendimiento del salto cuando las temperaturas se encuentran entre los 10-25 °C (Huey y Stevenson, 1979; Tracy, 1979). Mientras que el canto, es influenciado por el efecto provocado en las contracciones musculares, que se emplean para generar señales de comunicación (Wong *et al.*, 2004). Así también, cuando las temperaturas son frías, la sensibilidad auditiva es menor, ya que parte del sistema nervioso central y periférico involucrados en la percepción del canto son afectados (Stiebler y Narins, 1990; Narins, 1995).

La fisiología y requerimientos térmicos en anfibios divergen respecto a la historia térmica, ecología y estructura espacio-temporal del hábitat de cada taxón (Heatwole *et al.*, 1965; Navas *et al.*, 2013). Aunado a esto, la temperatura crea patrones de distribución geográfica en los anfibios, ya que su variación a través del espacio hará que las especies con requerimientos térmicos específicos o que solo puedan ser proporcionado por ciertas áreas, en este caso las endémicas de distribución restringida e incluso las de zonas tropicales, sean incapaces de establecerse en zonas con condiciones térmicas fuera de sus límites de tolerancia, ya que su rango de tolerancia es estrecho. Mientras que los individuos de rangos térmicos amplios (euritermos) como los de zonas templadas, serán capaces de colonizar mayor espacio geográfico con una gran variedad de ambientes térmicos (Gibbs y Breisch 2001; Carroll *et al.*, 2009; Girardello *et al.*, 2010). Es por esto que la regulación de la temperatura es muy importante en los anfibios, de lo contrario las funciones sufrirían un desajuste provocando el declive de los organismos, disminuyendo su rendimiento y provocando su muerte (Navas *et al.*, 2008).

2.2. Termorregulación

La temperatura corporal de los anfibios es el resultado de la temperatura entrante y saliente transmitidas a través de mecanismos de transferencia de calor como la convección, conducción y radiación. Además, la temperatura corporal también se ve influenciada por la hora del día en que se realiza la actividad y el tipo de microhábitat que seleccione (Navas *et al.*, 2013). La forma de regular la temperatura varía entre los taxa con ecologías diferentes, sin embargo, el objetivo principal es mantener la temperatura corporal dentro del rango óptimo o ya sea dentro de los límites de tolerancia térmica, aunque una de las principales restricciones en los anfibios sea su piel permeable, por lo que les es importante mantener una compensación entre la temperatura y humedad (Navas *et al.*, 2013).

Los anfibios tropicales son activos durante la noche, estos actúan como termoconformadores, ajustándose a la temperatura que les ofrece el ambiente (Labra *et al.*, 2008). En el caso de algunos anuros de zonas templadas y de alta elevación, las temperaturas de actividad nocturnas llegan a ser tan bajas que los individuos optan por refugiarse en microhábitats con temperaturas superiores a las del ambiente. En cambio, los anfibios diurnos pueden ser termorreguladores y termoconformadores; aprovechando la variedad de microclimas disponibles en el hábitat, intercambiando calor con el sustrato (tigmotermia) o absorbiéndolo de la radiación solar directa (heliotermia) (Anguilleta 2009). En las zonas de alta elevación; anuros de estadios larvarios, juveniles y adultos muestran actividad diurna desplazándose de un microhábitat a otro, aprovechando las altas temperaturas del día para optimizar las tasas de desarrollo, crecimiento y digestión. Las especies heliotérmicas de zonas altas toman baños de sol; así mismo, postrados en sustratos húmedos compensan el incremento de temperatura mediante enfriamiento evaporativo (Brattstrom, 1959; Lillywhite, 1975). Otras especies arborícolas poseen un mecanismo fisiológico que disminuye la pérdida de agua, segregando una mucosa que crea en la piel una resistencia a la pérdida de agua (Amey y Grigg, 1995)

La aclimatación es otro mecanismo fisiológico que permite a los anfibios ajustarse a una temperatura determinada en un corto plazo y de forma natural (Hillman *et al.*, 2009) además de concederle la capacidad de operar más eficientemente a diferentes niveles ambientales (Brattstrom y Lawrence, 1962). No obstante, existen anuros, en especial las formas tropicales, que muestran poca o ninguna respuesta a la aclimatación (Christian *et al.*, 1989; Navas, 1997).

2.3. Ecología térmica

La ecología térmica se encarga de evaluar la interacción del organismo y la temperatura, cuáles son los mecanismos implicados y como se administran (Navas, 2007). La metodología que se emplea influye una variedad de parámetros necesarios para conocer los requerimientos térmicos e interpretar la regulación de la temperatura (Vit y Caldweel, 2009). A continuación, se mencionan su definición y método de obtención.

2.3.1 Parámetros térmicos

- Temperatura corporal (T_c): es la temperatura del cuerpo de un organismo medida mediante un termómetro, a partir de esta se pueden obtener la temperatura corporal promedio de una población, o su valor respecto a determinada hora del día. Así también existen diferentes alternativas para obtener este parámetro, como lo son registros de temperatura ventral, inguinal, cloacal, bucal e incluso radiotelemetría sensible a la temperatura (Brattstrom, 1963; Blouin-Demers y Nadeau, 2005).
- Temperatura sustrato (T_s): es el valor de la temperatura del sustrato en la cual se encuentra el organismo, se obtiene mediante un termómetro que registra la temperatura de la superficie del sustrato, en algunos estudios la miden a un centímetro dentro del suelo (Brattstrom, 1963).
- Temperatura del aire (T_a): la temperatura del aire o del ambiente. La medida es tomada por un termómetro, como máximo cinco centímetros por encima del

organismo para que así la medición sea correspondiente al microclima ocupado por el individuo (Brattstrom, 1963).

- Temperatura operativa (T_o): son registros de temperatura experimentada por un modelo biofísico estacionario de un organismo, dentro de algún microhábitat determinado (Rowley y Alford, 2010). Para obtener este parámetro, se utilizan dispositivos de almacenamiento de datos (datalogger) inmerso dentro un modelo biofísico de plástico, yeso o agar; empleado para el registro de temperatura a determinados intervalos de tiempo en el día (Navas y Araujo, 2000).
- Temperatura óptima (T_{op}): es la temperatura corporal media del rango obtenido en un gradiente térmico, indicando el valor de la temperatura cuando el rendimiento del organismo es óptimo (Vit y Caldweel, 2009).
- Temperatura de selección o preferida (T_{sel}): son el rango de temperatura seleccionada por un organismo dentro de un gradiente térmico artificial de laboratorio, cuando este no encuentra restricciones para termorregular (Hutchison y Dupre, 1992; Hertz *et al.*, 1993). Los valores de este parámetro térmico son influenciados por las condiciones en que los organismos se encuentran, por ejemplo: el estado de hidratación, edad, en proceso de digestión (Anderson y Andrade, 2017).
- Temperatura crítica máxima (CT_{max}) y mínima (CT_{min}): es la temperatura máxima y mínima que un organismo puede soportar. Este parámetro se obtiene mediante experimentos que analizan la respuesta de los organismos cuando son sometidos a condiciones extremas de temperatura (caliente y frío). Existen diferentes alternativas para realizar esta prueba, por ejemplo, las temperaturas letales (TL) registran el valor de la temperatura cuando el organismo muere, las alternativas no letales señalan el valor de la temperatura corporal cuando el

organismo muestras las primeras señales de espasmos o ya sea la pérdida del equilibrio (Lutterschmidt y Hutchison, 1997).

- Rango De Tolerancia Térmica: es determinado por la temperatura crítica máxima y mínima, el tamaño del intervalo es variable respecto a la especie (Brattstrom, 1968; Cowles y Bogert 1944).

2.4. Eficiencia termoregulatoria

La eficiencia termorreguladora (E) es la capacidad que tienen los individuos para regular su temperatura dentro de un rango óptimo (T_{sel}). Esta es evaluada a través de la ecuación: $E=1-(d_b/d_e)$, donde d_b y d_e son índices: el índice de precisión térmica o termoregulatoria d_b y el índice de calidad térmica de ambiente d_e . Dichos índices son determinados a partir de la diferencia que existe entre la temperatura de selección respecto a la temperatura del cuerpo y del ambiente. Se dice que cuando la temperatura corporal y temperatura operativa se encuentran dentro del rango de temperaturas preferidas, la diferencia será de cero, señalando que la precisión térmica y calidad térmica de son altas. Por el contrario, si los valores de temperatura corporal y temperatura operativa son ligeramente distantes del rango térmico, la precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente serán moderadas; y si son totalmente distantes, serán bajas. El valor de la eficiencia termorreguladora oscila entre cero y uno. Cuando los animales no termorregulan, seleccionan microhábitats al azar aceptando las temperaturas operativas, en tanto los valores de la precisión termoregulatoria y calidad térmica serán parecidos, produciendo un valor de eficiencia termorreguladora cercano a cero; indicando un comportamiento termoconformador, ya que el ambiente proporciona las condiciones ideales que no le implican un mayor esfuerzo para alcanzar la temperatura de selección. En cambio, cuando los valores de eficiencia termorreguladora son cercanos a uno, la índice precisión térmica es menor que el de calidad térmica, indicando que el organismo termorregula constantemente o habita en lugares donde la temperatura no le favorece para alcanzar la temperatura de selección. Valores de eficiencia termorreguladora negativos ocurren cuando los

animales activos evitan microhábitats que proveen temperaturas operativas dentro del rango de temperatura de selección, debido a que puede existir abundancia de depredadores o por ausencia de alimento en determinados sitios (Hertz *et al.*, 1993).

Blouind-Demers y Weatherhead (2001) han argumentado ciertos problemas de calcular el índice de eficiencia termorreguladora como lo indica Hertz *et al* (1993), entre estos esta: la falta de poder de interpretación biológica, ya que este esconde las variaciones que los índices de precisión termoregulatoria y calidad térmica puedan presentar, además de que diferentes combinaciones de dichos índices (d_b y d_e) pueden llevar al mismo valor de eficiencia termorreguladora (E). Por lo que estos proponen calcular el índice mediante una simple resta: índice de calidad térmica menos el índice de precisión en la termorregulación (d_b-d_e).

2.5. Modelos para el estudio de ecofisiología de anfibios

El registro de la temperatura ambiental es crucial para la evaluación de la termorregulación en anfibios. Es por esto que los fisiólogos se encargaron de diseñar modelos físicos capaces de llegar a simular el comportamiento termorregulador de un organismo en modo estacionario además de que puedan generar datos para interpretar la temperatura (Navas y Araujo, 2000).

Existen diferentes tipos de modelos físicos, compuestos por diferentes materiales, que van desde esponja, tubos de cobre, yeso, plástico y agar. Su eficiencia y precisión pueden variar, mostrando preferencia por algunos materiales, aun así, dichos materiales son capaces de generar resultados adecuados para el análisis de la temperatura (Bartelt y Peterson, 2005). En el caso de anfibios, se ha propuesto la utilización de modelos de agar granulado de grado molecular (Navas y Araujo, 2000).

Por otra parte, muchos autores han implementado el uso de dispositivos de almacenamiento de datos (dataloggers) en la construcción de modelos biofísicos, con la finalidad de obtener un registro más preciso y eficiente de la temperatura, ya que los dataloggers son termómetros programados para registrar automáticamente la

temperatura en determinados intervalos de tiempo (Wygoda, 1984; Navas y Araujo, 2000).

2.6. Descripción de la especie de estudio

Craugastor loki es una especie de anuro terrestre y hojarasquero, de desarrollo directo, regularmente pequeño. Las hembras alcanzan mayor tamaño que los machos con una longitud hocico-cloaca de hasta 30 mm (Figura 1). Son individuos con coloraciones que varían de anaranjado a café, pasando por tonos pálidos con o sin manchas oscuras. La superficie ventral es inmaculada (Shannon y Werler, 1955).



Figura 1. Muestreo de *Craugastor loki*.

Generalmente, la cabeza es más ancha que larga, siendo lisa en la parte superior. Los parpados son bastante pustulosos. El tímpano es grande y visible, rodeado en la parte superior por una cresta supratimpánica. Las fosas nasales se sitúan lateralmente. Una banda de color negra se extiende entre las fosas nasales y los cantos medios, continuando sobre la cresta supratimpánica desde el canto lateral hacia las pústulas del hombro. Las superficies dorsales y laterales del cuerpo son cubiertas por crestas y pústulas. Los dedos de manos y pies no presentan membranas interdigitales, pero están cubiertos de tubérculos articulares y supernumerarios. Poseen tubérculo metatarsal interno y accesorios (Shannon y Werler, 1955). Son ovíparos, reproduciéndose durante la estación húmeda. Los machos vocalizan al llegar el ocaso para atraer hembras y aparearse mediante amplexo (Figura 1). Las hembras ovopositan entre 20 y 30 huevos que tendrán un desarrollo directo en nidos terrestres

de elevada humedad, espesor de hojarasca y cobertura herbácea alta (Urbina-Cardona y Reynoso, 2009).

Craugastor loki se encuentra ampliamente distribuido en México, Guatemala, Belice, El Salvador y Honduras. Ocupa elevaciones que van desde el nivel del mar hasta 2 100 metros de elevación (Frost, 2021). En México ocurre en estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas (Lynch, 2000). Para el estado de Chiapas, se tienen registros en todas sus regiones fisiográficas (Johnson *et al.*, 2015).

III. ANTECEDENTES

Estudios de los aspectos térmicos en anfibios tuvieron un inicio en los años 50's cuando McFarland (1955), Zweifel (1957) y Hutchison, (1961) determinaron temperaturas máximas en larvas y adultos de salamandras, mientras Brattstrom y Lawrence (1962) en anuros de zonas templadas y tropicales. Dichos autores concluyeron que los urodelos poseen rangos de tolerancia térmica un poco más pequeños en comparación de los anuros, además de que estos límites llegan a ser más amplios en anfibios de zonas templadas o de alta elevación que en los de zonas tropicales.

Posteriormente Heatwole *et al* (1965) y Christian *et al* (1988) demostraron que algunos anfibios tropicales como es el caso de *Eleutherodactylus coqui*, no experimentan cambios en sus límites térmicos cuando son aclimatados a diferentes temperaturas, argumentando que los anfibios de zonas tropicales poseen poca o nula capacidad de aclimatación en comparación de las formas de zonas templadas como *Eleutherodactylus richmondi*, las cuales si se aclimatan. Aunado a esto Brattstrom (1968) indicó como *Craugastor fleischmanni* siendo un anuro de zonas templadas de alta elevación, no muestra respuesta a la aclimatación, recalcando que existen excepciones.

Hutchison y Dupre (1992) recopilaron información de otros estudios y analizaron la temperatura de selección en varios anfibios. Concluyeron que estadios larvarios de salamandras, tritones y anuros pueden llegar a seleccionar amplios intervalos de temperaturas preferidas (0 °C a 35 °C); mientras que cuando son adultos llegan a seleccionar un rango no tan amplio para las salamandras (0 °C a 25 °C) y un rango estrecho en el caso de los anuros (25 °C a 30 °C). Así mismo, otros autores han demostrado que distintos factores como el estadio de desarrollo, estado de nutrición y nivel de hidratación influyen en el valor de las temperaturas de selección, además de que estas pueden tomarse como un parámetro conservativo (Anderson y Andrade, 2017; Floyd, 1984; Carey, 1978).

Por su parte Lambrinos y Kleier (2003) y Sanabria *et al* (2004) se encargaron de demostrar algunos supuestos formulados por Brattstrom (1963) respecto a los baños de sol tomados por anfibios heliotérmicos de zonas templadas; mientras que Valdivieso y Tamsitt (1974), Lillywhite (1975) y Carey, (1978) respecto a la evapotranspiración como estrategia fisiológica de enfriamiento.

Navas *et al* (2013) en un estudio similar al de Brattstrom (1963) reporta los requerimientos térmicos de los anfibios, pero en un gradiente de elevación tropical, evaluando las temperaturas corporales y de sustrato en las distintas altitudes y biomas. Concluye que a medida que aumenta la elevación, la temperatura corporal media de los anfibios tropicales disminuye linealmente, pero la variación intrapoblacional aumenta. Además, señala que estas relaciones están influenciadas por la estructura del bioma, mostrando matices locales y específicos de las especies.

En estas últimas décadas distintos autores centraron sus estudios en la evaluación de la precisión termoregulatoria (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e) propuesta por Hertz *et al* (1993), pero en anuros en diferentes temporadas (húmeda/seca). En este caso, Anderson *et al* (2018) determinaron que *Rhinella icterica* presenta mayor precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente en la estación seca ($d_b= 2.34$ °C y $d_e = 2.44$ °C) que en la estación húmeda ($d_b = 4.9$ °C y $d_e = 3.3$ °C). Similarmente Sanabria *et al* (2015) indicaron que *Rhinella spinulosa* no es precisa termoregulando en la estación húmeda ($d_b= 12.7$ °C); cabe mencionar que en este estudio no reportó valores de d_b para la temporada de seca, y d_e en ambas temporadas. Contrariamente *R. arenarum* y *O. occidentalis* mostraron ser más precisas termoregulando en la estación húmeda ($d_b= 4.4$ y $d_b= 2.6$, respectivamente) que en la estación seca ($d_b= 6.7$ y $d_b= 3.8$ respectivamente), mientras que la calidad térmica del ambiente fue inversa ($d_e= 8.8$ y $d_e= 7.8$ respectivamente) en la estación húmeda y ($d_e= 5.7$ y $d_e= 4.1$ respectivamente) en la estación seca (Sanabria *et al.*, 2011; Sanabria *et al.*, 2012).

En lo que respecta a *Craugastor loki*, Urbina-Cardona y Reynoso (2009) reportaron que hembras grávidas de la selva perennifolia de los Tuxtlas ocupan microhábitats con temperaturas de 23 °C - 31 °C, mostrando afinidad por la alta

cobertura y espesor de hojarasca, alta cobertura herbácea, humedad relativa alta, e independencia a los cuerpos de agua. Así mismo Ojeda (2008) reportó temperaturas de sustrato (21.5 °C - 26.9 °C) para congéneres de *Craugastor*, lo que indica que individuos del género pueden mantener temperaturas corporales cercanas a este rango, ya que la relación positiva entre temperatura corporal, temperatura del sustrato y temperatura del aire para algunos anuros ya ha sido ampliamente documentada (Sanabria *et al.*, 2004; Güizado-Rodríguez *et al.*, 2013; Gómez-Hoyos *et al.*, 2016).

