

Jesús Eduardo Ortega-Chinchilla  
Javier Méndez-Narváez  
Juan Manuel Carvajalino-Fernández  
Diana María Galindo-Uribe



*Lygophis lineatus*



CAPÍTULO IV  
**ECOFISIOLOGÍA**



*Stenocercus erythrogaster*



**Jesús Eduardo Ortega-Chinchilla**

Laboratorio de Eco-fisiología y Fisiología Evolutiva,  
Instituto de Biociencias, Departamento de Fisiología,  
Universidad de São Paulo. São Paulo, Brasil.  
Email: [chucho.ortega@gmail.com](mailto:chucho.ortega@gmail.com)

**Javier Méndez-Narváez**

Program in Ecology, Behavior y Evolution, Biology  
Department, Boston University, Boston, USA.  
Email: [javier0620@gmail.com](mailto:javier0620@gmail.com)

Calima: Fundación para la Investigación  
de la Biodiversidad y Conservación en el Trópico,  
Cali, Colombia.

**Juan Manual Carvajalino-Fernández**

Laboratorio de Eco-fisiología y Fisiología Evolutiva,  
Instituto de Biociencias, Departamento de Fisiología,  
São Paulo, Brasil.  
Email: [juanmacarvajalino@gmail.com](mailto:juanmacarvajalino@gmail.com)

Oxyradical Research Group – Department of Cell Biology,  
University of Brasilia, Brazil.

**Diana María Galindo-Uribe**

Grupo de Ecofisiología, Comportamiento y Herpetología –  
GECOH, Departamento de Ciencias Biológicas,  
Universidad de los Andes.  
Cra. 1 No. 18A-12, Bogotá, Colombia.  
Email: [dianagalindouribe@gmail.com](mailto:dianagalindouribe@gmail.com)



*Cnemidophorus lemniscatus*



## RESUMEN

Los anfibios y reptiles son vertebrados con una riqueza de especies relativamente alta en ambientes extremos. Esto se debe a que a través de su historia evolutiva han desarrollado diversas adaptaciones comportamentales, fisiológicas y morfológicas que les han permitido colonizar desde ambientes con temperaturas congelantes (bosques estacionales, estepas, páramos, etc.), hasta ambientes desérticos. En Colombia los anfibios y reptiles están presentes en varios ambientes extremos, siendo uno de los más importantes el bosque seco tropical (bs-T); este ecosistema es considerado como "extremo" debido a que presenta altas temperaturas (pudiendo llegar a temperaturas mayores a 45°C) y una marcada estacionalidad en la precipitación, factores que promueven condiciones de estrés térmico e hídrico en los organismos. Los anfibios y reptiles son especialmente susceptibles a estas condiciones al ser organismos ectotermos y, en el caso de los primeros, con piel permeable. Este capítulo pretende recopilar aspectos comportamentales, fisiológicos y morfológicos de la herpetofauna presente en hábitats con altas temperaturas. De esta forma, se busca ofrecer una guía para la investigación de potenciales estrategias ecofisiológicas presentes en la herpetofauna del bs-T en el norte de Colombia.

**Palabras clave:** Adaptación, Bosques secos tropicales, Estrés, Humedad, Mecanismos, Temperatura.

# INTRODUCCIÓN

La ecofisiología es una ciencia integrativa que combina el estudio de la interacción entre el organismo con su entorno biológico y físico, y el rango de respuestas fisiológicas que pueden surgir de dichas interacciones (Randall et al. 1998; Willmer et al. 2005). En las últimas décadas, gracias al desarrollo de herramientas moleculares y diversos enfoques teóricos, se ha incorporado el componente comparativo y filogenético con el objetivo de generar hipótesis ecofisiológicas en un contexto evolutivo (Garland & Carter 1994). En particular, este enfoque permite estudiar la evolución y distribución de especies en ambientes contrastantes, a través de aquellas adaptaciones relevantes para un grupo especialmente sensible a los cambios abióticos de su entorno como son los anfibios y reptiles (Feder & Burggren 1992).

Los anfibios y reptiles son organismos heterotermos, es decir, son capaces de regular su temperatura corporal a través de fuentes ambientales de calor (Pough & Gans 1982; Pough et al. 1998). Los anfibios son especialmente susceptibles a la pérdida de agua por evotranspiración debido a la alta permeabilidad de su piel (Duellman & Trueb 1986), lo cual, tiende a limitar su distribución y actividad a microhábitats húmedos y principalmente al anochecer (Pough et al. 1983). Por el contrario, los reptiles, al poseer una epidermis cubierta por escamas y mecanismos de termorregulación comportamental, no presentan las mismas restricciones que los anfibios, y presentan diferentes mecanismos fisiológicos que ayudan a limitar la pérdida del agua y al balance entre la ganancia y la pérdida de calor (Pough & Gans 1982; Pough et al. 1998). Como consecuencia de esta alta sensibilidad ambiental, tanto anfibios como reptiles son considerados grupos bioindicadores (Sparling et al.







*Rhinella horribilis*

2010), es decir, la estabilidad de sus poblaciones en el tiempo, y las características del desarrollo y comportamiento de los individuos, permiten detectar y entender cambios en el ambiente (Zug et al. 2001). En particular, aquellas especies que habitan bosques secos tropicales (bs-T) enfrentan una gran variabilidad en la temperatura y la disponibilidad de agua, sumado a nuevas alteraciones abióticas derivadas de la transformación del paisaje y el cambio climático (Miles et al. 2006). Es por esto, que la ecofisiología de las especies que habitan bs-T se debe considerar como una línea de investigación prioritaria para entender sus relaciones ecológicas y evolutivas, su integración en el funcionamiento del ecosistema y asegurar la integridad de sus poblaciones.

Las adaptaciones presentes en los diferentes estadios de vida (i.e. embriones, larvas y adultos), permiten entender cómo diversos linajes de anfibios y reptiles han logrado colonizar y sobrevivir en ambientes que parecen "inhóspitos" para la mayoría de estos vertebrados (Gómez-Mestre et al. 2004; Gómez-Mestre & Buchholz 2006; Shine & Brown 2008; Méndez-Narváez et al. 2015). A la fecha, solo

conocemos de dos estudios publicados sobre ecofisiología comparativa que incluye especies de anfibios de bs-T, en los departamentos del Cesar y Magdalena, Colombia (Alfaro-Hatum 2013; Cruz-Piedrahita et al. 2018); por lo tanto, la mayoría de los ejemplos citados en este capítulo son desarrollados en otras regiones, aunque se basan en especies que experimentan presiones ambientales similares a la fauna presente en el bs-T del norte de Colombia.

Además, en este capítulo resumimos algunos de los conceptos básicos en ecofisiología importantes para el estudio de los anfibios y reptiles en bs-T, principalmente su capacidad de termorregulación y mantenimiento del balance hídrico en el cuerpo. Asimismo, se hace una distinción entre diferentes etapas de vida (i.e. estadios tempranos de desarrollo y adultos), que en el caso particular de los anfibios, están influenciadas en gran medida por las condiciones ambientales durante su desarrollo. De esta forma, este capítulo puede servir como una base teórica, comparativa y metodológica para futuras investigaciones ecofisiológicas en la fauna de anfibios y reptiles en el bs-T del norte de Colombia.

# ANFIBIOS Y REPTILES DEL BOSQUE SECO TROPICAL DENTRO DEL CONTEXTO ECOFISIOLÓGICO

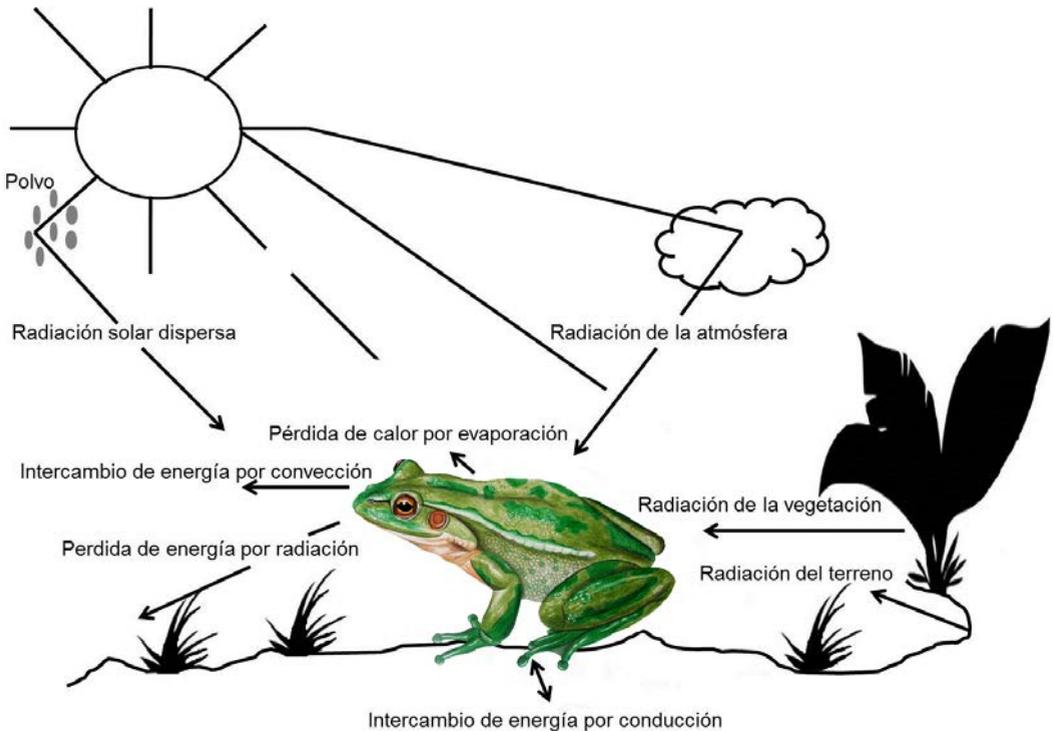
El bs-T es uno de los ecosistemas más diversos y a su vez uno de los más amenazados dentro del continente americano (Miles et al. 2006; Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010). El bs-T de tierras bajas se caracteriza por presentar un tipo de vegetación decidua que experimenta una estacionalidad marcada de lluvias con cinco o seis meses de sequía y altas temperaturas (Pennington et al. 2006); ade-

más, presenta niveles de evapotranspiración que superan los de precipitación (Dirzo et al. 2011). En la región Caribe de Colombia existe una franja costera con una variación altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 650 metros de altitud (Rodríguez et al. 2012), lo cual permiten una moderada diversidad climática y biológica en el bs-T ahí presente (ver Capítulo I).



*Rhinella humboldti*

Dentro de la fauna presente en el bs-T, los anfibios y reptiles presentan características fisiológicas que los convierten en buenos indicadores de salud ambiental (Zug et al. 2001). La condición ectotérmica de anfibios y reptiles, donde el control de la temperatura corporal depende de la transferencia de energía obtenida de fuentes externas a través de la conducción, la convección, la radiación y la evaporación, contribuyen significativamente al intercambio neto de energía entre un organismo y su entorno, siempre y cuando los dos difieran en su temperatura (Fig. 1). Asimismo, la alta permeabilidad en la piel de los anfibios, que los hace especialmente sensibles a la pérdida de agua por evapotranspiración, permite identificar relaciones funcionales con cambios en la estructura vegetal y en la temperatura, humedad y regímenes de precipitación (Duellman & Trueb 1986; Starnes et al. 2000). Debido a que en bs-T la disponibilidad espacial y temporal de agua, y la temperatura elevada, se encuentran entre las principales limitaciones abióticas, se esperaría que las especies ahí presentes exhiban mecanismos morfológicos, comportamentales y fisiológicos que, por ejemplo, contribuyan a disminuir la pérdida de agua o incrementar su absorción, e incrementen la tolerancia a la desecación y la tolerancia térmica (Fig. 2; Feder & Burggren 1992; Huey 1982).



**Figura 1.** Flujo de energía entre organismos y medio ambiente. En el gráfico se observan las diversas rutas de intercambio de energía entre un organismo y su entorno, las cuales, incluyen radiación, conducción, convección y evaporación. Un organismo puede absorber varios tipos de radiación, que incluyen la radiación directa del sol, la radiación dispersada por la atmósfera y la radiación reflejada por las superficies (modificado de Angilletta Jr 2009).



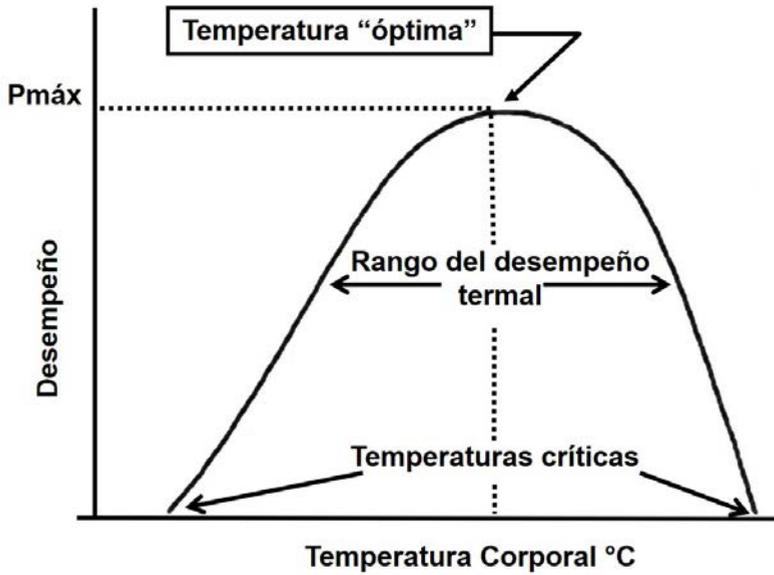


**Figura 3.** Rana *Leptodactylus insularum* exhibiendo selección de microhábitats térmicamente menos variables que están presentes en la vegetación y en componentes del subsuelo tales como troncos y rocas.

## TERMORREGULACIÓN

### **Biología termal en anfibios de zonas calientes**

La importancia de la temperatura ha sido estudiada en diversos contextos y parece afectar varias características biológicas en diferentes niveles de organización. La temperatura corporal, por ejemplo, afectada por el gradiente de la temperatura ambiental, puede influir a nivel celular en la estructura y función de las membranas plasmáticas (Kates et al. 1993), en la reducción de las tasas de permeabilidad y transporte de enzimas, y limitando la propagación de metabolitos y gases respiratorios para las mitocondrias (Sidell 1988). A nivel individual y poblacional, la temperatura afecta las tasas de crecimiento, desarrollo (Berven 1982), sobrevivencia, reproducción (Huey & Stevenson 1979) y otros procesos tales como digestión y tasa de consumo de oxígeno (Sanabria et al. 2003). Estos aspectos dependientes de la temperatura corporal pueden ser medidos a través de curvas de "performance" o desempeño (Fig. 4), donde se registra la temperatura óptima (i.e. temperatura corporal que maximiza el desempeño de los organismos en la variable medida), la franja de temperaturas que permite el desarrollo de alguna actividad en un determinado nivel o porcentaje específico, y el rango de temperaturas donde el mínimo desempeño es posible (Huey & Stevenson 1979).



**Figura 4.** Curva de desempeño. En el gráfico se observa la temperatura óptima, el rango del desempeño termal y las temperaturas mínima y máxima críticas (modificado de Huey & Stevenson 1979).

Algunos anuros reducen el impacto de la variación térmica en el ambiente, manteniendo un equilibrio entre la dinámica de la temperatura corporal y la dinámica hídrica del ambiente a través de la exploración del paisaje termal de sus microhábitats (Fig. 5; Tracy 1976; Brattstrom 1979). Lo anterior, lo realizan mediante mecanismos ligados a la termorregulación comportamental, que pueden estar vinculados a preferencias térmicas, dependiendo del estado nutricional o reproductivo de los indivi-

duos (Angilletta et al. 2002). Dichos mecanismos comportamentales implican cambios en el patrón temporal de actividad (Navas 1995), horarios de exposición al sol (Valdivieso & Tamsitt 1974; Huey 1982), capacidad de alternar entre heliotermia y tigmotermia (Brattstrom 1979; Sinsch 1989; Navas 2006) y selección de microhábitats térmicamente menos variables que están presentes en la vegetación y en componentes del subsuelo como rocas (Navas 1995).

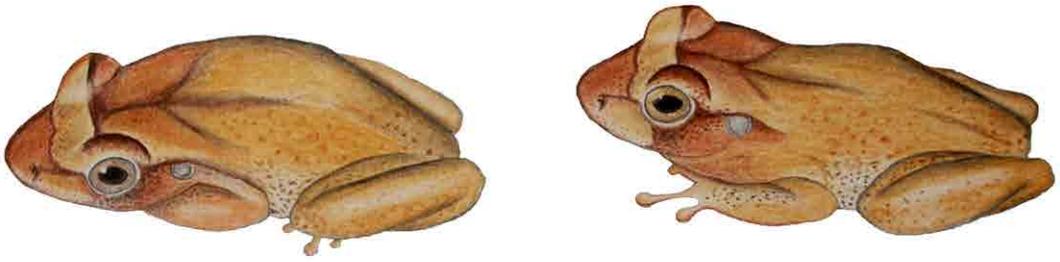


**Figura 5.** Registro de la variación presente en el paisaje termal obtenida a través de imágenes térmicas o termogramas.

Paralelo a los retos impuestos por las altas temperaturas en el bs-T, los anfibios deben mantener el balance hídrico, particularmente en ambientes terrestres, dada su alta permeabilidad tegumentaria que conlleva al aumento en la tasa de pérdida de agua por evapotranspiración (Wygoda 1984), siendo esta una de las principales causas de pérdida de energía (Tracy 1976). Las estrategias fisiológicas contra la pérdida de agua por evaporación están relacionadas a mecanismos de impermeabilización de la piel, la capacidad de reducir la tasa de filtración glomerular, la capacidad de la vejiga para el almacenamiento de agua, la tolerancia a la deshidratación (Shoemaker et al. 1992), el incremento en las tasas de reabsorción de agua (Titon & Gomes 2015), la disminución en las tasas metabólicas (Withers et al. 1982), la excreción de desechos nitrogenados mediante el uso eficiente del agua corporal (Shoemaker & McClanahan 1975), y la reflectancia de la piel, que se manifiesta en un cambio de color (Tattersall et al. 2006). Entre las adaptaciones que proporcionan alguna resistencia de la piel están las secreciones de lípidos epiteliales cutáneos por glándulas especializadas (Fig. 6), serosas o granulares, que pueden ser el factor principal que controla el movimiento del agua transepitelial (Lillywhite et al. 1997), este es el caso de varias especies del género *Phyllomedusa*, las cuales presentan muy baja pérdida de agua por evapotranspiración (Shoemaker & McClanahan 1975). Adicionalmente, existen mecanismos comportamentales para el balance hídrico, como lo son diversas posturas corporales que minimizan la superficie de exposición (Fig. 7) o la acumulación de osmolitos en el cuerpo, como la urea, que puede alterar el balance osmótico entre el organismo y el ambiente con el fin de reducir la pérdida de agua (Yancey et al. 1982).



**Figura 6.** Secreciones de lípidos epiteliales cutáneos por glándulas especializadas en *Trachycephalus typhonius*, adaptación que proporciona alguna resistencia de la piel a la deshidratación.



**Figura 7.** Posturas asociadas a conservar y evitar la pérdida de agua en la rana coqui *Eleutherodactylus coqui* (adaptado de Pough et al. 1983).

Por otro lado, las salamandras pletodóntidas, que representan alrededor del 66% de los anfibios del orden Caudata descritos en la actualidad (Frost 2018) y se caracterizan por la ausencia de pulmones y por respirar principalmente a través de la piel (Spotila 1972), se encuentran entre los tetrápodos con menor tasa metabólica (Chong & Mueller 2012). Ellas tienen requerimientos específicos de hábitat, principalmente de humedad, ya que para la respiración requieren de una piel constantemente húmeda (Huey 1991; Lunghi et al. 2016). No es raro entonces, que la mayoría de especies en Plethodontidae estén asociadas a entornos subterráneos, en los que la humedad es muy alta y las fuentes de calor muy limitadas (Camp et al. 2014), y que se encuentren ausentes en el bs-T del norte de Colombia (ver Capítulo II).