Estos estudios realizados en anfibios demuestran que estos organismos poseen una variedad de mecanismos y estrategias para hacer frente a las condiciones térmicas, las mismas que a su vez están ligadas al hábitat e historia natural y que son variables en cada uno de ellos. Esto indica la importancia de conocer cuáles son los requerimientos térmicos de *Craugastor loki* y como varían en su hábitat.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar los requerimientos térmicos de la rana de desarrollo directo *Craugastor loki* en la Sierra Madre de Chiapas.

Objetivos particulares

- Determinar los siguientes requerimientos térmicos: Temperatura corporal y temperatura de selección, así como la temperatura de sustrato y temperatura del aire, en distintas localidades de la Sierra Madre de Chiapas.
- Estimar las relaciones entre la temperatura corporal con la temperatura del sustrato y la temperatura del aire.
- Evaluar la influencia de la altitud en la temperatura corporal.
- Determinar la calidad térmica del hábitat, la precisión termoregulatoria y eficiencia de la termorregulación de la especie en cada localidad muestreada.
- Comparar los requerimientos térmicos temperatura corporal y temperatura de selección entre las localidades de muestreo.
- Comparar los índices de calidad térmica y precisión termoregulatoria entre las distintas localidades de muestreo.
- Definir la eficiencia termoregulatoria en las distintas localidades.

V. ZONA DE ESTUDIO

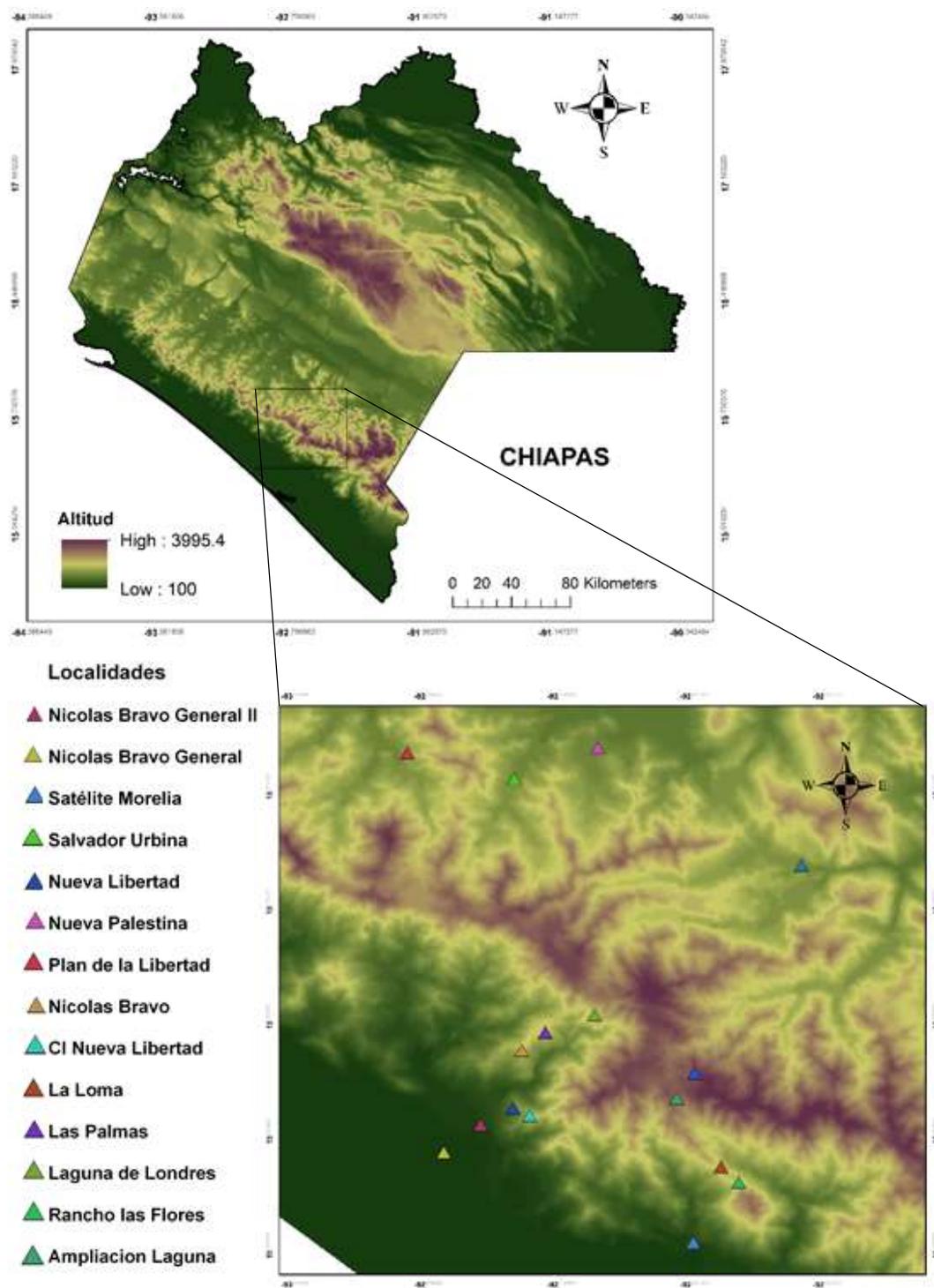


Figura 2. Mapa de las localidades de muestreo en la Sierra Madre de Chiapas.

El presente estudio se llevó a cabo en la Sierra Madre de Chiapas. Esta región fisiográfica es una cadena montañosa que se extiende en forma paralela a la planicie costera del pacífico, desde la parte suroeste del estado de Chiapas junto a Oaxaca, hasta el extremo sureste conectado con Guatemala. Las elevaciones van desde los 1,500 m en la parte norte, hasta 3,800 m en la frontera guatemalteca (Rzedowski, 2006).

Alberga tipos de vegetación como la Selva Baja Caducifolia, extendiéndose en altitudes menores a ambos lados del parteaguas con especies como *Bursera simaruba*, *Tabebuia rosea* y *Cedrela odorata*, entre otras. Las orillas de los ríos de la zona norte y altitudes medias son cubiertas por el Bosque Estacional Perennifolio con árboles frecuentes de *Albizia caribaea*, *B. simaruba* y *C. mexicana*. El Bosque Lluvioso de Montaña Baja se encuentra en las laderas bajas a lo largo de la Sierra Madre de Chiapas, donde especies como *Terminalia amazonai*, *Aspidosperma megalocarpon*, *Ficus crassiuscula*, *B. simaruba* y arbustos del género *Chamaedorea* son abundantes. El Bosque de Pino-Encino se distribuye ampliamente a altitudes medias y altas en la vertiente Norte, conformándose de pinos y encinos entremezclados con algunos *Cupressus*. El Bosque de Pino-Encino-Liquidámbar, Bosque Lluvioso de Montaña y Bosque Perennifolio de Neblina se localizan en la porción sur de la sierra, con abundantes especies como *Liquidambar styraciflua*, *Carpinus caroliniana*, *Pinus montezumae*, *Quercus candicans*, *Q. oocarpa*, *Q. spotifolia*, *Dendropanax populifolius*, *Perrottetia longistylis*, *Cyathea fulva* y *C. aldecrenata* (Breedlove, 1981; Luna-Reyes y Suarez- Velázquez, 2008).

Es el hábitat de muchas especies, entre los que destacan mamíferos: *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Tapirus bairrdii*, *Bassariscus sumichrasti*. Aves: *Oreophasis derbianus*, *Pharomachrus mocinno*. Reptiles: *Cerrophidion godmani*, *Bothriechis bicolor*, *Abronia matudai*. Anfibios: *Plectrohyla lacertosa*, *Bolitoglossa franklini*, *Craugastor matudai* entre otros. Incluso reservas de la Biosfera como La Sepultura, El Triunfo, El Tacaná y la Encrucijada se localizan dentro de sus márgenes (Luna-Reyes y Suarez- Velázquez, 2008).

Se seleccionaron 14 localidades de muestreo dentro de la Sierra Madre, las cuales se detallan en el siguiente cuadro.

Cuadro 1. Localidades de muestreo de <i>Craugastor loki</i> en la Sierra Madre de Chiapas.			
Localidad	Código	Municipio	Altitud (msnm)
Nicolás Bravo General	GnalNB	Mapastepec	0-300
Nicolás Bravo General II	GnalNB-II	Mapastepec	0-300
Satélite Morelia	SatMor	Acacoyagua	0-600
Salvador Urbina	Salurb	Ángel Albino Corzo	600-900
Nueva Libertad	NvaLib	Mapastepec	600-900
Nueva Palestina	Palestina	Ángel Albino Corzo	600-900
Plan de la Libertad	PlanLib	La Concordia	600-1200
Nicolás Bravo	NBI	Mapastepec	900-1200
CI Nueva Libertad	CINvaLib	Mapastepec	900-1500
La Loma	LaLoma	Acacoyagua	1200-1500
Las Palmas	Palmas	Mapastepec	1200-1500
Laguna de Londres	LagLon	Mapastepec	1200-1800
Rancho las Flores	RLFlor	Acacoyagua	1500-1800
Ampliación Laguna	AmpLag	Acacoyagua	1800-2300

VI. MÉTODO

6.1. Construcción del modelo biofísico y calibración para evaluar la temperatura operativa (T_o)

Se construyeron 10 modelos de plastilina en forma rana con un tamaño de 35 mm, estos fueron elaborados de acuerdo a la metodología propuesta por Navas y Araujo (2000). Los modelos fueron cubiertos con látex líquido, aplicando 10 capas en intervalos de cuatro horas cada una. Una vez obtenidos los moldes de látex se procedió a llenarlos hasta la mitad de su capacidad con agar Molecular Genetics® 1.10 g/100 ml. Coagulado el agar se colocó en la parte central del modelo, un dispositivo activo para el registro de temperatura de la marca iButton y con agar se procedió a llenarlo en su totalidad con la finalidad de mantener el dispositivo iButton inmerso dentro del modelo (Roznik y Alford, 2012).

Obtenido el modelo biofísico, se sometió a una prueba de calibración, la cual consistió en registrar la temperatura operativa mediante el dispositivo iButton inmerso en el modelo y la temperatura del organismo vivo con un termómetro de contacto Fluke 51 II®, cada tres minutos por dos horas bajo condiciones controladas. Finalmente, se realizó una correlación con los datos de temperatura para verificar si el modelo biofísico representaba adecuadamente el aumento de temperatura de la especie de estudio, conforme se aumentaba la temperatura ambiental.

6.2. Requerimientos térmicos

El muestreo se llevó a cabo en temporada de lluvia, de junio a octubre, en los años 2017 y 2018. Se realizaron recorridos nocturnos a partir de las 19:00 hasta 01:00 horas a través de senderos en el bosque lluvioso de montaña baja y bosque de niebla, los cuales son hábitats de *C. loki*. Se utilizó la técnica de búsqueda por encuentros visuales, y el llamado de su canto para detectarlos y encontrar a los organismos (Heyer *et al.*, 1994). Una vez localizado un individuo se procedió a lo siguiente: con ayuda de un termómetro de contacto Fluke 51 II® se tomó la temperatura corporal (T_c) en la

parte dorsal de los individuos sin ser manipulados, la temperatura del sustrato (T_s) y del ambiente (T_a). Posteriormente se determinó el peso, el sexo y edad de cada individuo. La altitud y posición geográfica se determinaron con ayuda de un GPS Garmin®.

6.3 Influencia de la altitud en la temperatura corporal (T_c)

Se establecieron ocho gradientes de altitud con un intervalo de 300 metros cada uno, estos fueron identificados usando el programa ArcMap 10.8. Posteriormente se calculó la varianza en cada gradiente altitudinal y se procedió a compararlas. Se realizó análisis de regresión lineal entre la T_c y altitud (Navas *et al*, 2013).

6.4. Evaluación de los índices de Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b)

Diez o más organismos de cada población fueron capturados para medir la temperatura seleccionada (T_{sel}) en un gradiente térmico. Este fue construido, en un encierro de madera de 100 x 70 x 50 cm, con un extremo enfriado por hielos y otro extremo calentado con emisiones de una parrilla eléctrica. El intervalo de temperatura fue de 10 °C a 38 °C. La superficie del suelo del gradiente fue cubierta por hojarasca que fue constantemente humedecida a lo largo del experimento. La temperatura corporal se registró en la parte dorsal de cada individuo cada hora con un total de cinco mediciones de cada individuo.

La temperatura operativa (T_o), definida como la temperatura que dispone el organismo en el ambiente, fueron registradas mediante los modelos de agar. Se construyeron 10 modelos biofísicos, los cuales fueron distribuidos, uno cada 10 metros en diferentes microhábitats donde usualmente se encontrarían individuos de *C. loki*. Estos midieron la temperatura del ambiente cada 10 minutos durante 24 horas.

A partir de estos criterios se procedió a calcular la precisión en la termorregulación d_b la cual es la desviación entre la T_c y T_{sel} , además de la calidad térmica del ambiente d_e , que es la diferencia de la T_c y T_o respecto a la temperatura

seleccionada. Cuando los valores d_b y d_e son bajos, indican alta precisión térmica y una buena calidad térmica del ambiente; mientras que valores altos indican una precisión y calidad térmica baja para la especie (Hertz *et al.*, 1993).

El índice de eficiencia termoregulatoria de Hertz se calculó con la siguiente ecuación $E=1-(d_b/d_e)$. En donde una E cercana a uno indica que los organismos son termorreguladores activos. Mientras que una E igual o cercana cero indica que los organismos no están termorregulando o son termoconformadores (Hertz *et al.*, 1993). El índice de Blouind-Demers y Weatherhead se calculó mediante una simple resta: índice de calidad térmica menos el índice de precisión en la termorregulación (d_b-d_e) (Blouind-Demers y Weatherhead, 2001).

6.5. Análisis estadístico

Se comprobó la normalidad de los datos de temperatura corporal (T_c), temperatura de sustrato (T_s), temperatura del ambiente (T_a), temperatura de selección (T_{sel}), índice de precisión termoregulatoria (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e), usando las pruebas de Shapiro Wilk y Kolmogorov Smirnov. Mientras que la homocedasticidad se determinó con la prueba de Levene (Zar, 2010). Todos los parámetros a excepción de los índices d_b y d_e pasaron las pruebas de normalidad y homocedasticidad.

La correlación entre el modelo biofísico y el organismo vivo se llevó a cabo mediante el coeficiente de correlación de Pearson, así mismo para las correlaciones entre T_c , T_s y T_a por localidad. La correlación de la T_c con la T_s , T_a , P y altitud, en general para todas las localidades de la Sierra Madre fueron realizados mediante una regresión lineal. Las comparaciones de varianza entre gradientes altitudinales se realizaron por medio de la prueba de Levene (Zar, 2010).

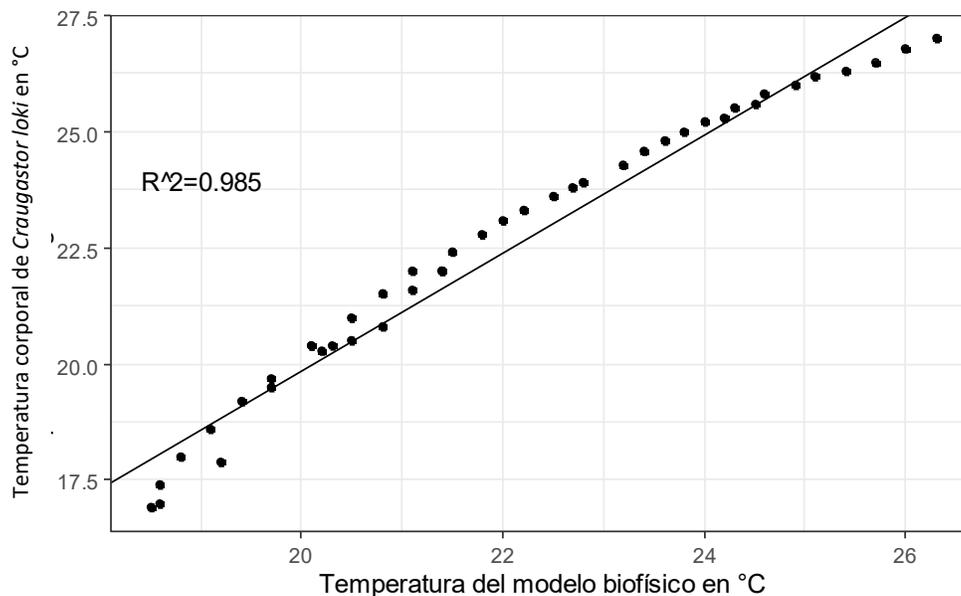
Se usó el análisis de varianza (Anova) para la comparación de las temperaturas corporales y temperaturas de selección entre localidades. Posteriormente se realizó el contraste de Tukey (*Post Hoc*) para las comparaciones múltiples. Se usaron pruebas t de student para comparar las T_c y T_{sel} , mientras que la prueba de Mann Whitney-Wilcoxon para las d_b y d_e , cuando fueron evaluadas en ambos años en una misma

localidad, respectivamente. La prueba de Mann Whitney-Wilcoxon se empleó para las comparaciones múltiples entre las d_b y d_e de las distintas localidades (Zar, 2010). Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa R 3.6.3. (R Development Core Team, 2018).