### **Selección de microambientes dentro de la regulación termal en anfibios**

La selección de microambientes adecuados para los anfibios dependerá de los mecanismos comportamentales asociados, especialmente, con la detección de agua. La mayoría de los anfibios son nocturnos y durante el día están en refugios para evitar temperaturas y tasas de deshidratación extremas (Zug & Zug 1979; Cohen & Alford 1996). Dentro de los anfibios anuros, las especies con hábitos arbóreos, en general, presentan una mayor resistencia a la pérdida de agua por evaporación, comparada con especies terrestres y acuáticas (Wygoda 1984). Estas tasas de pérdida de agua son dependientes de la temperatura, de modo que las condiciones térmicas e hídricas están intrínsecamente relacionadas (Tracy 1976; Preest & Pough 1989).

### **Relación de tamaño y peso dentro de la regulación termal en anfibios**

Un incremento en el tamaño o masa corporal en los individuos también ha sido propuesto como una adaptación a ambientes con poca disponibilidad de agua y altas temperaturas, como lo es el bs-T en el norte de Colombia. En especies que no poseen mecanismos fisiológicos para la regulación de la pérdida de agua (e.g. anuros del género *Acris*, *Hyla*, *Lithobates*, *Pseudacris*; Schmid 1965; Nevo 1973), un mayor tamaño corporal puede representar una menor pérdida de agua por evaporación debido a una menor relación superficie-volumen (Olalla-Tárraga et al. 2009). Un mayor tamaño corporal también confiere a especies del género *Acris* y *Spea* un incremento en la resistencia a la pérdida de agua (Thorson 1955; ver más ejemplos en Titon & Gomes 2015). En general, la presencia de un tamaño corporal mayor puede representar uno de los rasgos morfológicos que son favorecidos en especies de anfibios que habitan regiones de baja disponibilidad e impredecibilidad de agua, o en aquellas especies con hábitos arbóreos que representan mayores riesgos de deshidratación (Tracy et al. 2010).

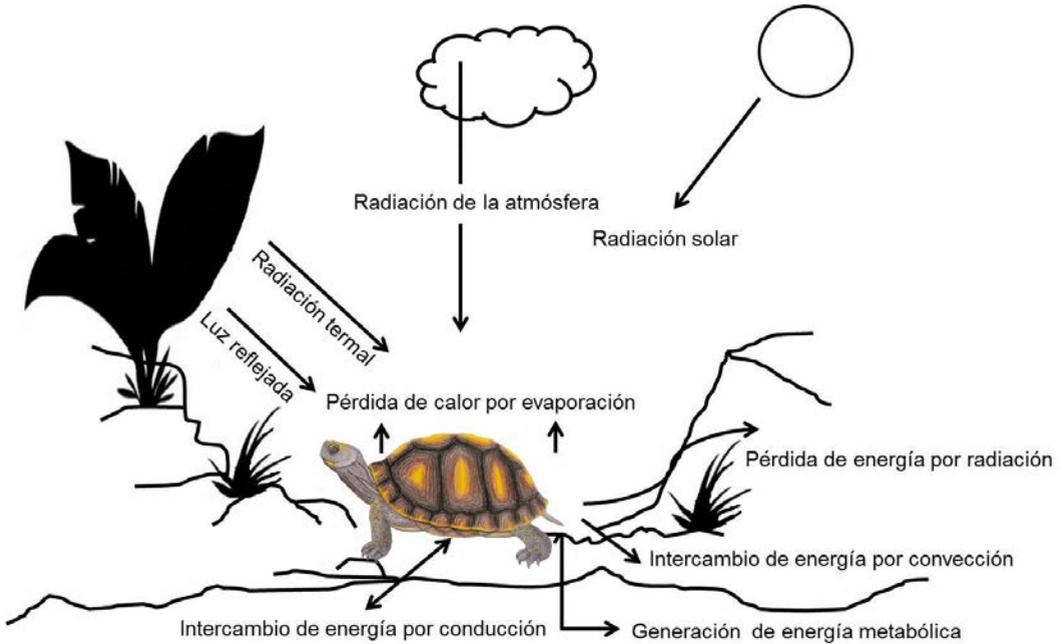
### **Termorregulación de reptiles, mecanismos comportamentales y fisiológicos**

Los reptiles, especialmente los lagartos, son capaces de mantener su temperatura corporal dentro de un rango específico de temperaturas preferidas (Hertz et al. 1993; Huey 1982; Pough & Gans 1982). Esto lo hacen a través de mecanismos fisiológicos como cambios en la frecuencia cardíaca (Bartholomew 1982) y mecanismos comportamentales como desplazamientos entre zonas soleadas y sombreadas (Heath 1965; Hammel et al. 1967; Spellerberg 1972); como en la especie *Gambelia wislizenii* (Nicholas 1978). También se ha registrado achatamiento del cuerpo con relación al sustrato (DeWitt 1971) y cambios de postura con respecto al sol, lo que aumenta o disminuye la superficie corporal expuesta a radiación directa (Pough et al. 1998; Kiefer et al. 2007). Estos mecanismos de termorregulación se han registrado en, por ejemplo, cinco especies de lagartos *Aspidozelis* (*A. exsanguis*, *A. tessellatus*, *A. inornatus*, *A. gularis*, y *A. tigris*; Schall 1977), en *Tropidurus torquatus* (Gandolfi & Rocha 1998) y en la serpiente *Lampropeltis triangulum* (Hernderson et al. 1980).

Todo lo anterior son comportamientos activos de termorregulación. Sin embargo, hay especies, denominadas como termoconformadoras, cuyo comportamiento no cambia como resultado de las condiciones ambientales, por ejemplo, algunos lagartos *Anolis* de Cuba (*A. allogus*, *A. lucius*, *A. homolechis*, *A. sagrei* y *A. allisoni*; Ruibal 1961); en *Plica umbra*, *Uranoscodon superciliosus*, *Anolis punctatus* y *A. fuscoauratus* en Belém de Pará, Brasil (Rand & Humphrey 1968); en *Anolis polylepis* de Costa Rica (Hertz 1974); en *Microlophus peruvianus* de Perú (Huey 1974); y en *Anolis marmoratus* de Guadalupe, Antillas Menores (Huey & Webster 1975). Existe una gran variabilidad de

comportamientos entre termorregulación y termoconformación (Huey & Slatkin 1976; Hertz et al. 1993). No obstante, actualmente predomina la idea de que los lagartos tienen una amplia capacidad termorregulatoria, donde la evolución de la temperatura óptima es filogenéticamente fija y que la termorregulación es generalmente ventajosa (Huey & Slatkin 1976).

La capacidad que tienen los reptiles para controlar la velocidad de calentamiento y enfriamiento permite una rápida absorción de calor durante periodos de exposición solar (Fig. 8), por lo tanto, disminuye la cantidad de tiempo necesario para alcanzar la temperatura corporal óptima (Bartholomew & Tucker 1963; Seebacher & Franklin 2007). Del mismo modo, durante el enfriamiento en zonas sombreadas o en sitios de anidación, la reducción en la tasa de pérdida de calor corporal reduce el tiempo dedicado a solearse durante el día o cuando el individuo emerge de su nido en las madrugadas (Bartholomew & Tucker 1963; Seebacher & Franklin 2001). La diferencia entre calentamiento y enfriamiento en reptiles se denomina "histéresis térmica" y es provocada por alteraciones cardiovasculares, donde el flujo de sangre a la periferia de la piel aumenta o disminuye la conductancia térmica entre el cuerpo y el ambiente circundante (Bartholomew & Tucker 1963; Morgareidge & White 1969). Se ha demostrado incluso que algunos reptiles son capaces de incrementar y mantener la temperatura corporal constante respecto al ambiente gracias a una alteración en su metabolismo. En algunas serpientes pitones esta capacidad ha sido denominada termogénesis facultativa, donde la producción de calor se logra mediante contracciones musculares rítmicas durante el periodo de incubación de los huevos (Vinegar et al. 1970; Brashears & DeNardo 2015).



**Figura 8.** Visión general del intercambio térmico entre un reptil terrestre y su entorno (modificado de Willmer et al. 2005).

Dentro del área de fisiología de la digestión, se ha analizado cómo existe una termorregulación metabólica en Boidos (e.g. *Boa constrictor amarali*) cuando se compara la temperatura corporal en los estados de ayuno y postprandial, cuando el animal se alimentó hace poco tiempo y está pasando por el proceso de digestión (Toledo et al. 2003). Las serpientes cascabel también logran producir calor e incrementar cerca de un grado centígrado su temperatura corporal después de ingerir una presa (Tattersall et al. 2004). Recientemente, se reportó que el lagarto tegu (*Salvator merianae*) es capaz de producir calor al incrementar su tasa metabólica y disminuir la conductancia térmica con el ambiente durante la época reproductiva, de una forma similar que lo hacen organismos endotermos de tamaño similar; este descubrimiento soporta el modelo de endotermia facultativa asociada al cuidado parental, y que pudo haber precedido la evolución de la endotermia metabólica en aves y mamíferos (Tattersall et al. 2016).

Otra respuesta común en reptiles con respecto a cambios temporales en la temperatura es el cambio de color de su piel, relacionado a un cambio de reflectancia. Varios estudios, principalmente en lagartos, han demostrado que cuando el individuo está frío o por debajo de su temperatura corporal preferida, presenta una coloración más oscura en su piel e incrementa la absorción de energía radiante y le permite alcanzar su temperatura corporal preferida más rápidamente (Cowles & Bogert 1944; Bogert 1959).

En general, no hay reportes en la literatura de los comportamientos mencionados para especies de reptiles dentro del bs-T del Caribe colombiano; sin embargo,

especies de lagartos (e.g. *Iguana iguana*, *Gonatodes albogularis*, *Cnemidophorus lemniscatus*, *Ameiva ameiva*) exhiben mecanismos comportamentales tales como desplazarse entre zonas soleadas y som-

breadas (observaciones personales). También hay registros de achatamiento del cuerpo con relación al sustrato en especies de lagartos pertenecientes al género *Mabuya* (observaciones personales).



*Chironius carinatus*

# BALANCE HÍDRICO

## Balance hídrico de anfibios en el contexto ecofisiológico de altas temperaturas

La respuesta fisiológica más estudiada en los anfibios a las altas tasas de deshidratación en ambientes terrestres secos es la tolerancia a la desecación. Esta respuesta es variable, algunas especies son capaces de tolerar una pérdida de agua de hasta el 50% de su masa corporal total, representando aproximadamente un 60% del agua total presente (McNab 2002), mientras que otras especies solo pueden tolerar una pérdida de agua cercana al 26% de su masa

corporal (Tabla 1). La capacidad de tolerancia a la desecación está asociada con el uso de hábitat, por ejemplo, especies terrestres fosoriales exhiben una mayor tolerancia a la deshidratación que especies con hábito acuático (Thorson & Svihla 1943). Esta relación fue también registrada por Titon & Gomes (2012), quien comparó especies de anuros del Bosque Atlántico y del Cerrado brasileiro con especies de ambientes xerofíticos de Costa Rica y Brasil (Wygoda 1984) y con especies en África y Australia (Withers et al. 1984) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Resistencia cutánea de diferentes familias de anfibios y reptiles con diversos hábitos y ambientes. Datos modificados de Lillywhite (2006), se incluyen valores de resistencia cutánea a la pérdida de agua por evapotranspiración tomados bajo diferentes condiciones de temperatura y humedad. Se señala la presencia o ausencia de capullo.

CLASE	HÁBITOS	FAMILIA	RESISTENCIA (S·Cm <sup>-1</sup> )	OBSERVACIONES
<b>Amphibia</b>	Acuático	Hylidae	2.3–2.4	
		Myobatrachidae	2.2	
	Fosorial	Hylidae	0.5–4.2	
		Pelobatidae	0–3	
		Hylidae	1.8–41	Con y sin capullo
		Hyperoliidae	40	Con capullo
		Myobatrachidae	1.1–107	Con y sin capullo
		Pelobatidae	0–5	Diferentes ambientes
		Myobatrachidae	0	
		Terrestre–Fosorial	Bufonidae	1.5–5
	Terrestre	Hylidae	2.1–457	Con y sin capullo
		Leptodactylidae	116–163	Con capullo
		Myobatrachidae	0.8–92	Con y sin capullo
		Pelobatidae	175–190	Con capullo
		Bufonidae	0–1.7	
		Hylidae	0–9.6	Estación húmeda y seca
Microhylidae		0.1		
Myobatrachidae	0.1–2.7			

CLASE	HÁBITOS	FAMILIA	RESISTENCIA (S·Cm <sup>-1</sup> )	OBSERVACIONES
<b>Amphibia</b>	Semiárborea	Hyperoliidae	3.2–257	
		Rhacophoridae	1.9	
	Árborea	Hylidae	1.4–364	Estación húmeda y seca; diferentes ambientes
		Rhacophoridae	347–900	Ambiente árido
<b>Reptilia</b>	Acuática	Trionychidae	2.98–5.38	
	Acuática, Marina	Acrochordidae	116	
	Semiacuático	Colubridae	117–308	
	Terrestre	Agamidae	175–738	Diferentes ambientes
		Colubridae	190–866	Diferentes ambientes
		Emydidae	78	
		Gekkonidae	198	Ambiente árido
		Iguanidae	108–1360	Diferentes ambientes
		Scincidae	248	
		Viperidae	706–1921	
	Semiárborea	Xantusiidae	2150–3310	
		Colubridae	480–1088	
	Árborea	Iguanidae	29–199	

En un estudio reciente, Cruz-Piedrahita et al. (2018), compararon tres mecanismos que permiten mantener el equilibrio hídrico (evitar pérdida de agua, absorber agua y encontrar agua) en 17 especies de anuros, tanto arbóreos como terrestres, en ambientes semiáridos (bs-T), con anuros de sabana, bosques de galería y ambientes húmedos en varias regiones de Colombia. Dichos autores observaron que mantener, absorber y encontrar agua son adaptaciones potencialmente importantes en la colonización y sobrevivencia de los anuros que habitan ambientes xéricos. En conclusión, las especies arbóreas son capaces de mantener el agua (menos pérdida de agua por evaporación) y generalmente son más eficientes en absorber el agua de una fuente permanente y quizás, sean más eficientes en detectar el agua que especies terrestres. En cuanto a las especies terrestres, sugieren, que ellas no tienen resistencia a la pérdida de agua, pero probablemente están adaptadas para una absorción rápida de agua, monitoreando el substrato y siguiendo un gradiente de humedad.

La transición de un hábito acuático a uno terrestre en anfibios debió haber estado acompañado por rasgos adaptativos que incrementaran su probabilidad de sobrevivencia en tierra, relacionados principalmente con la retención del agua corporal o evitar su pérdida por evapotranspiración. Young et al. (2005) demostraron en un estudio comparativo con 25 especies de anuros, una clara influencia del tipo de hábito ecológico y la resistencia cutánea a la pérdida de agua. En especies terrestres, una piel relativamente impermeable no podría explicar por sí sola la capacidad para



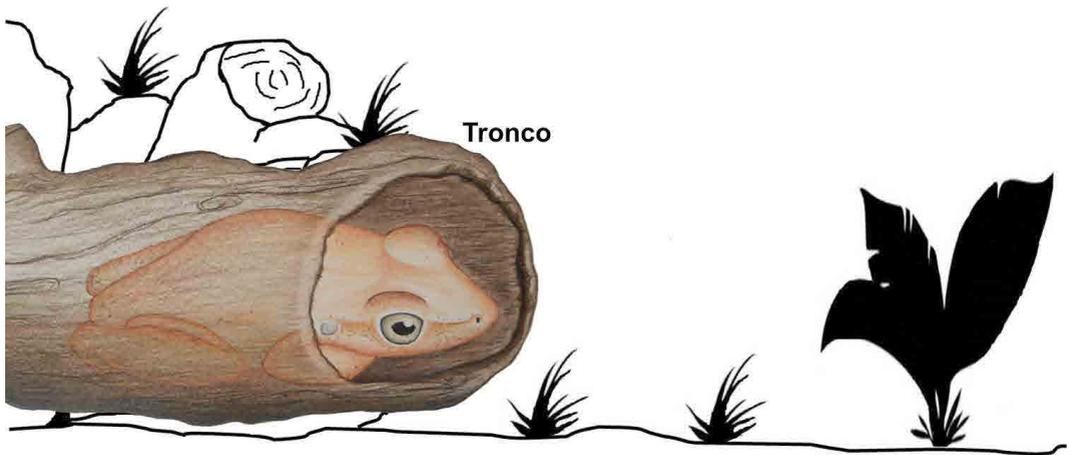
*Boana pugnax*

sobrevivir a la pérdida de agua por evapotranspiración. Thorson & Svihla (1943) propusieron que la transición a la vida terrestre en anfibios debió haber sido posible, no solo por la evolución de adaptaciones que confirieran resistencia a la pérdida de agua, sino por el desarrollo de la capacidad de sobrevivir ante una pérdida progresivamente mayor de agua corporal.

La conversión de amoníaco ( $\text{NH}_3$ ), producto del catabolismo de las proteínas, a otras sustancias menos tóxicas, es otra adaptación fisiológica importante que pudo haber facilitado la colonización de ambientes terrestres por parte de los anfibios (Wright 1995; Withers 1998). El amoníaco es un desecho nitrogenado altamente tóxico que es excretado principalmente por organismos que viven en ambientes acuáticos, donde puede ser eliminado directamente en el agua a un bajo costo metabólico; por el contrario, su transformación metabólica en forma de urea permite su excreción (o acumulación) en una forma menos tóxica, pero con mayores requerimientos de energía y agua (Wright 1995; Withers 1998). Algunas especies de anuros pueden acumular urea en sus tejidos corporales o incrementar su síntesis, como un mecanismo de balance osmótico entre el cuerpo y el suelo en hábitats muy secos o en ambientes salin-

os; este es el caso de algunas especies de bufonidos que estivan bajo tierra (Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014). El uricotelismo o la excreción de ácido úrico, aunque es una estrategia más eficiente que las dos anteriores en la utilización del agua corporal, ha sido descrito en pocas especies de anfibios que experimentan condiciones de extrema sequía (Shoemaker et al. 1972; Shoemaker & McClanahan 1975). Este último mecanismo de excreción, es el predominante en la mayoría de los reptiles y aves (Dantzler 1995).

Otras estrategias para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración son los mecanismos comportamentales. Estos mecanismos son un aspecto clave en el mantenimiento del equilibrio hídrico entre las tasas de pérdida de agua y las tasas de rehidratación que afectan el rendimiento locomotor del individuo (Seebacher & Alford 2002; Titon et al. 2010). Entre los comportamientos para la conservación de agua están la agregación de individuos (Johnson 1969), presionar la superficie ventral del cuerpo contra el sustrato (Heatwole et al. 1969; Pough et al. 1983) y el uso de hábitos frágmatocicos (Navas et al. 2002), es decir, la acción que exhiben algunas especies fosoriales de bloquear la entrada de sus refugios con su propio cuerpo (Fig. 9).



**Figura 9.** Hábito Fragmótico. Comportamiento donde algunas especies de anuros usan su cuerpo, especialmente la cabeza para la oclusión de una cavidad y evitar la pérdida de agua.

En las primeras etapas de la desecación, los anuros en lugar de invertir energía en los mecanismos de conservación de agua la invierten en actividades relacionadas a la búsqueda de lugares favorables (Heatwole & Newby 1972). Estudios ecofisiológicos han demostrado que la selección de microambientes específicos puede proporcionar buenas condiciones de humedad, incluso en ambientes aparentemente desfavorables (Huey et al. 1989) como lo es el bs-T. En los anuros, la elección apropiada de microambientes es fundamental para el equilibrio hídrico (Navas et al. 2002).

En salamandras, al igual que en los anuros, se han realizado estudios que relacionan el uso del hábitat con la pérdida y ganancia de agua. Por ejemplo, Grover (2000) evaluó la distribución de salamandras terrestres y semiacuáticas dependiendo de la humedad y el tipo de cobertura vegetal de sus refugios; este autor encontró que las salamandras terrestres se rehidratan más rápido que salamandras semiacuáticas, característica que posiblemente les permite explorar hábitats con menor humedad. Cruz-Rodríguez & Galindo-Martínez (2017) reportan para *Bolitoglossa ramosi*, que la selección de los individuos dentro de un gradiente termal fue determinada por el porcentaje de humedad relativa disponible en el

ambiente, y concluyeron que en este tipo de gradientes la hidrorregulación se sobrepone a la termorregulación. Este último estudio es con una especie endémica a Colombia, pero en general, y al igual que lo referente a la biología termal de anfibios en zonas secas, los estudios de balance hídrico en anfibios de Colombia son muy escasos o nulos.