VII. RESULTADOS

7.1. Calibración del modelo biofísico para medir temperatura operativa (T_o).

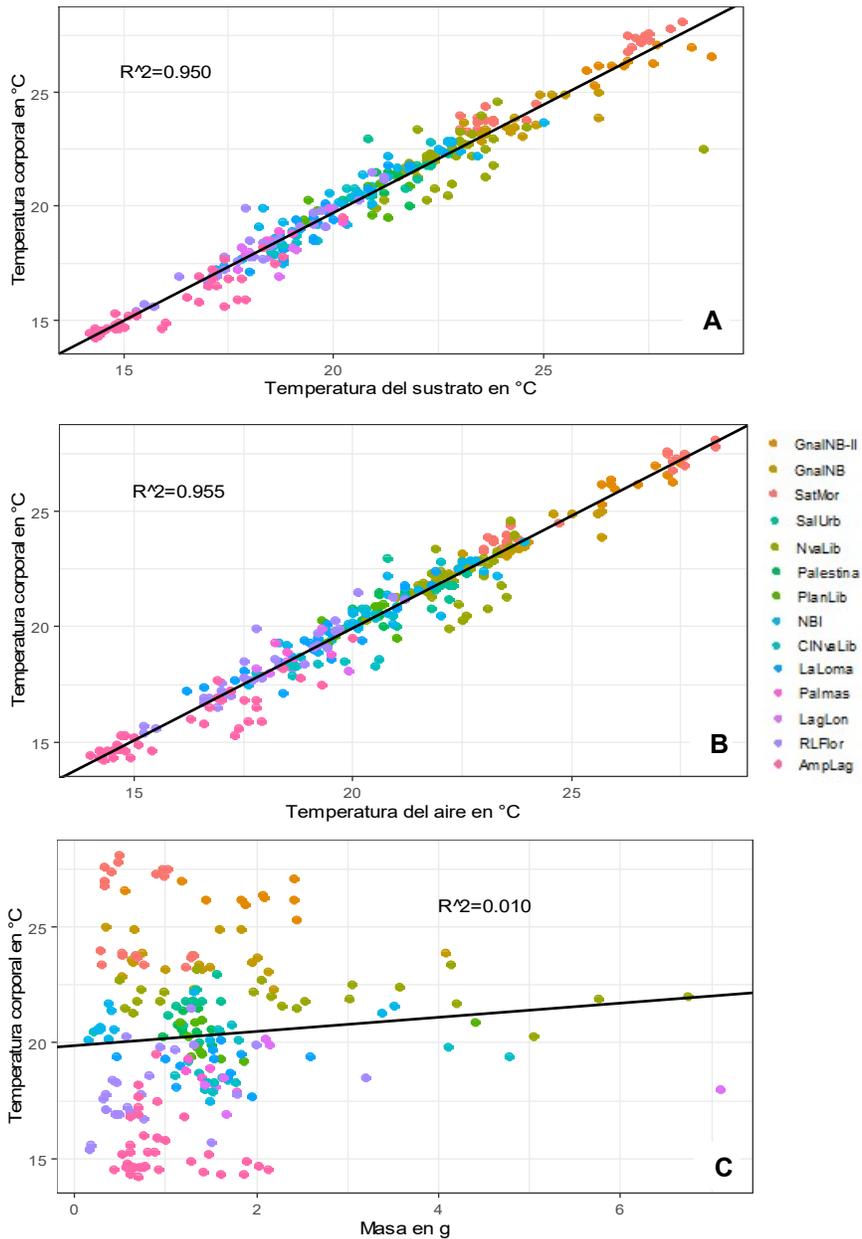
El valor de la correlación entre el organismo vivo y el modelo biofísico fue de $R^2 = 0.985$, $n = 42$, ($p < 0.05$) (Gráfica 1). Lo que indica que el modelo representa adecuadamente el aumento de temperatura de la especie de estudio, con respecto al aumento que el organismo vivo realiza.



7.2. Requerimientos térmicos: Temperatura corporal (T_c), temperatura del sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a).

Se tomó un total de 291 registros de temperatura corporal (T_c) de individuos de *Craugastor loki*, 182 durante el 2017 y 109 en el 2018. Para la temperatura del sustrato (T_s) y del aire (T_a) se obtuvieron un total 329 registros, 196 en el 2017 y 133 en 2018. Mientras que para el peso (P) fueron 260 registros, 174 en 2017 y 86 en 2018. Los valores promedio de T_c , T_s y T_a , se encuentran resumidos en el cuadro 2 por cada localidad y el peso en el Anexo 1.

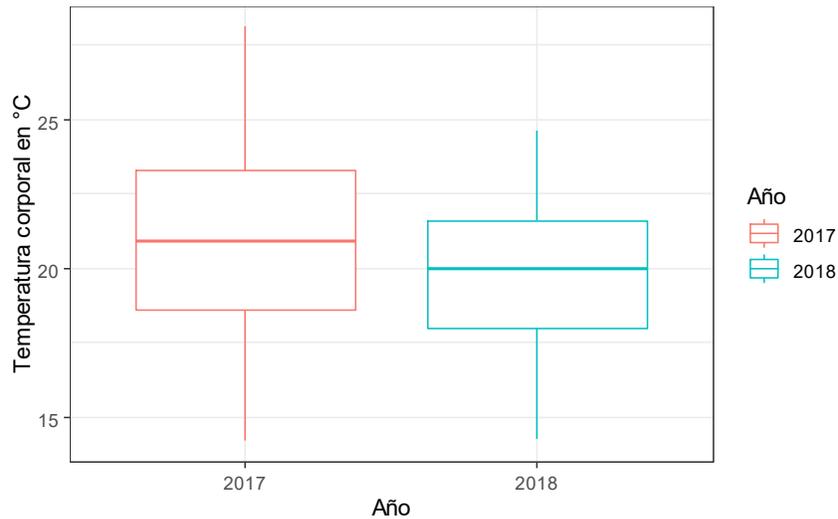
Se registró una alta correlación entre la T_c y T_s (Gráfica 2A) ($F_{1,289}$, $R^2=0.95$, $p<0.05$), así como la T_c y la T_a (Gráfica 2B) ($F_{1,289}$, $R^2=0.95$, $p<0.05$). Sin embargo, no se encontró relación entre la T_c con el peso ($F_{1,216}$, $R^2=0.01$, $p>0.05$) (Gráfica 2C).



Gráfica 2. A) Relación entre la temperatura corporal (T_c) con la temperatura del sustrato (T_s); B) relación entre la T_c con la temperatura del aire (T_a); C) Relación entre la T_c y el peso corporal (P). Las temperaturas corporales y peso corresponden a *Craugastor loki*. La línea negra, representa la regresión lineal.

Cuadro 2. Promedio \pm error estándar de la temperatura corporal (T_c) de <i>Craugastor loki</i> , temperatura de sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a), para cada localidad en la Sierra Madre. n = tamaño de la muestra.						
Localidad (*msnm)	T_c (°C)		T_s (°C)		T_a (°C)	
	2017	2018	2017	2018	2017	2018
GnalNB (0-300)	23.72 \pm 0.19 n= 17		24.38 \pm 0.25 n= 17		23.96 \pm 0.25 n= 17	
GnalNB-II (0-300)	26.33 \pm 0.16 n= 10		27.18 \pm 0.31 n= 10		26.46 \pm 0.22 n= 10	
SatMor (0-600)	25.31 \pm 0.38 n= 24		25.37 \pm 0.38 n= 26		25.33 \pm 0.42 n= 26	
Salurb (600-900)		21.63 \pm 0.23 n= 11		21.91 \pm 0.18 n= 11		21.9 \pm 0.17 n= 11
NvaLib (600-900)	21.98 \pm 0.14 n= 29	22.33 \pm 0.26 n= 20	22.14 \pm 0.12 n= 28	23.37 \pm 0.29 n= 22	21.92 \pm 0.12 n= 28	22.86 \pm 0.13 n= 22
Palestina (600-900)		20.66 \pm 0.15 n= 12		20.86 \pm 0.15 n= 12		20.48 \pm 0.11 n= 12
PlanLib (600-1200)	20.07 \pm 0.22 n= 11		20.41 \pm 0.31 n= 11		19.97 \pm 0.21 n= 11	
NBI (900-1200)	21.08 \pm 0.31 n= 21	20.83 \pm 0.77 n= 6	21.14 \pm 0.35 n= 24	20.58 \pm 0.40 n= 15	21.01 \pm 0.33 n= 24	20.24 \pm 0.49 n= 15
CINvaLib (900-1500)	20.61 \pm 0.29 n= 10	18.41 \pm 0.10 n= 11	20.50 \pm 0.19 n= 14	18.92 \pm 0.12 n= 11	20.42 \pm 0.18 n= 14	19.12 \pm 0.26 n= 11
LaLoma (1200-1500)	18.85 \pm 0.20 n= 15	19.96 \pm 0.87 n= 8	19.27 \pm 0.16 n= 14	20.04 \pm 0.76 n= 8	18.80 \pm 0.23 n= 14	19.79 \pm 0.83 n= 8
Palmas (1200-1500)		18.68 \pm 0.23 n= 5		19.08 \pm 0.2 n= 12		18.97 \pm 0.38 n= 12
LagLon (1200-1800)		18.49 \pm 0.35 n= 11		18.84 \pm 0.19 n= 15		18.33 \pm 0.20 n= 15
RLFlor (1500-1800)	17.96 \pm 0.31 n= 26	19.51 \pm 0.49 n= 7	17.85 \pm 0.27 n= 29	19.81 \pm 0.40 n= 7	17.64 \pm 0.25 n= 29	19.54 \pm 0.45 n= 7
AmpLag (1800-2300)	14.83 \pm 0.12 n= 23	16.60 \pm 0.3 n= 18	14.95 \pm 0.15 n= 23	17.38 \pm 0.29 n= 20	14.74 \pm 0.14 n= 23	17.49 \pm 0.22 n= 20
Sierra Madre (0-2300)	20.82 \pm 0.26 n= 182	19.74 \pm 0.22 n= 109	21 \pm 0.26 n= 196	20.15 \pm 0.19 n= 133	20.75 \pm 0.26 n= 196	19.93 \pm 0.18 n= 133

La temperatura corporal promedio de *Craugastor loki* en todas las localidades de muestreo en la Sierra Madre difirió en ambos años ($F_{1,290} = 10.127$, $p < 0.0001$) mostrando temperaturas más altas en promedio y también con un mayor rango en el año 2017 que en el año 2018 (Gráfica 3, Cuadro 2).



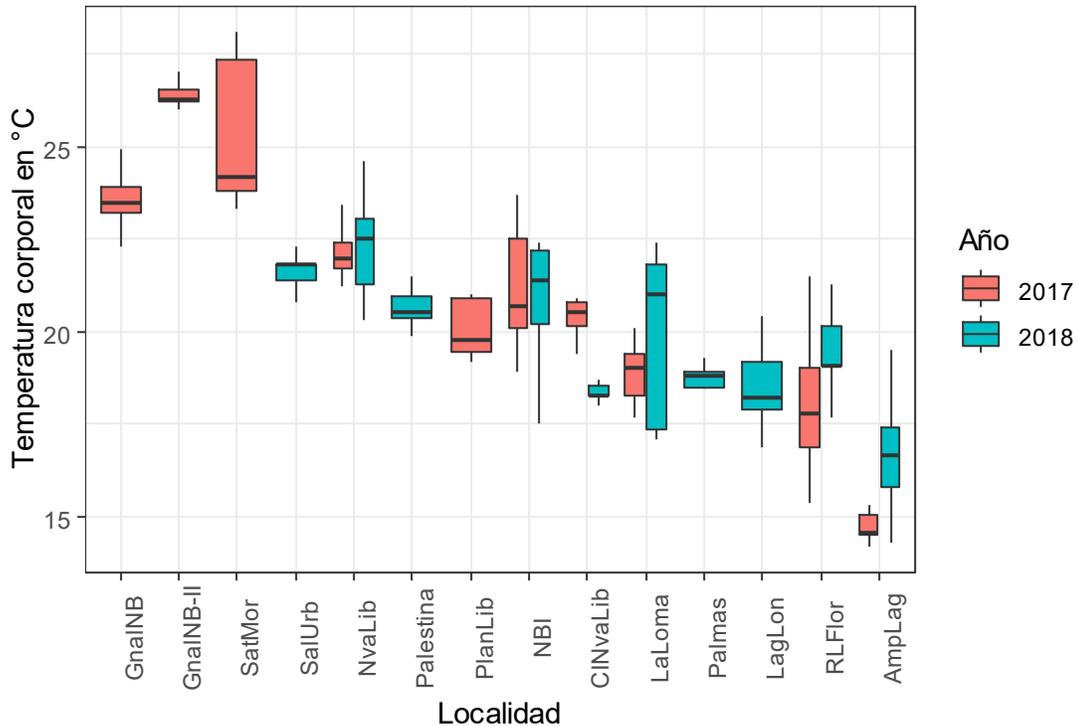
Gráfica 3. Temperatura corporal de *Craugastor loki* registradas en todas las localidades de muestreo de la Sierra madre, por año.

A continuación, se usa el nombre completo de las localidades para la descripción de los siguientes resultados, mientras que el código de los nombres (Cuadro 1) se usó solo en los cuadros y gráficas.

Para el año 2017 la temperatura corporal (T_c) promedio más alta fue registrada en Satélite Morelia. En lo que respecta a los rangos de T_c , el más amplio fue registrado en El Rancho las Flores con una amplitud de 6.1 °C. Los rangos más estrechos se presentaron en Nicolás Bravo General II y Plan de la Libertad, y aunque la amplitud fue similar (1.8 °C), la primera localidad tuvo registros más altos que Plan de la Libertad. En cuanto a la temperatura corporal promedio más baja, se presentó en Ampliación Laguna (Cuadro 2). Ver Anexo 2 para los rangos entre el valor máximo y mínimo de los registros de temperatura corporal.

Para el año 2018, la T_c promedio más elevada fue registrada en Nueva Libertad. Mientras que la T_c más baja en promedio fue en Ampliación Laguna. Respecto a los rangos de T_c , La Loma y Ampliación Laguna presentaron los rangos más amplios, con

una amplitud de 5.2 °C; no obstante, la temperatura más alta fue en La Loma. El rango más estrecho (1.3 °C) fue registrado en CI Nueva Libertad (Cuadro 2).



Gráfica 4. Temperatura corporal de *Craugastor loki* en cada localidad de muestreo en la Sierra Madre por año.

Los resultados del análisis de varianza y la prueba *post hoc* de la temperatura corporal entre localidades se muestran en el Anexo 5 y 6 para el año 2017 y Anexo 7 y 8 para el año 2018. Se indican con las mismas letras, grupos de localidades que mostraron similitud en sus temperaturas corporales. En el año 2017 hubo diferencias significativas entre la T_c en algunas localidades ($F_{9,53} = 978.27, p < 0.0001$). Ampliación Laguna (grupo A), Nicolás Bravo General II (F) y Nueva libertad (D), se diferenciaron respecto a todas las demás sin presentar similitud con otras localidades. Los grupos con localidades de temperatura similar fueron: El grupo B, conformado por La Loma y Rancho las Flores; El grupo C, integrado por Plan de la Libertad, CI Nueva Libertad y Nicolás Bravo; y el grupo E, que incluyó a Nicolás Bravo General y Satélite Morelia.

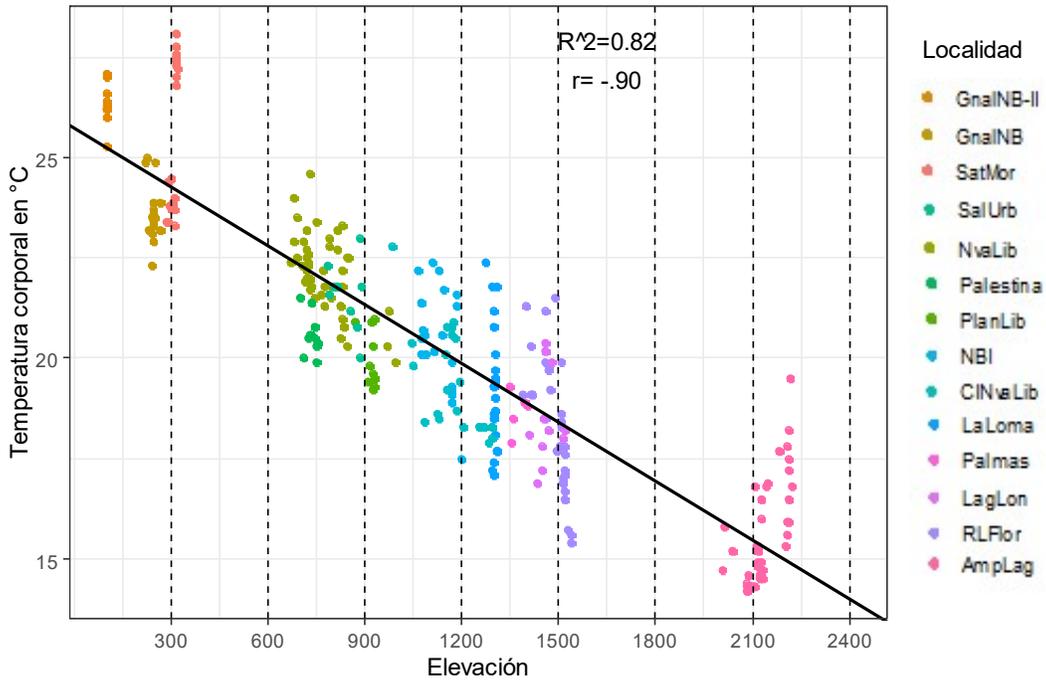
En el año 2018 hubo diferencias significativas también entre las distintas localidades de muestreo ($F_{9,30} = 44.74$, $p < 0.0001$). Ampliación Laguna (Grupo A) no mostró similitud con el resto de las localidades. El grupo B se conformó por CI Nueva Libertad, Laguna de Londres, Las Palmas, La Loma y Rancho Las Flores; compartiendo estas últimas tres localidades con el grupo C, en el que se incluyeron Nicolás Bravo y Nueva Palestina. El grupo D fue integrado por Nueva Palestina del grupo C, La Loma del grupo B y C, y Salvador Urbina. Para el grupo E quedaron incluidas las localidades de Nicolás Bravo del Grupo C, Salvador Urbina del grupo D y Nueva Libertad.

Respecto a las localidades que fueron muestreadas en ambos años, únicamente las ranas de Nueva Libertad, Nicolás Bravo y La Loma presentaron temperatura corporal similar en ambos años. Para Rancho Las Flores y Ampliación Laguna la temperatura corporal fue mayor en el año 2018; contrario a CI Nueva libertad donde la temperatura corporal fue mayor en el año 2017 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Estadísticos de prueba de t student, Man Whitney-Wilcoxon y valores de p por localidad muestreada en la Sierra Madre en ambos años, 2017 y 2018. Temperatura corporal (T_c), temperatura de selección (T_{sel}), índice de precisión térmica (d_b) y calidad térmica (d_e) de *Craugastor loki*. Se indican sombreados valores no significativos.

Localidad	T_c	T_{sel}	d_b	d_e
NvaLib	t=-1.18 gl=29.32 $p=0.246$	t=-6.72 gl=96.86 $p < 0.005$	U=148 $p < 0.005$	U=1133717 $p < 0.005$
NBI	t= 0.29 gl=6.75 $p=0.731$	t=-4.17 gl= 103.94 $p < 0.005$	U=104.5 $p < 0.05$	U=472258 $p < 0.005$
CINvaLib	t=7.2 gl=11.42 $p < 0.005$	t=0.75 gl=110.49 $p=0.53$	U=1.5 $p < 0.005$	U=987308 $p < 0.005$
LaLoma	t=-1.32 gl=7.85 $p=0.221$			
RLFlor	t=-2.69 gl=11.26 $p < 0.05$			
AmpLag	t= -5.31 gl=22.5 $p < 0.005$	t=12.70 gl=97.14 $p < 0.005$	U=414 $p < 0.005$	U=1898376 $p < 0.005$

7.3 Efecto de la altitud en la temperatura corporal (T_c)

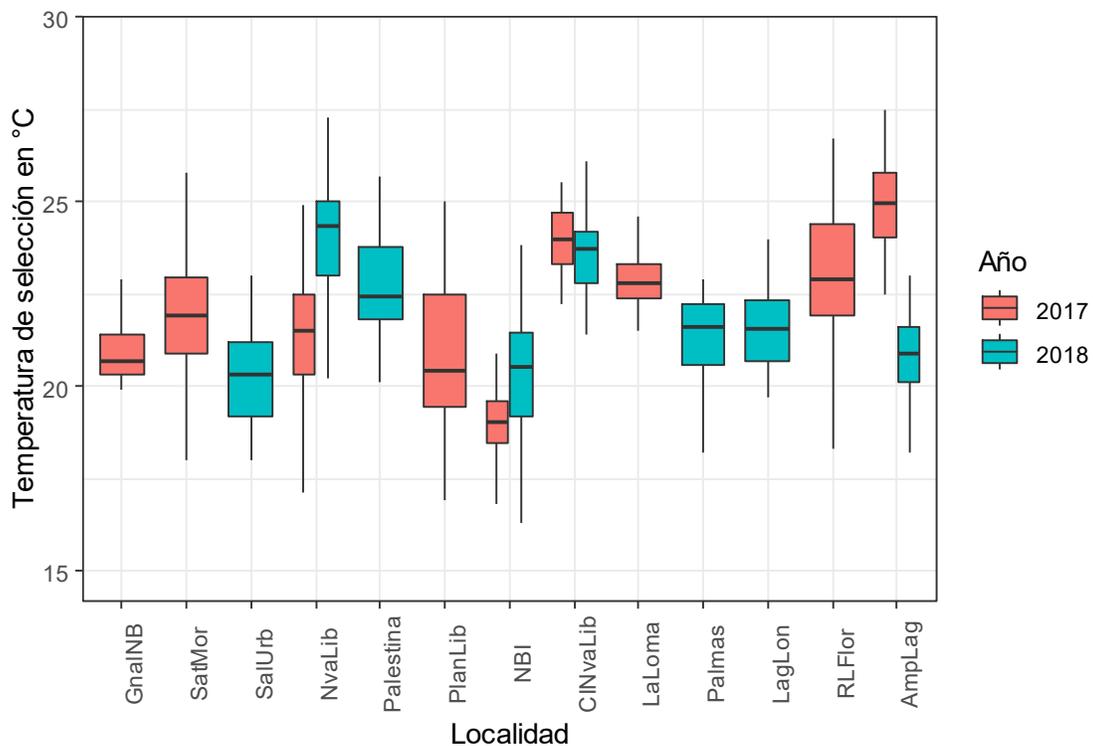


Gráfica 5. Relación entre la temperatura corporal (T_c) de *Craugastor loki* y la elevación en la Sierra Madre. Las líneas negras punteadas representan los gradientes altitudinales. La línea negra representa la regresión lineal.

Cuadro 4. Temperatura corporal de <i>Craugastor loki</i> por gradiente altitudinal en la Sierra Madre, n=tamaño de la muestra, \bar{T}_c =temperatura corporal media, Min-Max= temperatura corporal mínima y máxima, σ = Varianza.			
Gradiente	n	\bar{T}_c (Min-Max)	σ
1 (0-300)	33	24.53 (22.3-27.1)	1.85
2 (301-600)	18	25.78 (23.3-28.1)	3.61
3 (601-900)	71	21.83 (19.9-24.6)	0.97
4 (901-1200)	54	20.51 (17.5-23.7)	1.88
5 (1201-1500)	57	19.08 (16.9-22.4)	1.71
6 (1501-1800)	21	17.34 (15.4-19.9)	1.17
7 (1801-2100)	7	14.74 (14.2-15.8)	0.32
8 (2101-2400)	34	15.79 (14.3-19.5)	1.78

Se encontró una relación lineal entre la temperatura corporal y la altitud, es decir a mayor altitud, menor temperatura corporal (Gráfico 5) ($F_{1,287}$, $R^2=0.82$, $P<0.05$). El análisis de la varianza intrapoblacional indicó diferencias significativas ($F=5.92$, $gl=7$, $p<0.01$) con una varianza mayor en el gradiente dos, y una menor varianza en el gradiente siete, sin mostrar una relación proporcional con en el aumento de la elevación (Cuadro 4).

7.4. Temperatura de selección (T_{sel})



Gráfica 6. Temperatura de selección (T_{sel}) de *Craugastor loki* en cada localidad de la Sierra Madre por año.

Para el estudio de la temperatura de selección (T_{sel}) en el año 2017, los organismos de Ampliación Laguna fueron los que presentaron la T_{sel} media más alta, y la T_{sel} media más baja fue en organismos de Nicolás Bravo. Por otra parte, el rango intercuartil, primer y tercer cuartil (25%-75%), más amplio se observó en Plan de la Libertad, mientras que los más estrechos, fue en Nicolás Bravo General y La Loma.

Para el año 2018 la T_{sel} media más alta fue registrada en organismos de Nueva libertad. Mientras que los organismos de Salvador Urbina la T_{sel} media más baja. Respecto al rango intercuartil, en Nicolás Bravo se registró el rango más amplio y en Ampliación Laguna el más estrecho (Cuadro 5). Los valores del primer y tercer cuartil de las T_{sel} se indican en el Anexo 3.

El rango de los valores mínimos y máximos de la temperatura de selección son amplios en todas las localidades, siendo más amplio en Ampliación Laguna en 2017 y en Laguna de Londres en 2018. Y el más estrecho en Salvador Urbina en 2017 y Nueva Palestina en 2018 (Anexo 1).

Se indican con las mismas letras, grupos de localidades que mostraron similitud en la temperatura de selección (Anexo 9 y 10). Por año, en el 2017, la temperatura de selección (T_{sel}), Ampliación Laguna (grupo G), CI Nueva Libertad (Grupo F), y Nicolás Bravo (Grupo A) fueron diferentes estadísticamente, entre estas localidades y con respecto al resto ($F_{8,180} = 159.52, p < 0.0005$). Las localidades pertenecientes al grupo B mostraron similitud con las del grupo C. Así mismo localidades del grupo D mostraron similitud con algunas localidades del grupo C y del grupo E.

En el año 2018, se encontraron diferencias significativas en las T_{sel} por localidad ($F_{7,176} = 56.38, p < 0.0005$), integrando a Ampliación Laguna en el grupo A con Nicolás Bravo y Salvador Urbina; y en el grupo B con Laguna de Londres y Las Palmas. El grupo C quedó definido únicamente por Nueva Palestina, mientras que el grupo D incluyó a CI Nueva Libertad y a Nueva Libertad (Anexo 11 y 12).

Las localidades de Nueva Libertad, Nicolás Bravo y Ampliación Laguna en las cuales se determinó la temperatura de selección en ambos años, mostraron diferencias significativas, para CI Nueva Libertad las T_{sel} fueron similares (Cuadro 3).

7.5. Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b): Precisión termoregulatoria (d_b) y Calidad térmica del ambiente (d_e).

Craugastor loki mostró un comportamiento termoconformista en la mayoría de las localidades (Cuadro 6), y una eficiencia termoregulatoria (E) cercana a cero, a excepción de Nueva Libertad (2017) y Nicolás Bravo (2018). En cambio, utilizando los índices de calidad térmica y precisión térmica (d_e-d_b), describen que *C. loki*, presenta un comportamiento termorregulador a excepción de algunas localidades mencionadas a continuación.

Por año, en el 2017 las localidades de Satélite Morelia, Nicolás Bravo y La Loma mantuvieron la temperatura operativa (T_o) igual o más próxima al intervalo de las temperaturas de selección (T_{sel}). En 2018, las localidades de Nueva Libertad, Palestina, CI Nueva Libertad, Las Palmas y Laguna de Londres también muestran este mismo patrón. Aquí los índices E y d_e-d_b fueron negativos indicando que las ranas enfrentan condiciones térmicas diferentes a las que prefieren.

La localidad en donde *C. loki* tuvo la mayor precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente fue Plan de la libertad, en el año 2017; con el 100% de registros de las T_c y el 85% de las T_o dentro del intervalo de las T_{sel} . El índice de eficiencia térmica (E) fue indeterminado, sin embargo, presentó un comportamiento termoconformador, ya que el ambiente térmico fue el adecuado y está dentro del rango de la temperatura seleccionada (T_{sel}). No obstante, según el índice (d_e-d_b) el comportamiento es termorregulador ya que el 15 % de las T_o están fuera del rango de T_{sel} , indicando que las ranas emplearon algún mecanismo para mantener su temperatura corporal (T_c) distinta de la temperatura operativa (T_o).

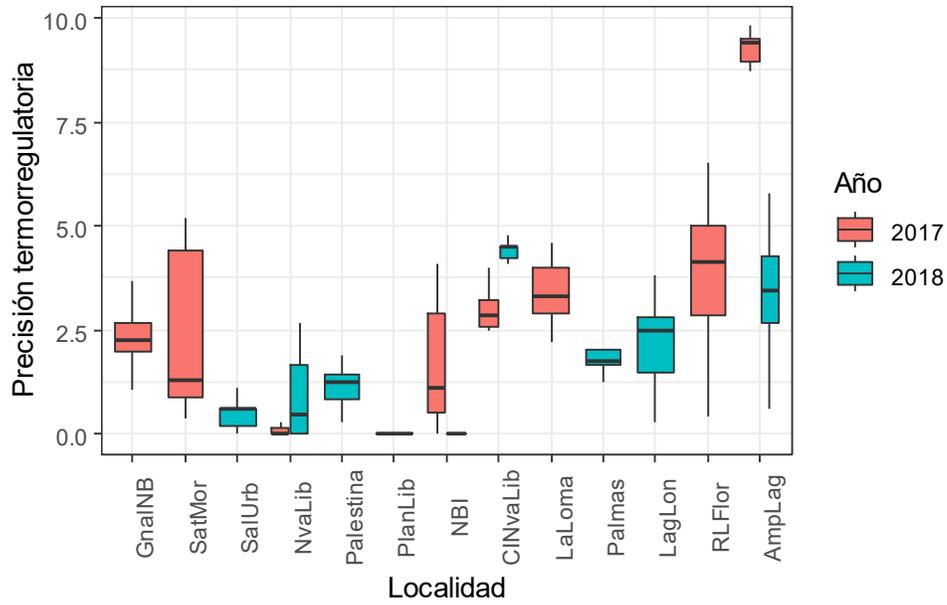
Ampliación Laguna fue la localidad con los índices más bajos tanto en precisión térmica como en calidad térmica del ambiente. En el año 2017 el 100% del registro de las T_c y T_o fueron menores a las T_{sel} . En 2018 solo el 0.3% de las T_o fue similar a la T_{sel} , mientras que el 99.7% de T_o y el 100% de T_c fueron menores. El índice (E) indicó que se comportan como termoconformadores y el índice (d_e-d_b) indica que presentan un comportamiento termorregulador.

La proporción de temperaturas corporales (T_c) y operativas (T_o) ubicadas dentro y fuera de cada rango intercuartil de las temperaturas seleccionadas son explicadas en la gráfica 11 y 12 para todas las localidades en el año 2017 y 2018.

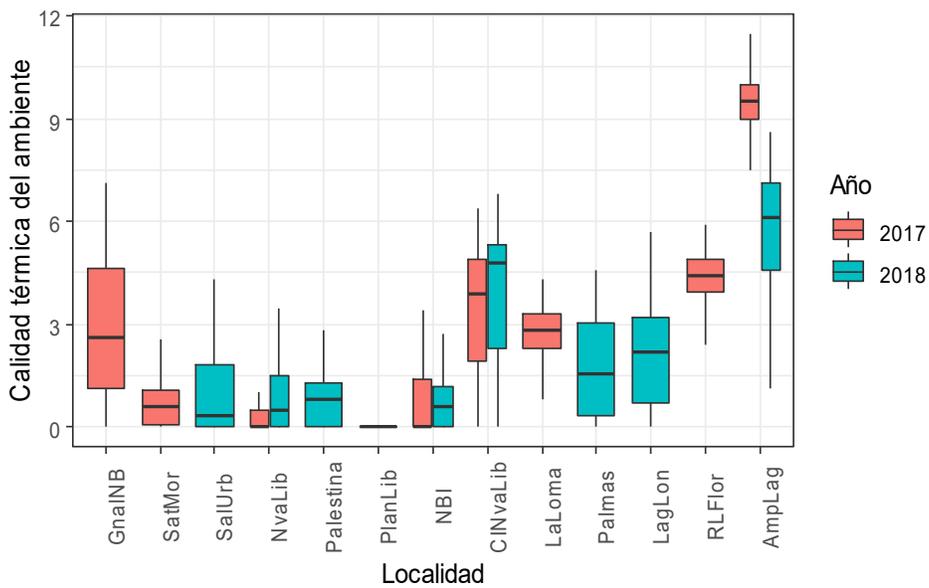
Tanto la precisión termoregulatoria (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e) mostraron diferencias entre localidades para los años 2017 y 2018. Se indican con las mismas letras, grupos de localidades que mostraron similitud tanto en precisión termoregulatoria y calidad térmica del ambiente.

En el 2017, Ampliación Laguna (grupo E) la precisión térmica (d_b) fue totalmente diferente del resto de las localidades (Anexo 13 y 14). Mientras que las localidades de Nueva Libertad y Plan de la Libertad (grupo A) fueron diferentes estadísticamente de las localidades de CI Nueva Libertad, Nicolás Bravo General, La Loma y Satélite Morelia (grupo B). Las localidades CI Nueva libertad, La Loma y Rancho las Flores mostraron similitudes en el índice de precisión térmica (grupo C). Finalmente, las localidades de Nicolás Bravo, CI Nueva Libertad, Nicolás Bravo General, y Satélite Morelia (grupo C) presentaron similar magnitud en d_b . Para d_e , únicamente la localidad de Nicolás Bravo General y La Loma mostraron similitud, siendo el resto totalmente distintas (Anexo 17).

En 2018, la precisión térmica (d_b) en Ampliación Laguna, Las Palmas, Nicolás Bravo y Salvador Urbina fueron similares entre ellas (grupo A). Mientras que Laguna de Londres y Las Palmas también tuvieron similar d_b (grupo B). CI Nueva Libertad y Nueva Libertad mostraron similar d_b (grupo C) y diferentes a las mencionadas anteriormente. Ampliación Laguna, Salvador Urbina y Nicolás Bravo también presentaron d_b similares (grupo D). Finalmente, Nueva Palestina se diferenció del resto de las localidades (grupo E) (Anexo 15 y 16). En el caso de la calidad térmica del ambiente (d_e) Salvador Urbina mostró similitud con Nicolás Bravo y Nueva Libertad. Mientras que Nicolás Bravo únicamente mostró similitud con Nueva Libertad. El resto de las localidades fueron diferentes entre sí (Anexo 18).