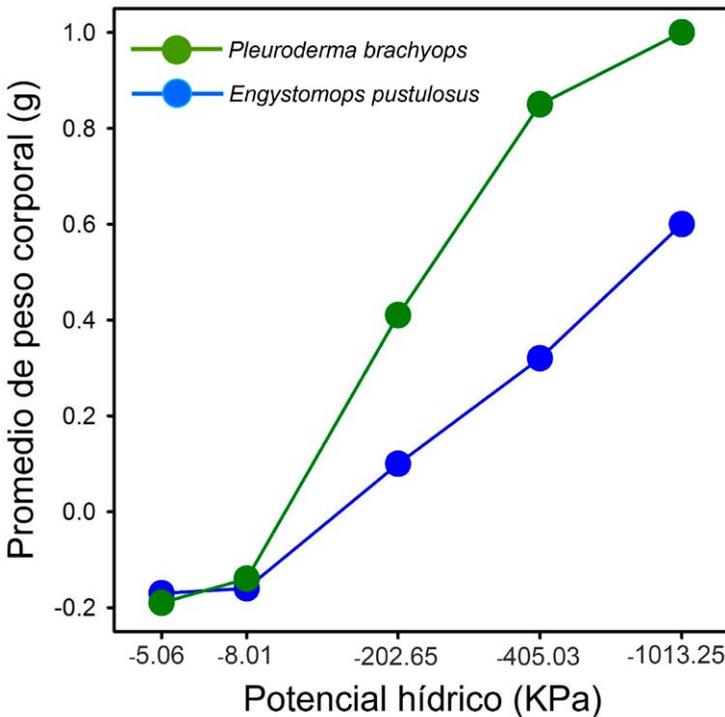
### **Tolerancia a la pérdida de agua, estivación y comportamientos para evitar la deshidratación en anfibios**

A pesar de la amenaza a la desecación impuesta por la alta permeabilidad de la piel en los anfibios y sus posturas de huevos, existe una gran diversidad de anuros de ambientes secos (Pinder et al. 1992). La estivación, por ejemplo, es una adaptación que ocurre tanto en invertebrados como en vertebrados, y se presenta como una respuesta a sequías periódicas o estacionales (Carvalho et al. 2010). En anuros puede ocurrir estivación como respuesta al aumento de la temperatura ambiental o de limitaciones en disponibilidad de agua o en recursos alimenticios (Pinder et al. 1992, Hochachka & Somero 2002). La estivación incluye aspectos ecológicos como enterrarse en el suelo, aspectos morfológicos como la formación de capullos, y aspectos fisiológicos como la reducción de la tasa metabólica (Pinder et al. 1992, Carvalho

et al. 2010). En la literatura existen varios registros de especies que se entierran en profundidades de hasta un metro durante largos periodos de tiempo, existiendo casos extremos como el reportado en el anuro *Anaxyrus punctatus*, cuyos individuos pueden ser encontrados en profundidades de hasta 10 metros buscando el mejor nivel freático (McClanahan et. al. 1994).

El único trabajo experimental sobre ecofisiología y estivación de anfibios en la costa caribe colombiana fue realizado por Alfaro-Hatum (2013), donde se analizaron los comportamientos y el balance hídrico durante la estivación en *Pleurodema brachyops* y *Engystomops pustulosus*. Este autor hace referencia al uso del suelo relacionado con procesos de estivación (Fig. 10) y reporta posibles adaptaciones relacionadas a la capacidad de hidratación en suelos con diferentes po-

tenciales hídricos (Fig. 11). La conclusión principal es que existe variabilidad ecofisiológica en la respuesta de comportamientos asociados a estivación en *P. brachyops* y *E. pustulosus* frente a eventos artificiales en laboratorio. Se postula que *E. pustulosus* no presenta estivación, sin embargo, presenta comportamientos asociados a evitar deshidratación, por ejemplo, buscar grietas entre placas de barro o refugiarse bajo troncos y piedras. Esos comportamientos pueden estar correlacionados al hecho de que, en condiciones de laboratorio, en sustratos con escasa agua, los organismos sufren deshidratación severa, perdiendo el 55% de su masa corporal. Por otro lado, *P. brachyops* presenta comportamientos asociados a estivación, en laboratorio los individuos de esta especie mostraron una alta selectividad por sustratos arenosos; en campo, durante la temporada seca, pueden ser encontrados a más de 30 cm de profundidad.



**Figura 10.** Comparación del efecto del potencial hídrico del sustrato de arena sobre ganancia o pérdida de peso corporal en los anuros *Engystomops pustulosus* y *Pleurodema brachyops*. El valor Cero (0) indica que la ganancia o pérdida de agua es nula, los valores positivos indican pérdida de agua corporal y los valores negativos indican ganancia de agua (Alfaro-Hatum 2013).



**Figura 11.** Adulto de *Pleurodema brachyops* estivando en el sector excavado de la estación SENA agropecuario de Gaira, Santa Marta, Magdalena, Colombia (Alfaro-Hatum 2013).

Los suelos arenosos y arcillosos difieren bastante respecto a sus capacidades de retención de agua (Plaster 1997); esto es relevante para la selección de microhábitats por parte de organismos de pequeño tamaño y una alta permeabilidad hídrica e intercambio de iones con el medio, como es el caso de los anfibios. Existe una relación entre la tensión superficial y el porcentaje de humedad del suelo; cuanto mayor sea la tensión aplicada menor será el porcentaje de humedad retenida en el suelo (Bidwell 1979). Esta relación varía dependiendo de composición del suelo (arena, arcilla u otros materiales) y a su vez, determina qué tan difícil es para un anfibio cavar y llegar a las reservas de humedad que puede tener una zona dada. Así, por ejemplo, la mayoría de los anfibios estibadores, son encontrados enterrados en sustratos arenosos de lechos de ríos secos durante épocas secas.

A nivel morfofisiológico, la vejiga es uno de los órganos más especializados en la sobrevivencia de los anfibios de zonas calientes con limitaciones hídricas, ya que es una estructura altamente vascularizada y distensible, lo cual, permite a los individuos evitar la deshidratación (Duellman & Trueb 1986). La vejiga presenta

mecanismos asociados al reaprovechamiento de fluidos que permiten, en algunas especies, la reabsorción sea lo suficientemente alta para compensar la pérdida de agua por evaporación (Withers et al. 1982; Kardong 1995). Varias especies de la familia Bufonidae presentan esta especialización, donde la orina en la vejiga mantiene una concentración de solutos interna constante reabsorbiendo el agua de los fluidos corporales (Rubial 1962). Otras especies de zonas xerofíticas, como *Scaphiopus couchii*, reabsorben agua en sus vejigas urinarias resistiendo un mayor tiempo a la desecación cuando están estivando: sin embargo, al parecer no regulan la concentración de solutos del plasma como lo hacen las especies pertenecientes a la familia Bufonidae (McClanahan 1967).

### **Balance hídrico de reptiles en el contexto ecofisiológico de altas temperaturas**

El mantenimiento de poblaciones de reptiles en zonas de elevada temperatura se basa en que los individuos sobrevivan por un periodo de tiempo suficiente para su reproducción y el eventual reclutamiento de juveniles. Lo anterior es dependiente de las "adaptaciones" a las altas tasas de deshidratación, que al igual que en los anfibios, está relacionada con la tolerancia a la desecación. Bentley (1959) fue el pionero en el estudio del balance de agua y electrolitos en reptiles, y reportó en el lagarto australiano *Tiliqua rugosa*, una marcada hipernatremia; es decir, concentración anormalmente alta de sodio en la sangre como consecuencia de bajos niveles de hidratación. Este autor interpretó la hipernatremia como una forma de conservar agua a expensas de abandonar el mantenimiento constante del fluido corporal durante los periodos de estrés hídrico. La hipernatremia ha sido reportada en otras dos especies de lagartos australianos (*Ctenophorus ornatus*, *C. nuchalis*; Bradshaw, 1970) y en un lagarto herbívoro que habita regiones áridas del norte del Sahara africano (*Uromastix acanthinura*; Bentley 1971; Grenot 1976); Sin embargo, la hipernatremia no es universal para todos los reptiles; existen otros mecanismos tales como la reducción en las tasas de pérdida de agua pulmonar y cutánea. Kobayashi et al. (1983) encontró que la tasa de pérdida de agua por evaporación en el lagarto de distribución neotropical *Anolis carolinensis*, es similar a aquella reportada en especies de zonas áridas.

Existen otros mecanismos fisiológicos y comportamentales en el balance hídrico en reptiles. Entre los fisiológicos están, primero, exhibir bajas tasas metabólicas en comparación con aves y mamíferos (Beck & Lowe 1994; Beck 1995); segundo, excretar desechos nitrogenados derivados de la digestión de proteínas en forma de ácido úrico (Bradshaw 1986; Lillywhite 2006); tercero, soportar durante largos periodos de tiempo, cambios muy marcados del medio interior que resultarían fatales en aves y mamíferos y cuarto, usar la mitigación comportamental relacionada a la dormancia como una táctica eficaz que promueve la supervivencia durante los periodos donde una actividad continúa sería contraproducente (Bradshaw 1988). Entre los mecanismos comportamentales están el uso de madrigueras (Secor 1995), el uso de microhábitats sombreados (Pianka & Parker 1975), tener actividad nocturna o crepuscular (Moore 1978) y alternar la superficie de contacto entre el cuerpo y el sustrato (Louw & Holm 1972).

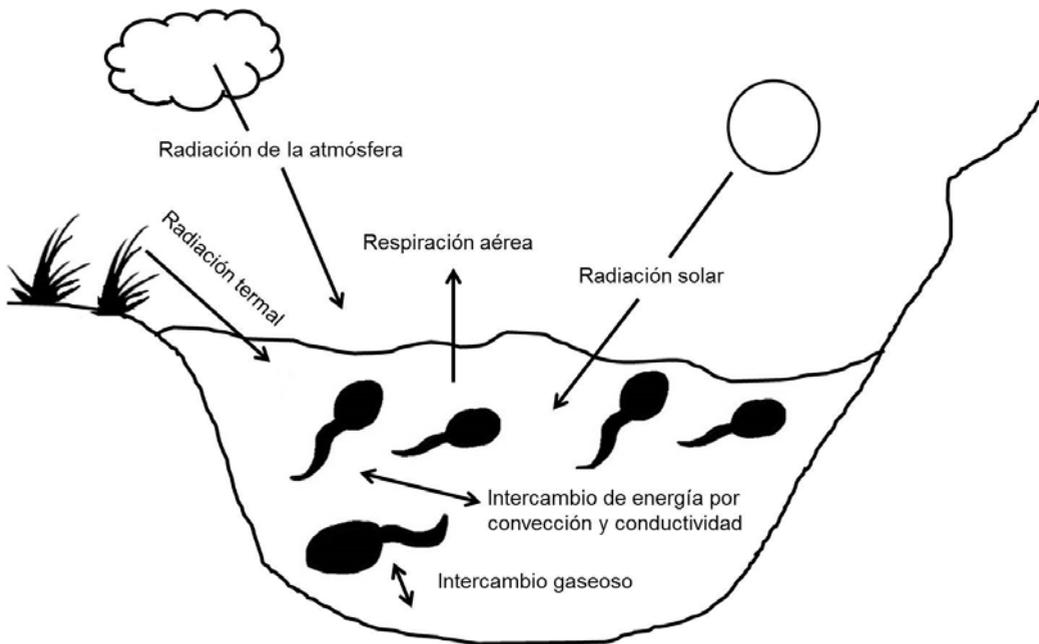


*Anolis* sp.

# DESARROLLO EMBRIONARIO Y LARVAL DE ANFIBIOS EN AMBIENTES SECOS Y VARIABLES

Las condiciones ambientales experimentadas por los anfibios durante sus estadios de desarrollo temprano determinan aspectos claves de su historia de vida y se asocian comúnmente con diversos rasgos fenotípicos, que en algunos casos son plásticos (Wilbur & Collins 1973; Wells 2007; Warkentin 2011). En aquellos anfibios que presentan metamorfosis, la temperatura, junto con otros factores (e.g. cantidad de alimento, presen-

cia de depredadores, densidad de conespecíficos), son fundamentales en distintos aspectos del desarrollo como la tasa de crecimiento, la diferenciación morfológica y la duración del periodo larval; estos a su vez, pueden afectar características fenotípicas de los metamorfos como su tamaño, grado de osificación y comportamiento (Fig. 12) (Gómez-Mestre et al. 2010; Touchon & Warkentin 2011).



**Figura 12.** Visión general del intercambio térmico entre un renacuajo y su entorno (modificado de Brattstrom 1979).

Algunas respuestas plásticas al ambiente durante el desarrollo, de resultar adaptativas, tienen el potencial de afectar el proceso evolutivo mediante acomodación genética (West-Eberhard 2003; 2005; Moczek et al. 2011). Por ejemplo, entre especies cercanamente relacionadas en la familia Pelobatidae, algunos cambios morfológicos durante el desarrollo larval en respuesta a la temperatura del agua (plasticidad), reflejan las diferencias fenotípicas entre especies en su etapa adulta (Gómez-Mestre & Buchholz 2006). Asimismo, cambios en la duración del periodo larval dependen de la desecación en las charcas. Existe una mayor aceleración del desarrollo larval en individuos de especies que se desarrollan en charcos de larga duración (condición ancestral) en comparación con las especie que lo hacen en charcos temporales (condición derivada), que colonizaron hábitats desérticos en el Nuevo Mundo (Gómez-Mestre & Buchholz; 2006, Richter-Boix et al. 2011; Kulkarni et al. 2011). Esta capacidad de acelerar la diferenciación morfológica y disminuir el periodo larval frente al riesgo de desecación es producto de una respuesta neurofisiológica asociada con el incremento en los niveles de la corticosterona y la hormona tiroidea (Gómez-Mestre et al. 2013).

Otro aspecto fisiológico que puede presentar plasticidad es el límite de tolerancia térmica. Por ejemplo, la temperatura elevada y variable, así como el alto riesgo de desecación, característicos del bs-T (y otros ecosistemas similares como sabanas y zonas semiáridas), son factores importantes que han promovido diversas adaptaciones durante el desarrollo embrionario, lo cual les ha permitido posiblemente la sobrevivencia en dichos ecosistemas (Simon et al. 2015). Existe un componente filogenético y ontogenético en la tolerancia térmica. Durante el desarrollo embrionario, aquellas especies con modos reproductivos acuáticos en hábitats de tierras bajas y de zonas abiertas, presentan mayor sobrevivencia en temperaturas elevadas (hasta 37°C) que aquellas especies con embriones terrestres y de desarrollo directo (Bernal & Lynch 2013). Una posible evidencia de esto puede ser la mayor representación taxonómica de Bufonidae, Hylidae y Leptodactylidae en el bs-T. A medida que el desarrollo avanza en los cuerpos de agua, las larvas de leptodactílidos y bufonidos aumentan su tolerancia térmica y pueden llegar a sobrevivir a temperaturas incluso mayores a

los 40°C (Heatwole et al. 1968; Simon et al. 2015). En el caso de los bufonidos, una mayor tolerancia térmica parece estar relacionada con un desarrollo más rápido, lo que les ayuda a escapar del riesgo de desecación en cuerpos de agua temporales (Heatwole et al. 1968; Buchholz & Hayes 2002).

En el bs-T del norte de Colombia, la estacionalidad de las lluvias y la variabilidad de la temperatura imponen condiciones estresantes, en particular para los estadios de desarrollo tempranos. Por lo tanto, es de esperarse la presencia de algunas de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas (plásticas o no) ya mencionadas, junto con adaptaciones reproductivas en los padres, que incrementen la probabilidad de sobrevivencia durante el desarrollo. Esto último, es el caso en la familia Leptodactylidae, donde evolucionó la construcción de nido de espuma bajo diferentes contextos ecológicos y ambientales (Heyer 1969). Muchas especies en esta familia son comunes en hábitats abiertos y están distribuidas en un amplio rango de ecosistemas, incluyendo el bs-T (de Sá et al. 2014; Cruz-Piedrahita et al. 2018). Asimismo, distintos grupos de especies dentro de Leptodactylidae exhiben diferencias en su reproducción que parecen reflejar una mayor independencia, durante el desarrollo de los embriones y renacuajos, a los cuerpos de agua temporales (Heyer 1969). El nido de espuma acuático es la condición ancestral en la familia, y de dicha condición han ocurrido, al menos dos eventos de colonización de la tierra, caracterizados por la construcción de nidos de espuma en cavidades subterráneas o depresiones en el suelo (Méndez-Narváez et al. 2015; de Sá et al. 2014).

En leptodactylidos, la construcción de un nido de espuma acuático puede proporcionar una ventaja adaptativa a aquellos individuos que dependen de cuerpos de agua de duración variable para su reproducción; el nido actúa como un refugio que permite el desarrollo hasta la eclosión, frente a la posible desaparición temporal de charcas (Méndez-Narváez et al. 2015). De esta forma, el nido de espuma pudo haber sido un paso inicial en la colonización de microhábitats reproductivos terrestres, debido a su propiedad de amortiguador térmico, lo cual ha sido demostrado tanto en nidos acuáticos como terrestres (Méndez-Narváez et al. 2015). Adicionalmente, se ha



*Leptodactylus fragilis*

observado que después de la eclosión del huevo, hay renacuajos que permanecen en el nido de espuma esperando por las lluvias; esto se da principalmente en especies con nidos terrestres y con desarrollo larval parcial en tierra (Downie 1994; Downie & Smith 2003). Estos renacuajos enfrentan un riesgo de desecación progresivo y variable que depende tanto de la tasa a la cual el nido de espuma se degrada, determinado seguramente por sus propiedades físicas y químicas (Hissa et al. 2008), como de la cantidad de agua acumulada en el suelo (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).

Se han descrito adaptaciones morfológicas, comportamentales y fisiológicas durante el desarrollo embrionario y larval en leptodactílidos terrestres, las pueden haber evolucionado en respuesta a las presiones abióticas impuestas por el ambiente fuera del agua. Por ejemplo, mantener en límites no letales la cantidad de amoníaco en el cuerpo o en el nido de espuma; el amoníaco es un subproducto del catabolismo de las proteínas. Por esta razón, como una respuesta potencial frente al riesgo de intoxicación por amoníaco, los renacuajos son capaces de sintetizar urea, tal como se ha descrito en *L. bufonius* y *L. fragilis* (Shoemaker & McClanahan 1973; Mén-

dez-Narváez & Warkentin 2017). Adicionalmente, en esta última especie, la excreción de urea por parte de los renacuajos en el nido parece ser en respuesta al riesgo de desecación experimentado durante el desarrollo (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).

Los renacuajos de *Leptodactylus fragilis* también pueden entrar en lo que se ha denominado "arresto en el desarrollo", es decir, la diferenciación morfológica inicial y posiblemente el metabolismo acelerado, se reduce o detiene alrededor del estadio 28 de desarrollo (Gosner 1960; Downie 1994). No obstante, el metabolismo puede que no cese por completo, ya que a medida que la espuma del nido se degrada, los renacuajos son capaces de reconstruir parcialmente (o totalmente) el nido de espuma, tal y como se ha observado en *L. fuscus* (Downie 1984; Downie & Smith 2003) y *L. fragilis* (Méndez-Narváez et al. *datos no publicados*). Esta capacidad está asociada con el desarrollo de un tipo especial de glándulas mucosas ubicadas en la cavidad oral de los renacuajos (Downie 1984; Downie & Smith 2003) y con un comportamiento característico de las larvas en el nuevo nido (Méndez-Narváez & Warkentin, *datos no publicados*).



*Enulius flavitorques*

## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

A pesar de las adaptaciones que han sido recopiladas en este capítulo para anfibios y reptiles en respuesta a ambientes con poca disponibilidad de agua y humedad, es común encontrar algunas especies en las cuales no hay registro de adaptaciones aparentes o que incluso, exhiben características opuestas a las esperadas. Esto puede atribuirse a que las respuestas a condiciones abióticas pueden ser específicas por especie (Thorson 1955; Schmid 1965) y son un reflejo de la importancia re-



lativa de los componentes filogenéticos y ecológicos que definen sus propiedades intrínsecas (Heatwole et al. 1969; Nevo 1973). Por lo tanto, se requiere de estudios integrativos que permitan identificar patrones ecofisiológicos en especies asociadas al bs-T en Colombia.