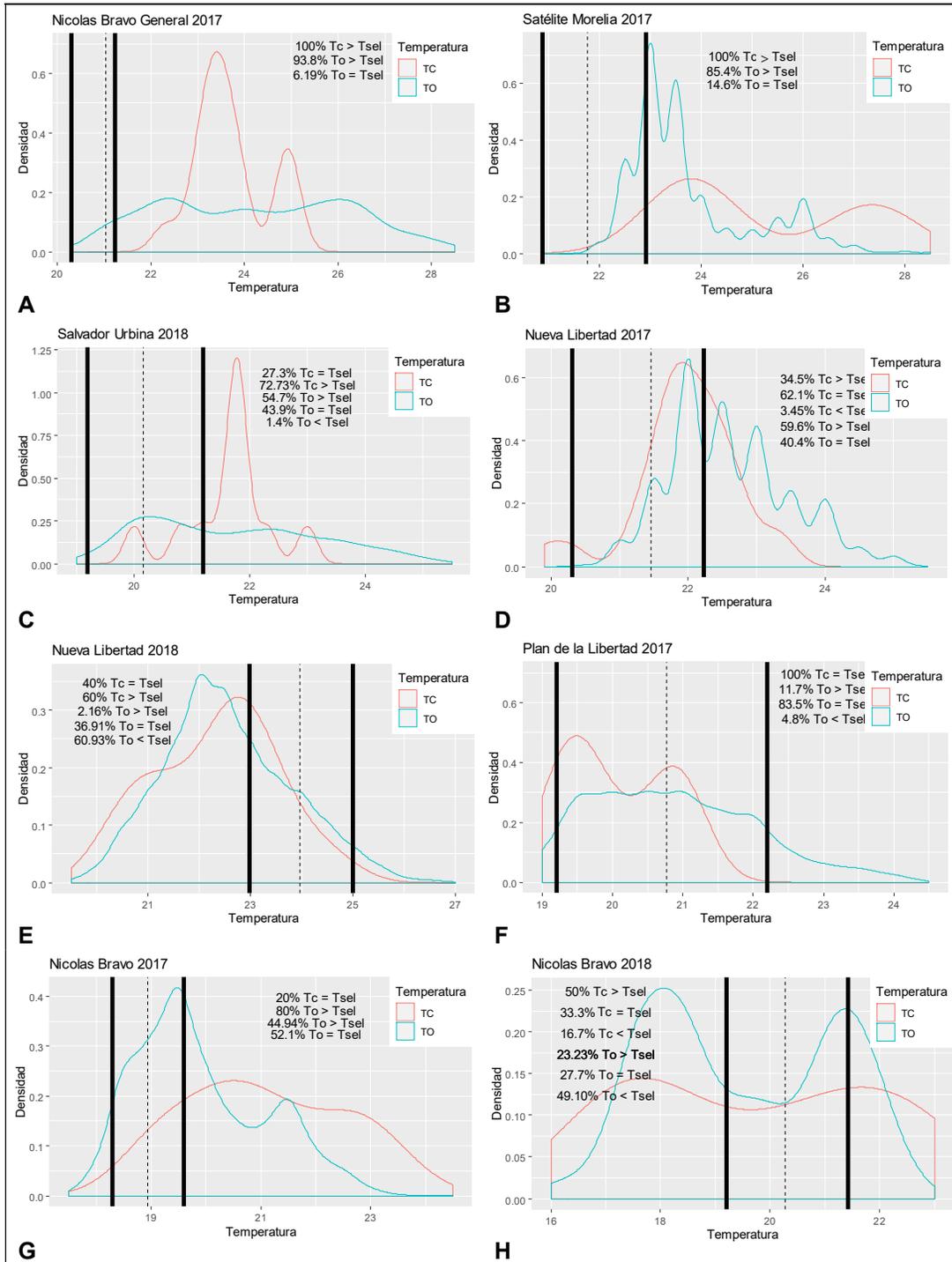
Gráfica 7. Precisión termorregulatoria (d_b) de *Craugastor loki* en cada localidad en la Sierra Madre por año.



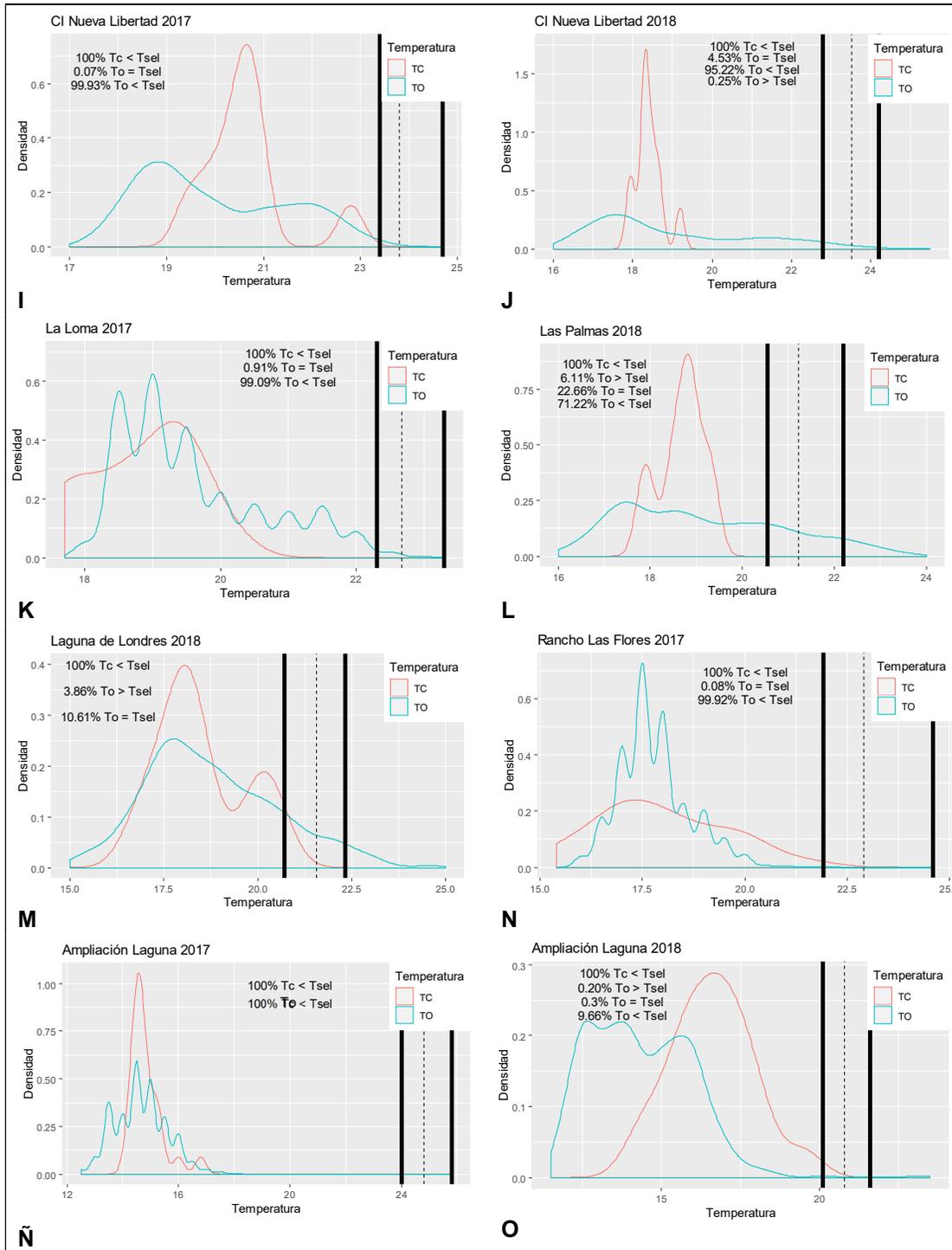
Gráfica 8. Calidad térmica del ambiente (d_e) de *Craugastor loki* en cada localidad de la Sierra Madre y por año.

Cuadro 5. Promedio \pm error estándar de la temperatura seleccionada (T_{sel}), precisión termoregulatoria (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e), de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre de Chiapas. Se indican el rango altitudinal y n = tamaño de la muestra.						
Localidad (msnm)	T_{sel} (°C)		d_b		d_e	
	2017	2018	2017	2018	2017	2018
GnalNB (0-300)	21.03 \pm 1.06		2.48 \pm 0.78		2.89 \pm 1.95	
GnalNB-II (0-300)	n=50		n= 17		n= 1437	
SatMor (0-600)	21.76 \pm 1.87		2.39 \pm 1.85		0.89 \pm 1.14	
	n= 48		n= 24		n= 1313	
Salurb (600-900)		20.2 \pm 1.29		0.57 \pm 0.52		0.9 \pm 1.1
		n= 47		n= 11		n= 1793
NvaLib (600-900)	21.46 \pm 2.16	23.96 \pm 1.65	0.15 \pm 0.30	0.83 \pm 0.93	0.39 \pm 0.59	0.76 \pm 0.79
	n= 52	n= 50	n= 29	n= 20	n= 1381	n= 2132
Palestina (600-900)		22.7 \pm 1.37		1.13 \pm 0.54		0.85 \pm 0.77
		n= 50		n= 12		n= 1409
PlanLib (600-1200)	20.77 \pm 1.98		0 \pm 0		0.06 \pm 0.24	
	n= 60		n= 11		n=1085	
NBI (900-1200)	18.94 \pm 1.20	20.28 \pm 1.81	1.57 \pm 1.32	0.28 \pm 0.69	0.63 \pm 0.88	0.68 \pm 0.74
	n= 48	n= 60	n= 15	n=6	n= 1048	n= 1059
CINvaLib (900-1500)	23.85 \pm 1.13	23.51 \pm 1.45	2.79 \pm .90	4.39 \pm 0.35	3.43 \pm 1.5	3.87 \pm 1.92
	n=58	n= 55	n= 10	n= 11,3.6-4.9	n= 1477	n= 1589
LaLoma (1200-1500)	22.66 \pm 1.23		3.45 \pm 0.77		2.71 \pm 1.05	
	n=49		n=15		n=1324	
Palmas (1200-1500)		21.21 \pm 1.30		1.87 \pm 0.52		1.7 \pm 1.34
		n=55		n=5		n=1390
LagLon (1200-1800)		21.57 \pm 1.50		2.2 \pm 1.17		2.11 \pm 1.43
		n=60		n=11		n=933
RLFlor (1500-1800)	22.92 \pm 2.02		3.95 \pm 1.56		4.12 \pm 0.86	
	n=48		n= 26		n=1323	
AmpLag (1800-2300)	24.80 \pm 2.02	20.80 \pm 1.28	9.15 \pm 0.59	3.5 \pm 1.29	9.34 \pm 0.92	5.77 \pm 1.55
	n=59	n= 55	n=23	n=18	n=1295	n=1492
Sierra Madre (0-2300)	22.09 \pm 2.37	21.75 \pm 1.98	3.03 \pm 2.92	1.98 \pm 1.63	2.81 \pm 2.92	2.06 \pm 2.15
	n=472	n= 432	n= 176	n=94	n= 11683	n= 11797

Cuadro 6. Valores del índice de eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b) de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre.				
Localidad (msnm)	$E=1-(d_b/d_e)$		d_e-d_b	
	2017	2018	2017	2018
GnaINB (0-300)	0.14		0.41	
GnaINB-II (0-300)				
SatMor (0-600)	-1.68*		-1.5	
Salurb (600-900)		0.36		0.33
NvaLib (600-900)	0.61	-0.09*	0.24	-0.07
Palestina (600-900)		-0.32*		-0.28
PlanLib (600-1200)	0 (Indet)		0.06	
NBI (900-1200)	-1.49*	0.58	-0.94	0.4
CINvaLib (900-1500)	0.18	-0.13*	0.64	-0.52
LaLoma (1200-1500)	-0.21*		-0.74	
Palmas (1200-1500)		-0.1*		-0.17
LagLon (1200-1800)		-0.04*		-0.09
RLFlor (1500-1800)	0.04		0.17	
AmpLag (1800-2300)	0.02	0.39	0.19	2.27
Sierra Madre (0-2300)	-0.08	0.03	-0.22	0.08



Gráfica 9. Distribución de la temperatura corporal (T_c) y temperatura operativa (T_o) de *Craugastor loki* en cada localidad de la Sierra Madre, en los años 2017 y 2018. Las líneas negras representan los cuartiles 25% y 75% de la temperatura de selección (T_{sel}), mientras que la línea punteada es la T_{sel} media.



Gráfica 10. Distribución de la temperatura corporal (T_c) y de la temperatura operativa (T_o) de *Craugastor loki* en cada localidad de la Sierra Madre en los años 2017 y 2018. Las líneas negras representan los cuartiles 25% y 75% de la temperatura seleccionada (T_{sel}), mientras que la línea punteada representa la T_{sel} media.

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Calibración

En la actualidad, los estudios de ecología térmica han implementado el uso de agar para construir modelos biofísicos capaces de representar adecuadamente la ganancia de temperatura e incluso la pérdida de agua en anfibios, supliendo materiales como yeso y cobre, que eran empleados anteriormente (Navas y Araujo, 2000). En el presente estudio, se ha demostrado una vez más la utilidad del uso de agar y de los dispositivos de almacenamiento de temperatura para la construcción de modelos biofísicos de anfibios, en este caso, de la especie *Craugastor loki*.

8.2. Requerimientos térmicos

En este estudio, de manera general, a lo largo de las 14 localidades estudiadas, *C. loki* puede presentar un amplio rango de temperatura corporal, desde los 14.2 °C a los 28.1 °C, con un promedio de 20.5 °C. Este rango de temperatura corporal, está dentro del rango que ha sido reportado para otras especies del género *Craugastor*, donde reportan para *Craugastor berkenbuschii* temperatura corporal de 22.02 °C (un rango de 19.5 °C - 25.5 °C) (Guizado-Rodriguez *et al.*, 2010). Mientras que para *Craugastor stejnerianus* de 21.4 °C (20.1 °C - 22.7 °C) (Gomez-Hoyos *et al.*, 2016) y para *Craugastor occidentalis* de 20.5 °C (18.2 °C - 25.8 °C) (Lara-Reséndiz y Luja 2018).

De forma similar a la temperatura corporal, la temperatura de sustrato registradas en el presente estudio, fueron de un rango de 14.2 °C a 29 °C con un promedio de 20.6 °C y para el ambiente fueron de 14 °C a 28.3 °C con un promedio de 20.34 °C. Así también, en otros estudios que describen la temperatura referente al sustrato o microhábitat ocupado por lo individuos de especies de *Craugastor*, caen dentro de estos rangos similares a los encontrados en el presente estudio. En este caso Ojeda (2008) reporta temperatura media del sustrato de 24.95 °C y 27.36 °C en el ambiente para *Craugastor sabrinus*; mientras que para *Craugastor sandersonii* reporta 24.30 °C

en sustrato y 26.54 °C en el ambiente. Urbina-Cardona (2006) reporta temperatura del microhábitat de 23 °C a 31 °C para hembras grávidas de *Craugastor loki*.

La estrecha relación de la temperatura corporal con la del sustrato y ambiente es confirmada en el presente estudio. Sin embargo, en algunos casos la temperatura corporal de algunos anuros muestra estar más relacionada con la temperatura del ambiente que con la del sustrato, regularmente en hylidos (Brattstrom, 1963). Para este estudio de *Craugastor loki*, en la mayoría de todas las localidades de muestreo en la Sierra Madre de Chiapas, la temperatura corporal está relacionada con el sustrato más que con la temperatura del aire (Ver Anexo 4). Por lo que se sugiere que *Craugastor loki* es una especie termoconformadora y además es tigmotérmica, es decir, obtiene la temperatura a través de conducción directa del sustrato o ambiente (Navas, 1996).

Se registró diferencias entre la temperatura corporal entre años y localidades, lo cual puede deberse a distintos factores, dado que es conocido que la temperatura corporal es afectada por altitud, tipo de vegetación, hora del día, y todos estos factores varían en el espacio y el tiempo (Navas *et al.*, 2008). Por lo tanto, debido a la estrecha relación entre la temperatura corporal (T_c) con la temperatura del sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a), se espera que fluctúen. En el caso de la T_c en todas las localidades, en el año de 2017 se registraron altos valores de temperatura corporal, lo cual, también se reflejó en la temperatura en general para la zona. Con respecto a las localidades que presentaron similitud en las T_c , se puede explicar porque forman parte de un mismo piso altitudinal, por lo que comparten factores bióticos y abióticos similares. Por ejemplo, General Nicolás Bravo II y Ampliación Laguna son localidades que se encuentra a menor altitud y mayor altitud, respectivamente; por lo tanto, sus condiciones ambientales, están lejos de ser parecidas entre sí y con el resto de las localidades. Sin embargo, localidades como Plan de la Libertad, Nicolás Bravo y CI Nueva Libertad, comparten altitudes similares entre los 900 y 1200 msnm y además pueden presentar los mismos tipos de vegetación. Cabe señalar que en este estudio no se tomó en cuenta dicho factor, lo cual puede influir, explicando que en las

localidades donde las temperaturas corporales son similares, es porque presentan hábitats similares, en términos de temperatura ambiental y humedad.

8.3 Efecto de la altitud en la temperatura corporal (T_c)

La temperatura corporal mostró una estrecha relación con la altitud, al aumentar la elevación la temperatura corporal disminuyó. Navas *et al.*, (2013) argumentan esto como un patrón general en anuros tropicales, señalando además que conforme aumenta la elevación, también aumenta la varianza de la T_c . No obstante, en el presente estudio, aun cuando la varianza de la T_c si fue distinta entre diferentes pisos altitudinales, no se notó un aumento en la varianza intrapoblacional conforme la altitud.

8.4. Temperatura de selección (T_{sel})

Se observó que los rangos intercuartiles de las temperaturas de selección (T_{sel}) de *Craugastor loki* son estrechos en todas las localidades (Cuadro 5), con un aparente incremento desde las zonas bajas (Nicolas Bravo General, Satélite Morelia, Salvador Urbina, Nueva Libertad) a medias (Plan de la Libertad) en el año 2017. Y de las zonas medias (Nicolas Bravo, CI Nueva Libertad) a zonas altas (Rancho las Flores y Ampliación Laguna) tanto en 2017 y 2018. Sin embargo, al observar los rangos de T_{sel} crudos (Anexo 1), estos son más amplios, y no mantienen el mismo comportamiento de los rangos intercuartiles, ya que las localidades de zonas bajas (Satélite Morelia en 2017) pueden tener rangos similares o valores más altos que las localidades de zonas medias (Nueva Libertad en 2017). Los ectotermos regularmente presentan rangos de temperaturas corporales amplios cuando están activos en su hábitat natural, en cambio, al ser evaluados en gradientes térmicos tienden a elegir rangos más estrechos, debido a que un organismo en tal ambiente carece de restricciones físicas y ecológicas sobre la termorregulación (Anguilleta, 2009). Para este estudio la temperatura corporal, que puede considerarse como la temperatura de actividad, dado que fue medida cuando los organismos estaban activos en el muestreo (temporada de

lluvias), tienen un rango más estrecho comparado con la temperatura de selección registrada. Por lo que *Craugastor loki* mantiene un rango más estrecho en su hábitat natural y este es más amplio cuando se le expone a un rango más amplio proporcionado en el gradiente térmico artificial.

Otra observación importante fue los registros individuales donde la temperatura de selección (T_{sel}) fue muy baja: 15.6°C y 14.9° en 2017 y 2018 para Nicolás Bravo, respectivamente. Y muy altos como en Ampliación Laguna y Nueva libertad en 2017 y Laguna de Londres y Nueva Libertad en 2018, donde la temperatura estuvo por encima de los 27 °C. Angilletta *et al* (2002) mencionan que algunos organismos puedan requerir T_{sel} más altas de las que su hábitat pueda proporcionarles, esto con la finalidad de optimizar sus funciones. Por otra parte, Woodhams *et al* (2003) mencionan que existen casos en el que los anfibios tienden a seleccionar temperaturas más altas debido a que estos se pueden encontrar infectados de agentes patógenos y por lo tanto recurren a incrementar su temperatura corporal con la finalidad de eliminarlos.

La temperatura media de selección (T_{sel}) entre las localidades parecen ser similares ya que por simple inspección visual los valores son muy cercanos, sin embargo, el análisis de varianza entre las distintas localidades, así como la prueba t de student entre localidades que fueron evaluadas en ambos años, indican que existe diferencias estadísticas. Estas diferencias es posible que se deban al historial térmico previo (Lillywhite, 1971), lo cual entonces puede estar afectando la temperatura de selección (T_{sel}). En este estudio los individuos de *Craugastor loki* fueron aclimatados tres días antes, en temperaturas de 18 °C a 23 °C, donde es posible que la historia térmica establecida por el hábitat de donde provienen influya en el resultado final de la T_{sel} . Por lo que el rango de variación encontrado en T_{sel} sea una consecuencia de la variación ambiental térmica (Angilletta, 2009).

Aunado a esto, Anderson y Andrade (2017) evalúan la temperatura seleccionada en sapos del género *Rhinella*, demostrando que factores como el estado de hidratación en anuros de *Rhinella schneideri* puede afectar su resultado. Al evaluar la T_{sel} de dichos anuros con un nivel de hidratación del 100%, esta fue de 25.49 °C, mientras que en un nivel de hidratación del 90% la T_{sel} fue de 24.24 °C, para el 80%

fue 23.63 °C, y al 70% 21.46 °C. Así mismo Floyd (1984) demuestra que renacuajos de *Rhinella marina* seleccionan diferentes temperaturas según su estadio de desarrollo. Esta influencia multifactorial en la T_{sel} puede ser la razón de su variación en las distintas localidades. Por lo tanto, la plasticidad en la T_{sel} de *C. loki* es notoria y esto es lo permite que dichos anuros puedan explorar una amplia gama de hábitats térmicos, teniendo así períodos más prolongados de actividad para el forrajeo y la reproducción.

A pesar de esto, también se encontraron similitudes en localidades que no tuvieron relación respecto a un mismo rango altitudinal, como son el caso del Rancho las Flores y Satélite Morelia. Anguilleta *et al* (2002) especifican que la temperatura de selección es un parámetro conservativo en algunos ectotermos, pudiendo reflejar una condición primitiva más que una adaptación al ambiente térmico actual. Esto puede ser aplicable en anfibios como salamandras (Spotila 1972) y puede esperarse en anuros como *Eleutherodactylus portoricensis* y *Eleutherodactylus coquí*, que no muestran cambios en sus temperaturas máximas críticas cuando son aclimatados a diferentes temperaturas (Heatwole *et al.*, 1965; Christian *et al.*, 1988). Por lo que, tanto el estado hídrico, nutricional, reproductivo, historia térmica y fotoperiodo, son factores que pueden influir en el resultado final de las T_{sel} de algunos anuros. En el caso de los individuos de *C. loki* es posible que todos estos factores estén afectando, además de las características propias de cada sitio de muestreo.

Por último, cabe mencionar que para las localidades que compartieron en promedio y rangos similares de T_{sel} (Cuadro 5), estas pertenecen a intervalos altitudinales vecinos o ya sea que comparten un mismo tipo de vegetación y/o las condiciones ambientales (temperatura y humedad) similares.

8.5. Eficiencia termoregulatoria (E) y (d_e-d_b): Precisión termoregulatoria (d_b) y Calidad térmica del ambiente (d_e)

Los resultados de los índices d_b y d_e de Hertz *et al* (1993) mostraron que *Craugastor loki* presento una alta precisión térmica y el ambiente está ofreciendo una alta calidad térmica en elevaciones medias (Nicolás Bravo, Nueva Libertad, Plan de la Libertad). Mientras que disminuye ligeramente hacia los extremos en zonas bajas (Nicolás Bravo General, Satélite Morelia, Salvador Urbina) y zonas altas (CI Nueva Libertad, La Loma, Las Palmas, Laguna de Londres, Rancho las Flores, Ampliación Laguna) (Cuadro 5). Por localidades, Nicolás Bravo en el 2017 y Nueva Libertad, Nueva Palestina y las Palmas en el año 2018, la d_e y d_b fueron altas, con temperatura operativa (T_o) más próxima al rango de T_{sel} en comparación de las T_c , y aunque el ambiente térmico proporcionó temperaturas cercanas a las óptimas de selección, los organismos las evitaron, dando como resultado un valor de E negativo ($E=-1.49$, $E=-0.09$, $E=-0.32$ y $E=-0.1$, respectivamente). Hertz *et al* (1993) mencionan que este hecho ocurre cuando los animales evitan activamente los microhábitats que proporcionan la temperatura operativa (T_o) dentro o más próximos al rango de temperaturas de selección, ya sea porque los depredadores sean abundantes o porque la comida sea escaza.

En el caso de la localidad de Satélite Morelia, la d_e fue alta y d_b moderada y el índice de eficiencia térmica fue negativo ($E=-1.68$); así como en La Loma en 2017 ($E=-0.21$) y Laguna de Londres en 2018 ($E=-0.04$). Sin embargo, en estos casos, ambos índices d_b y d_e son moderados. De igual manera en CI Nueva Libertad en 2018, las T_c fue aún más distantes de la T_{sel} en comparación de las T_o , con d_e moderada y d_b baja y un índice de eficiencia negativo ($E=-0.13$). Anderson *et al* (2018) reportan un resultado similar ($d_b=4.9$, $d_e= 3.3$ y $E=-0.48$) para *Rhinella icterica* en la estación húmeda, con una calidad térmica moderada y precisión termorregulatoria baja. Por otra parte, Sanabria *et al* (2011) reportan ($d_b=4.4$, $d_e= 8.83$ y $E=-0.20$) para *Rhinella arenarum* en la estación seca.

En el caso de Nueva Libertad, en año 2017 y en Salvador Urbina y Nicolás Bravo en el año 2018, la T_c estuvo más cerca de la T_{sel} que de la T_o , con d_b y d_e altos. Esto indica que, aunque las condiciones térmicas del ambiente fueron distintas a las

requeridas según la temperatura de selección, las ranas de *C. loki* emplearon alguna estrategia, ya sea de comportamiento, como la búsqueda de sitios adecuados, para que pudieran situar su T_c dentro de T_{sel} (Brattstrom,1993). La termorregulación es moderada ($E=0.61$, $E=0.36$ y $E=0.58$, respectivamente) (Hertz *et al.*,1993).

En Nicolás Bravo General y CI Nueva Libertad en el año 2017 sucedió la misma situación, solo que la d_b y d_e fueron moderadas, con T_o ligeramente más distante de la T_{sel} que de la T_c y también existió una termorregulación baja o nula ($E=0.14$ y $E=0.18$, respectivamente). Por lo tanto, fuera de este comportamiento termorregulador las ranas optaron comportarse como termoconformarse. Noronha de Souza *et al.*, (2015) reportan un resultado similar con *Rhinella schneideri*, con índices de Eficiencia termorreguladora menores que $E=0.28$ cuando fue evaluada las cuatro estaciones del año. De igual manera Sanabria *et al* (2012) reportan un valor de $E=0.05$ para *Odontophrynus occidentalis* en la estación seca, sugiriendo una termorregulación baja o nula, ya que el ambiente térmico es aparentemente más riguroso, lo que implica termoconformarse.

La localidad de Rancho las Flores en 2017 y Ampliación Laguna en 2017 y 2018, fueron los más críticos en relación a la calidad térmica del ambiente para *Craugastor loki*, donde los valores fueron bajos para la d_e , mientras que para la d_b fueron moderadas y bajas, respectivamente. Esto indica que las condiciones térmicas que ofrece el ambiente son lejanas a las T_{sel} , sin embargo, se puede apreciar como la T_c es más próxima a la T_{sel} señalando un ligero comportamiento termorregulador, en el caso de Rancho las Flores en 2017 ($E=0.04$) y en Ampliación Laguna en 2018 ($E=0.39$). Y aunque la T_c no alcancen a situarse dentro de la T_{sel} , se diferencian de la T_o . Para Ampliación Laguna en 2017 ($E=0.02$), d_b y d_e son parecidos, y aunque la T_c es más próxima a la T_{sel} , junto con la T_o mantienen gran diferencia respecto a la T_{sel} . Estos datos indican que para estas localidades las ranas de *C. loki* experimentan ambientes térmicos restrictivos para la termorregulación. Estas limitaciones incluyen las impuestas por el ambiente térmico, riesgo de depredación y el balance de agua (Herczeg *et al.*, 2008). Aparentemente bajo estas restricciones las ranas mostraron temperaturas corporales por debajo de la temperatura de selección, y emplearan el

mecanismo fisiológico de aclimatación como una ventaja que les permitirá a las ranas ajustarse térmicamente a temperaturas corporales que se encuentren fuera del rango de las temperaturas seleccionadas (Sanabria *et al.*, 2012). Es posible que *C. loki* posea la capacidad de aclimatarse, ya que como se mencionó anteriormente, la plasticidad en la temperatura de selección proviene de distintos ajustes, dado por los diferentes ambientes térmicos que estas ranas experimentan. Sin embargo, para asegurarse de dicha conclusión lo más adecuado sería exponer a los individuos en diferentes temperaturas de aclimatación y posteriormente evaluar si existen cambios en sus límites térmicos (Brattstrom y Lawrence, 1962).

La localidad de Plan de la Libertad fue la única con el 100% de los registros de la T_c dentro del rango de la T_{sel} , mostrando una elevada precisión termoregulatoria con el índice d_b indefinido o igual a cero. Sin embargo, solo el 83.3% de la T_o quedó dentro del rango de la T_{sel} dando un $d_e = 0.06$. Obtener el valor de E aquí no fue posible, por lo que se determinó un comportamiento termoconformador ya que el ambiente proporcionó las condiciones adecuadas para situar la T_c dentro de la T_{sel} (Hertz *et al.*, 1993).

Las localidades que fueron evaluadas en ambos años, hubo un notorio cambio de escenario como de estrategia termoregulatoria de un año a otro. Nueva Libertad pasó de presentar un ambiente térmico adecuado que le permitió situar su T_c de las ranas dentro de la T_{sel} en el año 2017, a tener ligeramente ambientes térmicos desfavorables en 2018. En Nicolás Bravo sucedió lo contrario, las condiciones térmicas fueron desfavorables, con la d_b y la d_e alta en 2017, a mostrar un comportamiento termorregulador en 2018 con la d_b y la d_e moderadas, ligeramente más distantes en comparación del año anterior. Para CI Nueva Libertad las condiciones térmicas se hicieron más restrictivas de un año a otro, termorregulando ligeramente, con la d_b y la d_e moderadas en 2017 a tener menor precisión térmica (d_b) y la (d_e) moderada en 2018. Ampliación Laguna presentó d_b y d_e baja en 2017, mejorando ligeramente su d_b manteniendo un d_e bajo en 2018. Como es notorio, tales cambios en las estrategias termorregulatorias se llevan a cabo en función del ambiente térmico que proporciona el hábitat. Además, con el presente estudio, conocemos que en las ranas de *C. loki*, la

temperatura corporal mantiene una estrecha relación con la temperatura del sustrato y ambiente, por lo se espera que fluctúe a la par, sin embargo, cuando el ambiente térmico es favorable las ranas pueden exhibir un ligero comportamiento termorregulador que les permite explorar hábitats con temperaturas más cercanas a la T_{sel} .

El índice de Blouind-Demers y Weatherhead, indica que *Craugastor loki* se comporta como termorregulador en todas las localidades a excepción de las que resultaron con un índice $d_e - d_b$ con valor negativo (Cuadro 6). Por lo tanto, la única diferencia entre ambos índices en este trabajo, es que el índice (d_b y d_e) considera como termoconformadores, valores igual a cero y termorreguladores, valores positivos mayores a cero. En cambio, el índice E señala termoconformismo en valores de cero y cercanos a cero, mientras que valores cercanos a uno sugieren termorregulación. Es importante mencionar que para una buena interpretación de las estrategias termoregulatorias se deben analizar los índices d_b y d_e por separado. Además, si se requiere hacer un análisis para comparar eficiencias termoregulatorias entre distintos factores, el índice Blouind-Demers y Weatherhead es el indicado, ya que este no esconde las distintas variaciones que puedan reflejar d_b y d_e , además de que no arroja resultados similares en sus distintas combinaciones como lo hace el índice E (Blouind-Demers y Weatherhead, 2001).

IX. CONCLUSIONES

- Los modelos de agar a una concentración de 1.10 % son confiables para evaluar el ambiente térmico en los microhábitats que ocupa la especie *Craugastor loki*.
- La temperatura corporal de *Craugastor loki* es altamente similar a la temperatura del sustrato y del aire.
- La temperatura corporal de *Craugastor loki* disminuye conforme aumenta la elevación.
- Los rangos de temperatura de selección de *Craugastor loki* son más amplios que los rangos de temperatura corporal registrados en los organismos durante el muestreo.
- La temperatura corporal, la temperatura de selección, la calidad térmica del ambiente y precisión termoregulatoria varían en función de las condiciones que proporciona el hábitat y son similares en zonas que comparten las mismas condiciones ambientales.
- *Craugastor loki* tiene la capacidad de aclimatarse a su ambiente térmico.
- *Craugastor loki* experimenta alta precisión termoregulatoria y alta calidad térmica del ambiente en elevaciones medias, disminuyendo en zonas bajas y altas.
- *Craugastor loki* puede comportarse como termorregulador o termoconformador.

X. RECOMENDACIONES

- Se recomienda determinar parámetros térmicos en función de distintos factores como la vegetación.
- Evaluar la temperatura operativa 15 días previos antes del comienzo del muestreo, únicamente en las horas de actividad de los individuos, esto para reconocer las condiciones a las que están ajustados térmicamente los individuos a evaluar.
- Aclimatar a los organismos como mínimo tres días, a una temperatura constante manteniendo un buen estado de hidratación y nutrición con la finalidad de que organismos a evaluar mantengan un estado similar previo a las pruebas.

XI. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Amey, A.P., y Grigg, G.C. 1995. Lipid-reduced evaporative water loss in two arboreal hylid frogs. *Comparative biochemistry and physiology* 111: 283–291.
- Anderson, R. C. O. Y Andrade, D. V. 2017. Trading heat and hops for water: dehydration effects on locomotor performance, thermal limits and thermoregulatory behavior of a terrestrial toad. *Ecology and Evolution*. 7: 9066–9075.
- Anderson, R.C.O., Bovo, R.B. y Andrade, D.V. 2018. Seasonal variation in the thermal biology of a terrestrial toad, *Rhinella icterica* (Bufonidae), from the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Thermal Biology*. 74: 77–83.
- Angilletta, M.J. 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis, Oxford University Press.
- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., y Navas, C. A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*, 27(4), 249-268.
- Bartelt, P., y Peterson, C. R. 2005. Physical modeling operative temperature and evaporative water loss in amphibians. *Journal of Thermal Biology*. 30:93–102.
- Bernardo, J., y Spotila, J. R. 2006. Physiological constraints on organismal response to global warming: mechanistic insights from clinally varying populations and implications of assessing endangerment. *Biology Letters*. 2:135–39.
- Berven, K. A., Gill, D. E. y Smith-Gill, S. J. 1979. Countergradient selection in the green frog, *Rana clamitans*. *Evolution*. 33:609–23.
- Blouin-Demers, G., y Nadeau, P. 2005. The cost–benefit model of thermoregulation does not predict lizard thermoregulatory behavior. *Ecology*, 86(3), 560-566.
- Blouin-Demers, G., y Weatherhead, P. J. 2002. Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*. 97(1), 59-68.

- Bobka, M. S., Jaeger, R. G. y McNaught, D. C. 1981. Temperature dependent assimilation efficiencies of two species of terrestrial salamanders. *Copeia*.417–421.
- Bradford, D. F. 1990. Incubation time and rate of embryonic development in amphibians: The influence of ovum size, temperature, and reproductive mode. *Physiological Zoology*. 63:1157–80.
- Brattstrom, B.H.1959. The role of evaporative cooling as a thermoregulatory device in tropical amphibians. *American Philosophical Society*. 225–226.
- Brattstrom, B.H., 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. *Ecology*. 44:238–255.
- Brattstrom, B. H. 1968. Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. *Comparative biochemistry and physiology*. 24: 93-111.
- Brattstrom, B. H. y P. Lawrence. 1962. The rate of thermal acclimation in anuran amphibians. *Physiological. Zoology*. 35:148-156.
- Breedlove D.E. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. Part 1. *California Academy of Science*, San Francisco.
- Brown, H. A. 1975. Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei*. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 50A:397–405.
- Carey. C. 1979. Aerobic and anaerobic energy expenditure during rest and activity in montane *Bufo boreas* and *Rana pipiens*. *Oecologia*. 39:213–28.
- Carey, C. 1978. Factors affecting body temperature in toads. *Oecologia*. 35:179–219.