La mayoría de los estudios en ecofisiología de anfibios y reptiles han sido realizados en zonas templadas, subtropicales o desérticas; estudios con especies en bs-T del norte de Colombia son escasos o inexistentes (Cruz-Piedrahita et al. 2018). Los estudios sobre anfibios y reptiles en esta región se enfocan en diversidad de especies asociada a coberturas vegetales nativas o de origen antropogénico, dieta, uso de microhábitats y cambios en la estructura y composición de ensamblajes a través de gradientes de precipitación. Sin embargo, esta información y el conocimiento general que poseemos de mecanismos ecofisiológicos descritos en especies que experimentan condiciones de estrés similares en otras regiones y hábitats (Tabla 2), hace posible generar hipótesis acerca de los mecanismos esperados en la herpetofauna del bs-T del norte de Colombia. Tal es el caso de *Boana pugnax* o *Phyllomedusa venusta*, anuros asociados a estratos arbóreos donde se puede evaluar la posible presencia de mecanismos morfológicos y fisiológicos que le confiera mayor resistencia a la pérdida de agua. En el bs-T del caribe colombiano también se encuentran especies del género *Rhinella* las cuales, podrían tener mecanismos comportamentales orientados a la búsqueda de microhábitats húmedos (Prates & Navas 2009; Tingley & Shine 2011). La presencia de especies que construyen nidos de espuma que ocupan diversos tipos de hábitat y con diferente grado de asociación ecológica con fuentes de agua (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Cruz-Piedrahita et al. 2018), nos permitiría evaluar hipótesis acerca de diferencias en tolerancia fisiológica y mecanismos de osmoregulación y excreción, incluyendo respuestas plásticas entre diferentes estadios del desarrollo (Méndez-Narváez & Warkentin 2017; Cruz-Piedrahita et al. 2018). Cambios en el uso de microhábitats por parte de los anfibios y reptiles (Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Rojas-Murcia et al. 2016) en estaciones de mayor y menos precipitación, también nos sugieren mecanismos comportamentales que permiten generar hipótesis acerca del costo de termorregulación y regulación hídrica de las especies.

**Tabla 2.** Principales estrategias y mecanismos para el balance hídrico en anfibios y reptiles de zonas geográficas con baja disponibilidad de agua o alta estacionalidad en la precipitación.

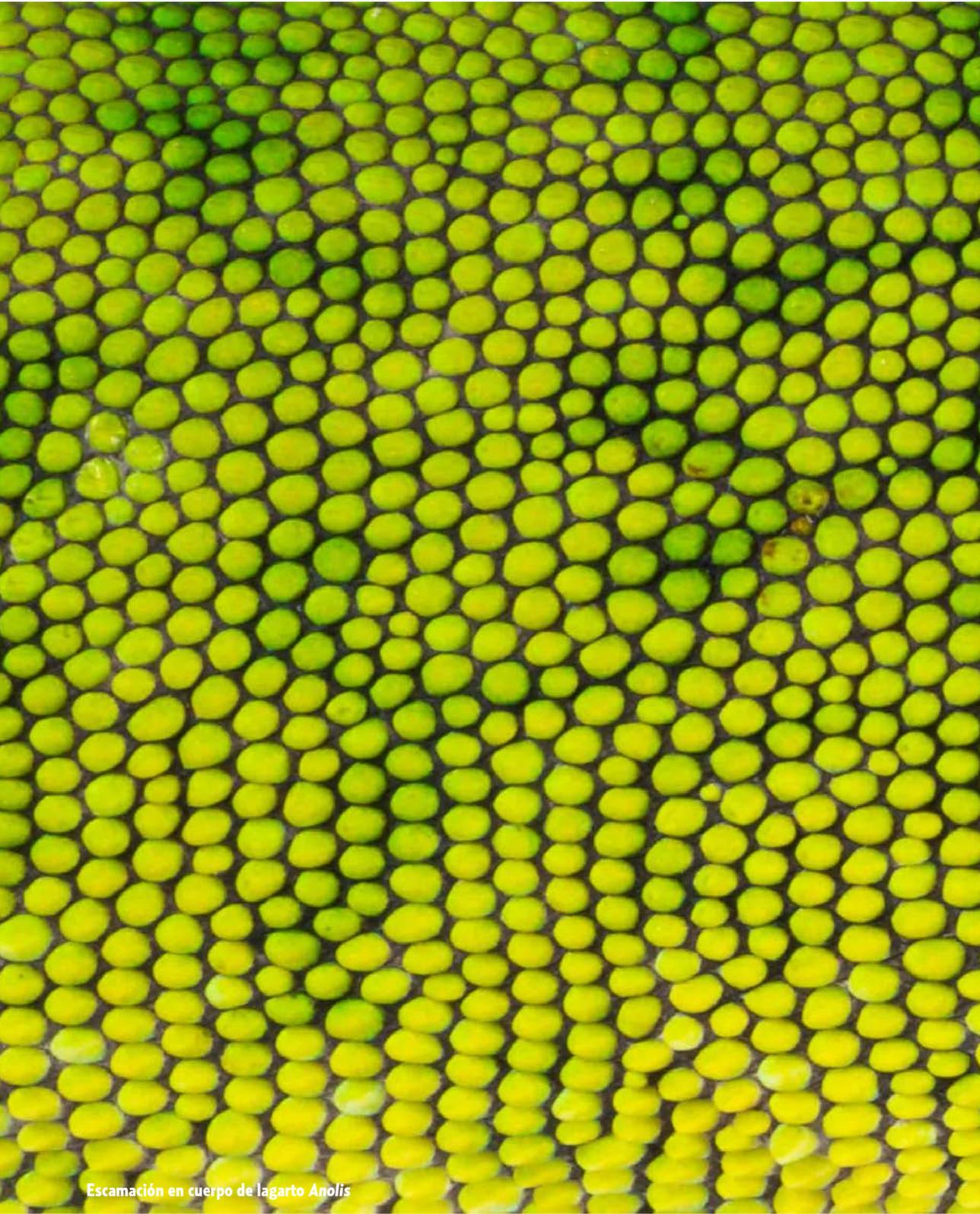
ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTOS MECANISMOS	FUENTE
<b>Comportamentales</b>	Escogencia de refugios húmedos y menos variables	↓ Actividad metabólica, ↓ en el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Corythomantis</i> , <i>Litoria</i> , <i>Rhinella</i> , ensambles de anuros de la región del Caribe en Colombia	Navas 1995; Withers 1995 de Andrade & Abe 1997; Prates & Navas 2009; Blanco-Torres & Bonilla-Gómez 2010; Tingley & Shine 2011
	Hábitos y comportamientos fragmóticos		<i>Aparasphenodon</i> , <i>Corythomantis</i>	de Andrade & Abe 1997; Navas et al. 2002
	Movimiento entre coberturas boscosas		<i>Rhinella</i>	Tingley & Shine 2011
	Posturas de conservación de agua		<i>Aparasphenodon</i> , <i>Corythomantis</i> , <i>Hyperolius marmoratus</i> , <i>Litoria</i>	Withers 1995; de Andrade & Abe 1997; Schmuck & Linsenmair 1997
	Letargo, inactividad o torpor		<i>Corythomantis</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , <i>Anaxyrus</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Chiromantis</i>	Shoemaker & McClanahan 1975; Shoemaker & Nagy 1977; Stinner & Shoemaker 1987; McClanahan et al. 1994; de Andrade & Abe 1997; Schmuck & Linsenmair 1997; Navas et al. 2004
	Enterramiento		<i>Bufo</i> , <i>Spea</i> , <i>Scaphiopus</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993; Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014
	Wiping		<i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , <i>Litoria</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
	Preferencias térmicas relacionadas con la tolerancia a la deshidratación			Angilletta et al. 2002; Tracy & Christian 2005
	Estacionalidad (actividad y reproducción en temporadas de lluvias)		<i>Rhinella</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Navas et al. 2004
	Patrones de actividad (nocturna)			Shoemaker & Nagy 1977; Zug & Zug 1979; Duellman & Trueb 1986; Navas 1995; Navas et al. 2004
Escogencia de los horarios de exposición al sol			Valdivieso & Tamsitt 1974; Huey 1982	
Alternar entre heliotermia y tigmotermia			Brattström 1979; Sinchs 1989; Navas 2006	
Agregación de individuos			Johnson 1969	
Alternar la superficie de contacto del cuerpo con el sustrato		↑ En las tasas de reabsorción de agua	<i>Chiromantis</i> , <i>Scaphiopus</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993

ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTOS MECANISMOS	FUENTE
	Estrategias de modos reproductivos con larvas acuáticas para la independencia de cuerpos de agua efímeros (nidos de espuma)	↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación en larvas	Leptodactylidae	Heyer 1969; Méndez-Narváez et al. 2015
<b>Fisiológicas</b>	Acumulación de aminoácidos en tejidos	↓ Actividad metabólica, ↓ en la pérdida de agua pulmonar, ↓ en la pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Hyperolius</i>	Schmuck & Linsenmair 1997
	↑ En la ormolalidad de fluidos corporales		<i>Bufo</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Scaphiopus</i>	Schmuck & Linsenmair 1997; Jørgensen 1997; Hoffman & Katz 1998; Hoffman 2014
	Uricotelismo		<i>Chiromantis</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i>	Shoemaker et al. 1972; Shoemaker & McClanahan 1975; Stinner & Shoemaker 1987
	Anuria		<i>Hyperolius</i>	Schmuck & Linsenmair 1997
	↓ Consumo de oxígeno		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ Tasas metabólicas		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ Intercambio gaseoso por la piel		<i>Corythommtis</i> , <i>Phyllomedusa</i>	Stinner & Shoemaker 1987; de Andrade & Abe 1997
	↑ Intercambio gaseoso a través de pulmones		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ En la sensibilidad de la respuesta metabólica a los incrementos en la temperatura		<i>Corythommtis</i>	de Andrade & Abe 1997
	↓ De la permeabilidad de la piel a través de control hormonal		<i>Hyla</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
	Modificaciones a nivel de vejiga ↑ de la reabsorción y el almacenamiento de agua		<i>Bufo</i> , <i>Hyperolius</i>	Rubial 1962, McClanahan 1967; Withers et. al. 1982; Duellman & Trueb 1986; Kardong 1995
	↓ En la sensibilidad del desempeño locomotor a la deshidratación	↑ En la tolerancia a la deshidratación		Titon & Gomes 2015
	↑ En la reabsorción de agua por la piel a través de control hormonal	↑ En la efectividad en las tasas de reabsorción de agua y su almacenamiento	<i>Bufo</i> , <i>Hyla</i>	Shoemaker & Nagy 1977; Toledo & Jared 1993
<b>Morfológicas</b>	↑ Reflectancia y ↑ coloración clara	↓ Sobrecalentamiento, reflejo de la radiación y ↓ en la permeabilidad y pérdida de agua	<i>Litoria</i> , <i>Hyperolius</i>	Toledo & Jared 1993 ; Withers 1995