- Carroll, E.A., Sparks, T.H., Collinson, N. y Beebee, T.J.C. 2009. Influence of temperature on the spatial distribution of first spawning dates of the common frog (*Rana temporaria*) in the UK. *Global Change Biology*. 15:467–473.
- Cowles, R.B. y Bogert, C.M. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum Natural History*. 83: 261–296.
- Christian, K., Nunez, F., Clos, L., y Diaz, L. 1988. Thermal relations of some tropical frogs along an altitudinal gradient. *Biotropica*. 20(3): 236-239.
- Floyd R. B. 1984. Variation in temperature preference with stage of development of *Bufo marinus* larvae. *Journal Herpetology*. 18:153-158.
- Fraser, D. F. 1976. Empirical evaluation of the hypothesis of food competition in salamander of the genus *Plethodon*. *Ecology*. 57:459–71.
- Frost, D. R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Versión 6.1
- Gatten, R. E., Miller, Jr., K. y Full, R. J. 1992. Energetics at rest and during locomotion. En Feder y Burggren, W. W. *Environmental physiology of the amphibians*, ed. M. E., University of Chicago Press. Chicago.314–77
- Gibbs, J. P., y Breisch, A. R. 2001. Climate warming and calling phenology of frogs near Ithaca, New York, 1900–1999. *Conservation Biology*. 15:1175–78.
- Girardello, M., Griggio, M., Whittingham, M.J. y Rushton, S.P. 2010. Models of climate associations and distributions of amphibians in Italy. *Ecological Research*. 25: 103–111.
- Gómez Hoyos, D. A., Gil-Fernández, M. y Escobar-Lasso, S. 2016. Thermal ecology of Stejneger's Robber Frog *Craugastor stejnegerianus* (Anura *Craugastoridae*) in the

tropical dry forest of Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica, *Revista Biodiversidad Neotropical*. 6: 40–44.

Güizado-Rodríguez, M. A., García-Vázquez, U. O. y Aguilar-López, J. L. 2010. Thermoregulation of *Craugastor berkenbuschii* (Peters, 1870). *Herpetological Bulletin* 112: 4–6.

Heatwole, H., Mercado, N. y Ortiz, E. 1965. Comparison of critical thermal maxima of two species of Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Physiological Zoology*. 38:1–8.

Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiamid, R.W., Hayek, L.A.C., y M.S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Washington, Smithsonian Institution Press.

Herczeg, G., Herrero, A., Saarikivi J., Gonda A., Jantti, M., y Merila, J. 2008. Experimental support for the cost– benefit model of lizard thermoregulation: the effects of predation risk and food supply. *Oecologia*. 155:1–10.

Hertz, P. E., Huey, R. B. y Stevenson R. D. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist*. 142:796-818.

Hill, R. W., Wyse, G. A. y Anderson, M. 2008. *Animal Physiology*. Second edition. Sinauer. USA.

Hillman, S. S., Withers, P. C., Drewes, R. C. y Hillyard, S. D. 2009. *Ecological and Environmental Physiology of Amphibians*. Oxford university Press. Vol 1. Estados Unidos de America United States– New York.

Huey, R. B. y Stevenson, R. D. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoology*.19:357–366.

- Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology*. 34:92–125.
- Hutchison, V.H. y Dupré, R.K., 1992. Thermoregulation. In: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 206–249.
- Jaeger, R. G. 1980. Fluctuations in prey availability and food limitation for a terrestrial salamander. *Oecologia* 44:335–41.
- Labra, A., Vidal, M. A., Solis R., y Penna, M. 2008. Ecofisiología de anfibios y reptiles. En Vidal, M. A. y Labra, A. (Eds.). *Herpetología de Chile*. Science, Santiago. Pp 483–516
- Lambrinos, J.G. y Kleier, C.C. 2003. Thermoregulation of juvenile Andean toads (*Bufo spinulosus*) at 4300 m. *Journal. Thermal. Biology*. 28:15–19.
- Lara-Resendiz, R. A., y Luja, V. H. (2018). Body temperatures of some amphibians from Nayarit, Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 577-581.
- Lillywhite, H.B., 1975. Physiological correlates of basking in amphibians. *Comparative Biochemistry Physiology*. A52: 323–330.
- Lillywhite, H.B., 1971. Thermal modulation of the cutaneous mucus discharge as a determinant of evaporative water loss in the frog, *Rana temporaria*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. 73: 84–104.
- Lillywhite, H. B., P. Licht, y P. Chelgren. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology* 54:375–83.

- Luddecke, H. 1997. Besiedlungsgeschichte der kolumbianischen Ostanden durch Anuren: Hinweise aus naturgeschichtlichen Daten von *Hyla labialis*. *Salamandra* 33:111–32.
- Lutterschmidt, W.I. y Hutchison, V.H., 1997. The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Canadian Journal of Zoology*. 75: 1553–1560.
- Lynch, J. D. 2000. The relationships of an ensemble of Guatemalan and Mexican frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae: Amphibia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 24:129–156.
- Narins, P. M. 1995. Temperature dependence of auditory functions in the frog. En *Advances in hearing research*, ed. G. A. Manley, G. M. Klump, C. Koppel, H. Fastl, y H. Oeckinghaus, 198– 206. Singapore: World Scientific Publishers.
- Navas, C. A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*. 108: 617-26.
- Navas, C.A., 1997. Thermal extremes at high elevations in the Andes: physiological ecology of frogs. *Journal Thermal Biology*. 22: 467–477.
- Navas, C. A. y Araújo, C., 2000. The use of agar models to study amphibian thermal ecology. *Journal Herpetology*. 34: 330–334.
- 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*. A151:344–362.
- Navas, C.A., Carvajalino-Fernandez, J.M., Saboya-Acosta, L.P., Rueda-Solano, L.A. y Carvajalino-Fernandez, 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: 1145–1154

- 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.
- McFarland, W. N. 1955. Upper lethal temperatures in the salamander *Taricha torosa* as a function of acclimation. *Copeia*. 191-94.
- Ojeda, L. M. 2008. Microhábitats utilizados por ranas *Craugastor* (Familia *Brachycephalidae*) en la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil, Izabal. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala.
- Luna-Reyes, R. y Suárez-Velázquez A. 2008. Reptiles Venenosos de Chiapas: reconocimiento, primeros auxilios y tratamiento médico en caso de mordedura. Instituto de Historia Natural / Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Chiapas. Gobierno del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 86 pp.
- R Development Core Team. 2018, R: A Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Romero, P. G. 2013. Requerimientos fisiológicos y microambientales de dos especies de anfibios (*Scinax ruber* e *Hyloxalus Yasuní*) del bosque tropical Yasuní y sus implicaciones ante el cambio climático. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Ecuador.
- Rowley, J.J.L. y Alford, R.A., 2010. Models in field studies of temperature and moisture. En: Dodd Jr., C.K. (Ed.), *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Oxford University Press, New York, pp. 387–406

- Roznik, E. A., y Alford, R. A. 2012. Does waterproofing Thermochron iButton dataloggers influence temperature readings?. *Journal of Thermal Biology*. 37(4): 260-264.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Sanabria, E., Quiroga, L. y Acosta, J.C., 2004. Relación entre la temperatura corporal de *Bufo arenarum* (Hensel, 1867) (Anura: *Bufo**nidae*) y variables ambientales en un Humedal de San Juan, Argentina. *Multequina* 12: 49–53
- Sanabria, E., Quiroga, L. y Martino, A., 2012. Variation in the thermoregulatory strategy of *Odontophrynus occidentalis* in the Monte desert, Argentina: response to the environmental constrain. *Journal Experimental Zoology*.317:185–193.
- Sanabria E.A., Quiroga, L.B., y Martino, A.L. 2011. Seasonal changes in the thermoregulatory strategies of *Rhinella arenarum* in the Monte desert, Argentina. *Journal Thermal Biology* 36:23– 28
- Sanabria, E., Rodríguez, C., Vergara, C., Ontivero, M., Banchig, M., Navas, A., Herrera-Morata, M. y Quiroga, L. 2015. Thermal ecology of the post–metamorphic Andean toad (*Rhinella spinulosa*) at elevation in the monte desert, Argentina. *Journal of Thermal Biology*. 52: 52-57.
- Shannon, F., y Werler, J. (1955). Notes on Amphibians of the Los Tuxtlas Range of Veracruz, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903)*. 58(3): 360-386.
- Smith, G. C. 1976. Ecological energetics of three species of ectothermic vertebrates. *Ecology*. 57:252–64.
- Smith-Gill, S. J. y Berven, K. A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist*. 113:563–85.

- Spotila, J. R. 1972. Role of temperature and water in the ecology of lungless salamanders. *Ecological Monographs*. 42:95-125.
- Stiebler, I. B. y Narins, P. M. 1990. Temperature-dependence of auditory nerve response properties in the frog. *Hearing Res.* 46:63–82.
- Stevens, E. D. 1988. The effect of acclimation temperature on feeding performance in the toad, *Bufo americanus*. *Comparative Biochemistry Physiology*. 89A:131–35.
- Urbina-Cardona, J. N. y Reynoso, V. H. 2009. Uso del microhábitat por hembras grávidas de la rana de hojarasca *Craugastor loki* en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista mexicana de biodiversidad*. 80(2): 571-573.
- Tracy, C.R. 1979. Further thoughts on anuran thermoregulation: Discussion. In E. H. Burt (Ed.) *The behavioral significance of color*. New York: Garland STPM Press. Pp. 63–68.
- Valdivieso, D. y Tamsitt, J.R. 1974. Thermal relationships of the neotropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). *Life Sciences Occasional Papers*. 26:1–10.
- Vitt, L. J. y Caldwell, J. P. 2009. Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd Ed. Academic Press, Amsterdam. 270 p
- Woodhams, D. C., Aliord, R. A. y Marantelli, G. 2003. Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of aquatic organisms*. 55:65-67.
- Wong, B. B. M., Cowling, A. N. N., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., y Cooper, P. D. 2004. Do temperature and social environment interact to affect call rate in frogs (*Crinia signifera*)? *Austral Ecology*. 29:209–14.
- Wygodá, M.L., 1984. Low cutaneous evaporative water loss in arboreal frogs. *Physiological Zoology*. 57: 329–337.

Zar J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5 Edition. Pearson. Northern Illinois University.

Zug, G. R., L. J. Vitt, and J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology* .2 edition. San Diego: Academic Press.

Zweifel, R. G. 1968. Reproductive biology of anurans of the arid southwest, with emphasis on adaptation of embryos to temperature. *Bulletin of American Museum. Natural History*. 140:1–64.

Zweifel, R. G. 1957. Studies of the critical thermal maxima of salamanders. *Ecology*. 38:64-69.

XII. ANEXOS

Anexo 1. Resumen de los datos de peso corporal y temperatura de selección (T_{sel}) de <i>C. loki</i> en cada localidad de la Sierra Madre. Entre paréntesis se indican primero el tamaño de la muestra (n) y valor mínimo y máximo de los registros del peso y temperaturas de selección.				
Localidad (msnm)	Peso (g)		T_{sel}	
	2017	2018	2017	2018
GnalNB (0-300)	1.44±0.22 (17,0.34-4.08)		21.03±1.06 (50,19.9-25)	
GnalNB-II (0-300)	1.82±0.19 (10,0.55-2.44)			
SatMor (0-600)	0.71±0.07 (25,0.28-1.30)		21.76±1.87 (48,17.1-26.6)	
Salurb (600-900)		1.31±0.05 (11, 1.03-1.61)		20.2±1.29 (47,18-23)
NvaLib (600-900)	2.41±0.35 (24,0.48-6.74)		21.46±2.16 (52,17.1-26.6)	23.96±1.65 (50,19.6-27.3)
Palestina (600-900)		1.29± 0.06 (10,0.97-1.59)		22.7±1.37 (50,20.1-25.7)
PlanLib (600-1200)	1.67±0.28 (11,1.15-4.40)		20.77±1.98 (60,16.9-25)	
NBI (900-1200)	1.06±0.46 (9,0.15-3.51)	1.35± 0.11 (13,0.25-1.96)	18.94±1.20 (48,15.6-21.6)	20.28±1.81 (60,14.9-23.8)
CINvaLib (900-1500)	2.69±0.50 (10,0.21-4.78)	1.47±0.06 (11, 1.09-1.77)	23.85±1.13 (58,19.6-25.5)	23.51±1.45 (55,19.4-26.7)
LaLoma (1200-1500)	1.51±0.15 (12,0.45-2.59)		22.66±1.23 (49,17-24.5)	
Palmas (1200-1500)		1.75±0.24 (12,1.22-4.38)		21.21±1.30 (55,16.8-22.9)
LagLon (1200-1800)		2.13±0.42 (13, 1.43-7.10)		21.57±1.50 (60,17.8-29)
RLFlor (1500-1800)	0.80±0.13 (27,0.16-3.20)		22.92±2.02 (48,18.3-26.7)	
AmpLag (1800-2300)	0.95±0.09 (29,0.42-2.13)	0.84±0.07 (16,0.60-1.60)	24.80±2.02 (59,18.2-29.3)	20.80±1.28 (55,16.5-23)
Sierra Madre (0-2300)	1.38±0.09 (174,0.15-6.74)	1.43±0.08 (86,0.25-7.1)	22.09±2.37 (472,15.6-29.3)	21.75±1.98 (432,14.9-29)

Anexo 2. Promedio \pm error estándar de la temperatura corporal (T_c) de <i>Craugastor loki</i> , temperatura de sustrato (T_s) y temperatura del aire (T_a), para cada localidad en la Sierra Madre. *Rango altitudinal, los valores son el rango, valor mínimo-máximo de la (T_c).						
Localidad (*msnm)	T_c (°C)		T_s (°C)		T_a (°C)	
	2017	2018	2017	2018	2017	2018
GnalNB (0-300)	22.3-25.0		22.9-26.3		22.2-25.7	
GnalNB-II (0-300)	25.3-27.1		26-29		25.7-27.5	
SatMor (0-600)	23.3- 28.1		23-28.3		23-28.3	
Salurb (600-900)		20-23.0		20.8-22.7		20.8-22.6
NvaLib (600-900)	19.9-23.4	20.3-24.6	21-23.3	21.9-28.8	20.3-23.3	21.3-23.7
Palestina (600-900)		19.9-21.5		20-21.8		19.8-21.9
PlanLib (600-1200)	19.2- 21.0		19.2-21.8		19.2-20.1	
NBI (900-1200)	18.9-23.7	17.5-22.4	18.2-25	18.3-23.4	18.3-23.9	17.6-23.5
CINvaLib (900-1500)	19.4-22.8	17.9-19.2	19.1-23.3	18.5-19.6	19.4-22	17.8-20.6
LaLoma (1200-1500)	17.7- 20.1	17.1-22.4	17.8-20.0	17.2 22.6	17.3-20.2	16.2-21.9
Palmas (1200-1500)		17.9-19.3		17.9-20.2		17.9-23
LagLon (1200-1800)		16.9-20.4		17.7-20.0		16.9-19.9
RLFlor (1500-1800)	15.4-21.5	17.7-21.3	15.3-20.9	18.3-21.2	15.2-20.1	17.7-21.2
AmpLag (1800-2300)	14.2-16.8	14.3-19.5	14.2-17.7	14.4-20.2	14-17	14.5-20
Sierra Madre (0-2300)	14.2-28.1	14.30-24.6	14.2-29	14.40-28.8	14-28.30	14.50-23.7

Anexo 3. Promedio \pm error estándar de la temperatura seleccionada (T_{sel}), precisión térmica (d_b) y calidad térmica del ambiente (d_e), de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre. Se indican el rango altitudinal (*) entre paréntesis para la T_{sel} se indican el primer y tercer cuartil, mientras que para los índices (d_b) y (d_e), son el valor mínimo y máximo entre paréntesis.						
Localidad (*msnm)	T_{sel} (°C)		d_b		d_e	
	2017	2018	2017	2018	2017	2018
GnaINB (0-300)	20.3-21.3		1.07-3.77		0-7.13	
GnaINB-II (0-300)						
SatMor (0-600)	20.8-22.9		0.38-5.18		0-5.58	
Salurb (600-900)		19.2-21.2		0-1.8		0-4.3
NvaLib (600-900)	20.3-22.2	22.9-25	0-1.17	0-2.68	0-3	0-3.48
Palestina (600-900)		21.8-23.7		0.30-1.9		0-3.30
PlanLib (600-1200)	19.2-22.2		0-0		0-2	
NBI (900-1200)	18.3-19.6	19.2-21.4	2.2-4.6	0-1.7	0-4.9	0-3.2
CINvaLib (900-1500)	23.4-24.7	22.8-24.2	0.6-4	3.6-4.9	0-6.4	0-6.8
LaLoma (1200-1500)	22.3-23.3		2.20-4.60		0-4.3	
Palmas (1200-1500)		20.5-22.2		1.25-2.65		0-4.55
LagLon (1200-1800)		20.7-22.3		0.3-3.8		0-5.7
RLFlor (1500-1800)	21.9-24.6		0.42-6.52		0-5.92	
AmpLag (1800-2300)	24-25.8	20.1-21.6	7.2-9.8	0.6-5.8	6-11.5	0-8.6
Sierra Madre (0-2300)	20.2-23.8	20.4-22.9	0-9.8	0-5.8	0-11.5	0-8.6

Localidad	Anexo 4. Correlación de Pearson entre la temperatura corporal con respecto a la temperatura del sustrato y aire de <i>Craugastor loki</i> para cada localidad en la Sierra Madre.								
	Temperatura del sustrato			Temperatura del aire			Peso		
	2017	2018	Ambos	2017	2018	Ambos	2017	2018	Ambos
AmpLag	0.8846829 (0.0000002)	0.8545227 (0.00000632)	0.9259635 ($< 2.2e-16$)	0.7600024 (0.00002582)	0.8055634 (0.00005468)	0.8846162 (1.709e-14)	-0.04116381 (0.8594)	-0.1387222 (0.622)	-0.09951536 (0.5636)
CINvaLib	0.8449887 (0.002086)	0.7095238 (0.01446)	0.933246 (6.856e-10)	0.9094531 (0.0002633)	0.3744689 (0.2565)	0.770814 (0.00004326)	-0.8526678 (0.03096)	0.4698387 (0.1448)	0.2072827 (0.4247)
LagLon		0.6375 (0.0647)			0.7172 (0.0296)			0.07142857 (0.9063)	
GnalNB	0.7588 (0.0004)			0.8624 (< 0.0001)			-0.1747709 (0.5023)		
GnalNB-II	0.7324 (0.0160)			0.7166 (0.0197)			-0.3542 (0.3153)		
LaLoma	0.7580 (0.0043)	0.9222 (0.0011)	0.9603 (< 0.0001)	0.8823 (0.0001)	0.9096 (0.0017)	0.9369 (< 0.0001)	-0.0529 (0.8703)		
NBI	0.9397 (< 0.0001)	0.8663 (0.0256)	0.9099 (< 0.0001)	0.9433 (< 0.0001)	0.8918 (0.0169)	0.9256 (< 0.0001)	0.5611864 (0.1159)	-0.8 (0.3333)	0.2024983 (0.507)
NvaLib	0.8208 (< 0.0001)	0.5851 (0.0067)	0.8824* (< 0.0001)	0.6661 (0.0001)	0.5180565 (0.01929)	0.5491271 (0.00005307)	0.01439799 (0.9468)		
Palestina		0.8102 (0.0045)			0.4817 (0.1586)			-0.1503 (0.6786)	
Palmas		0.9142458 (0.02975)			0.1 (0.8729)			-0.5 (0.3910)	
PlanLib	0.6866 (0.0196)			0.6420 (0.0332)			-0.2621 (0.4363)		
RLFlor	0.9487 (< 0.0001)	0.9729 (0.0002)	0.9547 (< 0.0001)	0.9384 (< 0.0001)	0.9855 (< 0.0001)	0.9488 (< 0.0001)	0.5180836 (0.009505)		
Salurb		0.4051 (0.2165)			0.2736 (0.4156)			0.5149 (0.1051)	
SatMor	0.8639 (< 0.0001)			0.8442 (< 0.0001)			-0.2587 (0.2574)		
Sierra madre							0.09204984 (0.2546)	0.1434697 (0.262)	0.1012914 (0.136)
	P 0.98809 61 ($< 2.2e-16$)	0.9237691 ($< 2.2e-16$)	0.9743581 ($< 2.2e-16$)	0.9905893 ($< 2.2e-16$)	0.9287134 ($< 2.2e-16$)	0.9771672 ($< 2.2e-16$)			

Anexo 5. Comparación de la temperatura corporal de *Craugastor loki* entre localidades de la Sierra Madre, en el año 2017 por medio de la prueba Anova de una vía ($F_{9,53} = 978.27$, p-valor $< 2.2 \times 10^{-16}$). Los valores de p de las comparaciones múltiples se encuentran resumidos en el anexo 6. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

GnalNB-II	GnalNB	SatMor	NvaLib	PlanLib	NBI	CINvaLib	LaLoma	RLFlor	AmpLag
"F"	"E"	"E"	"D"	"C"	"C"	"C"	"B"	"B"	"A"

Anexo 6. Valores de p de la comparación entre la temperatura corporal (T_c) de *Craugastor loki* de cada localidad de la Sierra Madre usando la prueba *pos hoc* de Tukey. Se indican sombreados valores no significativos.

Post Hoc	SatMor	GnalNB-II	GnalNB	NvaLib	PlanLib	CINvaLib	NBI	LaLoma	RLFlor
GnalNB-II	<0.01	-	-	-	-	-	-	-	-
GnalNB	1	<0.01	-	-	-	-	-	-	-
NvaLib	<0.01	<0.01	<0.01	-	-	-	-	-	-
PlanLib	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	-	-	-	-	-
CINvaLib	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.99	-	-	-	-
NBI	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.11	0.65	-	-	-
LaLoma	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	-	-
RLFlor	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.10	-
AmpLag	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

Anexo 7. Comparación de la temperatura corporal de *Craugastor loki* entre localidades de la Sierra Madre en el año 2018 por medio de la prueba Anova ($F_{9,30} = 44.74$, p-valor = 3.12×10^{-15}). Los valores de p de las comparaciones múltiples se encuentran resumidos en el anexo 8. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

SalUrb	NvaLib	Palestina	NBI	CINvaLib	LaLoma	Palmas	LagLon	RLFlor	AmpLag
"DE"	"E"	"CD"	"CE"	"B"	"BCD"	"BC"	"B"	"BC"	"A"

Anexo 8. Valores de p de la comparación entre la temperatura corporal (T_c) de *Craugastor loki* de cada localidad de la Sierra Madre usando la prueba *pos hoc* de Tukey. Se indican sombreados valores no significativos.

Post Hoc	AmpLag	CINvaLib	LagLon	LaLoma	NBI	NvaLib	Palestina	Palmas	RLFlor
CINvaLib	<0.006	-	-	-	-	-	-	-	-
LagLon	<0.003	1.0	-	-	-	-	-	-	-
LaLoma	<0.01	0.15	0.21	-	-	-	-	-	-
NBI	<0.001	0.005	<0.008	0.94	-	-	-	-	-
NvaLib	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.20	-	-	-	-
Palestina	<0.001	<0.001	<0.001	0.95	1.0	0.009	-	-	-
Palmas	<0.03	0.99	1.0	0.68	0.10	0.001	0.073	-	-
RLFlor	<0.001	0.66	0.75	0.99	0.62	0.001	0.59	0.97	-
SalUrb	<0.001	<0.001	<0.001	0.10	0.95	0.86	0.66	0.001	<0.01

Anexo 9. Comparación de la temperatura de selección de *Craugastor loki* entre localidades de la Sierra Madre en el año 2017 por medio de la prueba Anova ($F_{8,180} = 159.52$, p-valor $< 2.2 \times 10^{-16}$). Ver anexo 10 para los valores de p de las comparaciones múltiples. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

GnalNB	SatMor	NvaLib	PlanLib	NBI	CI NvaLib	LaLoma	RLFlor	AmpLag
"B"	"CD"	"BC"	"B"	"A"	"F"	"E"	"DE"	"G"

Anexo 10. Valores de p de la comparación de la T_{sel} de *Craugastor loki* entre cada localidad de la Sierra Madre usando la prueba *post hoc* de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
CI_NvaLib - AmpLaguna == 0	-1.04851	0.27833	-3.767	0.00585	**
GnalNB_II - AmpLaguna == 0	-4.19141	0.28973	-14.467	< 0.001	***
LaLoma - AmpLaguna == 0	-2.04285	0.29312	-6.969	< 0.001	***
NBravoI - AmpLaguna == 0	-6.09078	0.29491	-20.653	< 0.001	***
NvaLib - AmpLaguna == 0	-3.92196	0.28508	-13.757	< 0.001	***
PlanLib - AmpLaguna == 0	-4.16396	0.27258	-15.276	< 0.001	***
RLasFlores - AmpLaguna == 0	-2.14021	0.28812	-7.428	< 0.001	***
SatMor - AmpLaguna == 0	-3.05788	0.29139	-10.494	< 0.001	***
GnalNB_II - CI_NvaLib == 0	-3.14290	0.28724	-10.942	< 0.001	***
LaLoma - CI_NvaLib == 0	-0.99434	0.29066	-3.421	0.01934	*
NBravoI - CI_NvaLib == 0	-5.04227	0.29247	-17.240	< 0.001	***
NvaLib - CI_NvaLib == 0	-2.87345	0.28255	-10.170	< 0.001	***
PlanLib - CI_NvaLib == 0	-3.11545	0.26994	-11.541	< 0.001	***
RLasFlores - CI_NvaLib == 0	-1.09170	0.28562	-3.822	0.00497	**
SatMor - CI_NvaLib == 0	-2.00937	0.28892	-6.955	< 0.001	***
LaLoma - GnalNB_II == 0	2.14856	0.30159	7.124	< 0.001	***
NBravoI - GnalNB_II == 0	-1.89937	0.30333	-6.262	< 0.001	***
NvaLib - GnalNB_II == 0	0.26945	0.29378	0.917	0.99194	
PlanLib - GnalNB_II == 0	0.02745	0.28167	0.097	1.00000	
RLasFlores - GnalNB_II == 0	2.05120	0.29673	6.913	< 0.001	***
SatMor - GnalNB_II == 0	1.13353	0.29991	3.780	0.00541	**
NBravoI - LaLoma == 0	-4.04793	0.30657	-13.204	< 0.001	***
NvaLib - LaLoma == 0	-1.87911	0.29713	-6.324	< 0.001	***
PlanLib - LaLoma == 0	-2.12111	0.28516	-7.438	< 0.001	***
RLasFlores - LaLoma == 0	-0.09736	0.30005	-0.324	1.00000	
SatMor - LaLoma == 0	-1.01502	0.30319	-3.348	0.02471	*
NvaLib - NBravoI == 0	2.16882	0.29890	7.256	< 0.001	***
PlanLib - NBravoI == 0	1.92682	0.28700	6.714	< 0.001	***
RLasFlores - NBravoI == 0	3.95057	0.30180	13.090	< 0.001	***
SatMor - NBravoI == 0	3.03291	0.30492	9.946	< 0.001	***
PlanLib - NvaLib == 0	-0.24200	0.27689	-0.874	0.99417	
RLasFlores - NvaLib == 0	1.78175	0.29220	6.098	< 0.001	***
SatMor - NvaLib == 0	0.86409	0.29542	2.925	0.08534	.
RLasFlores - PlanLib == 0	2.02375	0.28002	7.227	< 0.001	***
SatMor - PlanLib == 0	1.10609	0.28338	3.903	0.00344	**
SatMor - RLasFlores == 0	-0.91766	0.29836	-3.076	0.05632	.

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

Anexo 11. Comparación de la temperatura de selección de *Craugastor loki* entre localidades de la Sierra Madre en el año 2018 por medio de la prueba Anova ($F_{7,176} = 56.38$, p-valor $< 2.2 \times 10^{-16}$). Ver el anexo 12 para los valores de *p* de las comparaciones múltiples. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

SalUrb	NvaLib	Palestina	NBI	CINvaLib	LasPalmas	LagLon	AmpLag
"A"	"D"	"C"	"A"	"D"	"B"	"B"	"AB"

Anexo 12. Valores de *p* de la comparación de la T_{sel} de *Craugastor loki* entre localidades de la Sierra Madre usando la prueba *pos hoc* de Tukey.

Linear Hypotheses:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
CI_NvaLib - AmpLaguna == 0	2.74538	0.26464	10.374	< 0.001	***
LagLondres - AmpLaguna == 0	0.70843	0.25622	2.765	0.10671	
LasPalmas - AmpLaguna == 0	0.49266	0.26079	1.889	0.55871	
NBravoI - AmpLaguna == 0	-0.51797	0.25413	-2.038	0.45686	
NvaLib - AmpLaguna == 0	3.25351	0.26742	12.166	< 0.001	***
Palestina - AmpLaguna == 0	1.90036	0.26601	7.144	< 0.001	***
SalUrbina - AmpLaguna == 0	-0.60364	0.27042	-2.232	0.33431	
LagLondres - CI_NvaLib == 0	-2.03695	0.26132	-7.795	< 0.001	***
LasPalmas - CI_NvaLib == 0	-2.25272	0.26581	-8.475	< 0.001	***
NBravoI - CI_NvaLib == 0	-3.26335	0.25928	-12.586	< 0.001	***
NvaLib - CI_NvaLib == 0	0.50812	0.27232	1.866	0.57497	
Palestina - CI_NvaLib == 0	-0.84502	0.27093	-3.119	0.04042	*
SalUrbina - CI_NvaLib == 0	-3.34902	0.27526	-12.167	< 0.001	***
LasPalmas - LagLondres == 0	-0.21577	0.25743	-0.838	0.99079	
NBravoI - LagLondres == 0	-1.22640	0.25068	-4.892	< 0.001	***
NvaLib - LagLondres == 0	2.54507	0.26415	9.635	< 0.001	***
Palestina - LagLondres == 0	1.19193	0.26271	4.537	< 0.001	***
SalUrbina - LagLondres == 0	-1.31207	0.26717	-4.911	< 0.001	***
NBravoI - LasPalmas == 0	-1.01063	0.25535	-3.958	0.00224	**
NvaLib - LasPalmas == 0	2.76085	0.26859	10.279	< 0.001	***
Palestina - LasPalmas == 0	1.40770	0.26718	5.269	< 0.001	***
SalUrbina - LasPalmas == 0	-1.09630	0.27157	-4.037	0.00161	**
NvaLib - NBravoI == 0	3.77148	0.26212	14.388	< 0.001	***
Palestina - NBravoI == 0	2.41833	0.26068	9.277	< 0.001	***
SalUrbina - NBravoI == 0	-0.08567	0.26517	-0.323	0.99998	
Palestina - NvaLib == 0	-1.35314	0.27365	-4.945	< 0.001	***
SalUrbina - NvaLib == 0	-3.85714	0.27794	-13.878	< 0.001	***
SalUrbina - Palestina == 0	-2.50400	0.27658	-9.054	< 0.001	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
(Adjusted p values reported -- single-step method)

Anexo 13. Resultados de la prueba pareada de Mann Whitney-Wilcoxon entre la d_b de *Craugastor loki* de las distintas localidades en el año 2017. Los valores de p de las comparaciones múltiples se encuentran resumidos en el anexo 14. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

GnalNB	SatMor	NvaLib	PlanLib	NBI	CINvaLib	LaLoma	RLFlor	AmpLag
"BD"	"BD"	"A"	"A"	"D"	"BCD"	"BC"	"C"	"E"

Anexo 14. Valores de p de las comparaciones entre d_b de *Craugastor loki* entre las localidades de la Sierra Madre a través de la prueba de Wilcoxon. Se indican sombreados los valores no significativos.

Post Hoc	AmpLag	CINvaLib	GnalNB	LaLoma	NBI	NvaLib	PlanLib	RLFlor
CINvaLib	$<1.4 \times 10^{-4}$	-	-	-	-	-	-	-
GnalNB	$<2.5 \times 10^{-6}$	0.77	-	-	-	-	-	-
LaLoma	$<7.1 \times 10^{-6}$	0.59	0.027	-	-	-	-	-
NBI	$<4.2 \times 10^{-7}$	0.29	0.20	$<4.2 \times 10^{-3}$	-	-	-	-
NvaLib	$<1.0 \times 10^{-8}$	$<2.8 \times 10^{-5}$	$<2.2 \times 10^{-7}$	$<6.0 \times 10^{-7}$	$<2.3 \times 10^{-4}$	-	-	-
PlanLib	$<5.1 \times 10^{-5}$	$<5.7 \times 10^{-4}$	1.4×10^{-4}	$<1.8 \times 10^{-4}$	$<1.5 \times 10^{-3}$	0.29	-	-
RLFlor	$<6.3 \times 10^{-7}$	0.29	0.03	0.77	$<1.4 \times 10^{-4}$	$<5.7 \times 10^{-9}$	$<3.9 \times 10^{-5}$	-
SatMor	$<7.3 \times 10^{-8}$	0.83	0.83	0.77	0.77	$<1.4 \times 10^{-7}$	$<4.7 \times 10^{-5}$	0.04

Anexo 15. Resultados de la prueba pareada de Wilcoxon entre la d_b de *Craugastor loki* de las distintas localidades de la Sierra Madre en el año 2018. Los valores de p de las comparaciones múltiples se encuentran resumidos en el anexo 16. Se indican con las mismas letras y colores las localidades con similitud.

SalUrb	NvaLib	Palestina	NBI	CINvaLib	LasPalmas	LagLon	AmpLag
"AD"	"C"	"E"	"AD"	"C"	"AB"	"B"	"AD"

Anexo 16. Valores de p de las comparaciones entre d_b de *Craugastor loki* de las distintas localidades de la Sierra Madre, a través de la prueba Wilcoxon. Se indican sombreados valores no significativos.

Post Hoc	AmpLag	CINvaLib	LagLon	LasPalmas	NBI	NvaLib	Palestina
CINvaLib	<3 x10 ⁻¹⁴	-	-	-	-	-	-
LagLon	0.03	<8.3 x10 ⁻¹²	-	-	-	-	-
Palmas	0.14	<2.1 x10 ⁻¹²	0.86	-	-	-	-
NBI	0.22	<1.6 x10 ⁻¹⁴	<4.4 x10 ⁻⁴	<6.9 x10 ⁻³	-	-	-
NvaLib	<2.1 x10 ⁻¹³	0.08	<1.9 x10 ⁻¹¹	<1.1 x10 ⁻¹¹	<3.9 x10 ⁻¹⁴	-	-
Palestina	<6.2 x10 ⁻⁹	0.009	<4.0 x 10 ⁻⁴	<5.8 x10 ⁻⁵	<5.0 x10 ⁻¹⁰	<2.4 x10 ⁻⁴	-
SalUrb	0.052	<3.5 x10 ⁻¹⁴	<2.5 x10 ⁻⁵	4.4 x10 ⁻⁴	0.86	<1.7 x10 ⁻¹³	<5.3 x10 ⁻¹¹

Anexo 17. Valores de p de las comparaciones entre d_e de *Craugastor loki* de las distintas localidades de la Sierra Madre en el año 2017 a través de la prueba de Wilcoxon. Se indican sombreados los valores no significativos.

Post Hoc	AmpLag	CINvaLib	LagLon	LasPalmas	NBI	NvaLib	Palestina
CINvaLib	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-	-	-	-
LagLon	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-	-	-
Palmas	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2.7 x10 ⁻¹³	-	-	-	-
NBI	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-
NvaLib	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	0.97	-	-
Palestina	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<3.3 x10 ⁻¹¹	0.01	-
SalUrb	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	0.82	0.97	3.9 x 10 ⁻³

Anexo 18. Valores de p de las comparaciones entre d_e de *Craugastor loki* de las distintas localidades de la Sierra Madre en el año 2018 a través de la prueba de Mann Whitney-Wilcoxon. Se indican sombreados los valores no significativos.

Post Hoc	AmpLag	CINvaLib	LagLon	LasPalmas	NBI	NvaLib	Palestina
CINvaLib	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-	-	-	-
LagLon	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-	-	-
Palmas	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2.7 x10 ⁻¹³	-	-	-	-
NBI	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	-	-	-
NvaLib	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	0.97	-	-
Palestina	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<3.3 x10 ⁻¹¹	0.01	-
SalUrb	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	<2 x10 ⁻¹⁶	0.82	0.97	3.9 x 10 ⁻³