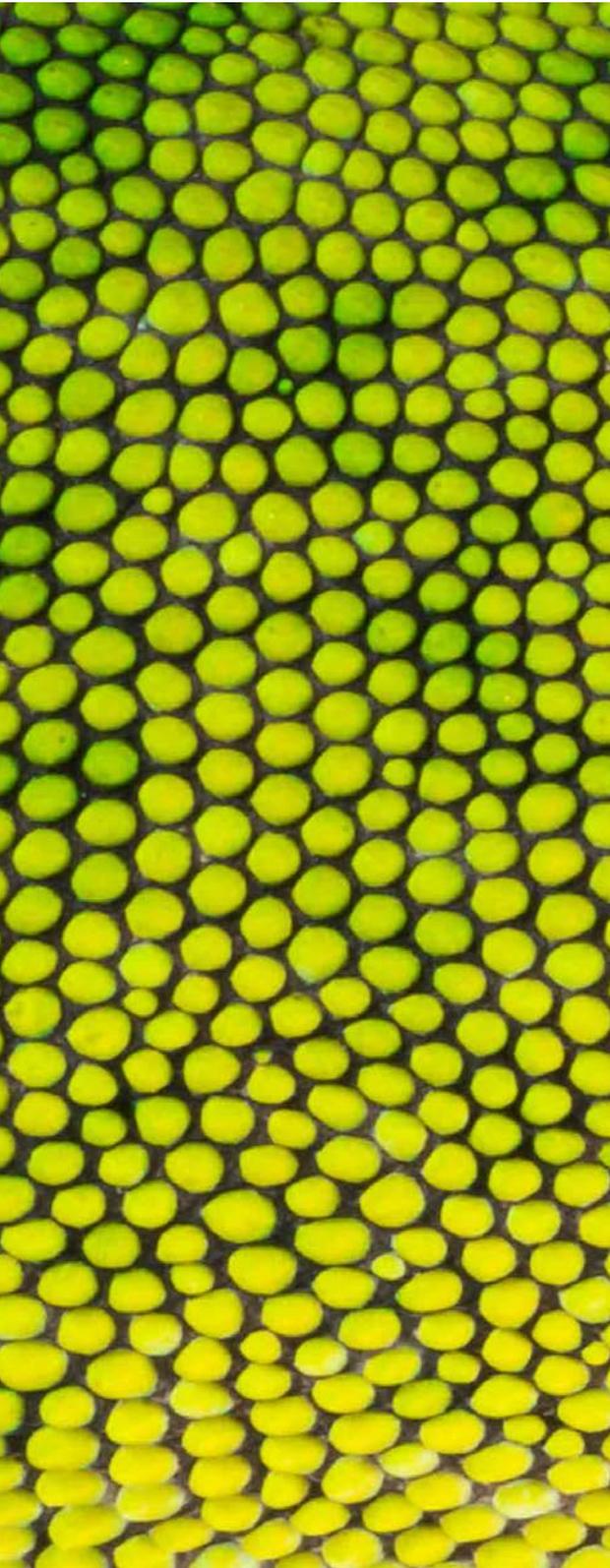
ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTAS ESTRATEGIAS	FUENTE
	Especialización en la piel de la pelvis y muslo para reabsorción de agua (pieles más delgadas, granulosas, muy vascularizadas y presencia de acuaporinas especializadas de la región pélvica)	↑ En la rapidez y efectividad en la reabsorción de agua	<i>Agalychnis</i> , <i>Anaxyrus</i> , <i>Bufo</i> , <i>Ceratophrys</i> , <i>Chiromantis</i> , <i>Hyla</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Incilius</i> , <i>Rhinella</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , Ensamblajes de anuros de la región del Cerrado en Brasil	Shoemaker & McClanahan 1975; Shoemaker & Nagy 1977; Stinner & Shoemaker 1987; Toledo & Jared 1993; Suzuki et al. 2007; Prates & Navas 2009; Titon et al. 2010; Titon & Gomes 2015
	Especialización de la piel dorsal para reabsorción de agua		<i>Scaphiopus</i>	
	↑ En tamaño corporal	Mantenimiento de la humedad de la piel, ↓ en la permeabilidad y pérdida de agua por evapotranspiración áreas específicas del cuerpo	<i>Acris</i> , Ensamblajes de anuros de la región del Cerrado en Brasil	Nevo 1973; Navas 1996; Olalla-Tárraga et al. 2009
	↑ En la resistencia cutánea		<i>Buergeria</i> , <i>Fejervarya</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Kurixalus</i> , <i>Litoria</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i> , <i>Polypedates</i> , <i>Rhacophorus</i>	Shoemaker & McClanahan 1975; Stinner & Shoemaker 1987; Withers et. al. 1982; Withers 1995; Wygoda et al. 2011; Liu & Hou 2012
	↑ En glándulas mucosas y secreciones dérmicas		<i>Phyllomedusa</i> , <i>Pithecopus</i>	Toledo & Jared 1993; Lillywhite 1997
	Distribución espacial de moléculas lipídicas tegumentarias		<i>Agalychnis</i> , <i>Chiromantis</i> , <i>Hyperolius</i> , <i>Ranoidea</i> , <i>Pithecopus</i>	Toledo & Jared 1993
	Capa calcificada		<i>Rhinella</i> , <i>Corythomantis</i>	Toledo & Jared 1993; Navas et al. 2004
	Formación de capullos		<i>Ceratophrys</i> , <i>Lepidobatrachus</i> , <i>Limnodynastes</i> , <i>Neobatrachus</i> , <i>Pyxicephalus</i> , <i>Ranoidea</i> , <i>Similisca</i>	Toledo & Jared 1993
<b>REPTILES</b>				
<b>Comportamentales</b>	Uso de microhábitas sombreados	↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Crotaphytus</i> , <i>Phrynosoma</i> , <i>Thamnophis</i>	Pianka & Parker 1975; Ruben 1976; Nicholas 1978
	Alternar entre zonas sombreadas y soleadas			Heath 1965; Hammel al. 1967; Spellerberg 1972
	Cambios en postura respecto al sol			Kiefer et al. 2007
	Uso de madrigueras		<i>Crotalus</i>	Secor 1995
	Actividad nocturna o crepuscular		<i>Crotalus</i>	Moore 1978
	Alternar la superficie de contacto del cuerpo con el sustrato		<i>Cnemidophorus</i> , <i>Lampropeltis</i> , <i>Meroles</i> , <i>Tropidurus</i>	Louw & Holm 1972; Shall 1977; Gandolfi & Rocha 1998; Henderson et al. 1980
	↑ Superficie del cuerpo en contacto con la humedad			

ESTRATEGIA	MECANISMOS	CONSECUENCIAS SOBRE LOS COMPONENTES DE REGULACIÓN EN LA PÉRDIDA DE AGUA	EJEMPLOS DE GÉNEROS QUE POSEEN ESPECIES CON ESTAS ESTRATEGIAS	FUENTE
<b>Fisiológicas</b>	Hipernatremia	↓ En el sobrecalentamiento y ↓ en riesgos de desecación por pérdida de agua por evapotranspiración	<i>Ctenophorus</i> , <i>Tiliqua</i> , <i>Uromastix</i>	Bentley 1959; Bradshaw 1970; Bentley 1971; Grenot 1976
	↓ En las tasas de pérdida de agua pulmonar y cutánea		<i>Anolis</i>	Kobayashi et al. 1983
	↑ Su tasa metabólica		<i>Salvator</i>	Tattersall et al. 2016
	Alteraciones cardiovasculares y ↓ de la conductancia térmica con el ambiente		<i>Salvator</i>	Bartholomew & Tucker 1963; Morgareidge & White 1969; Tattersall et al. 2016
	↑ Reflectancia y ↑ coloración clara			Cowles & Boger 1944; Bogert 1959
	Uricotelismo			Dantzier 1995
<b>Morfológicas</b>	Modificaciones en las escamas y sus uniones para el transporte de agua a través de la piel hasta la boca	Obtención de agua	<i>Moloch</i>	Sherbrooke et al. 2007
	Movimientos de la mandíbula y lengua que permiten el consumo oral de agua adquirida a través de la piel		<i>Phrynosoma</i>	Sherbrooke et al. 2007
	Consumo de agua		<i>Meroles</i> , <i>Amphibolurus</i>	Henschel & Seely 2008
	Consumo de presas húmedas		<i>Meroles</i> , <i>Bitis</i>	Henschel & Seely 2008
	Obtención de agua a través de la niebla		<i>Bitis</i>	Henschel & Seely 2008

Cabe relatar que los estudios de adaptaciones ecofisiológicas en anfibios y reptiles del bs-T en el norte de Colombia cobran mayor relevancia en el contexto de cambio climático debido a que las especies en zonas tropicales son potencialmente más sensibles a estos cambios que las especies en zonas templadas (Huey et al. 2012). En el caso particular de la región Caribe de Colombia, se predicen incrementos en la temperatura y disminución en los niveles de precipitación (Pabón-Caicedo 2012). Es así como el conocimiento de las respuestas fisiológicas de las especies a condiciones de estrés nos permitirá predecir su vulnerabilidad ante las nuevas condiciones climáticas, así como su eventual capacidad de adaptarse a dichos cambios. Adicionalmente, es igualmente importante realizar investigaciones que permitan estudiar la respuesta ecofisiológica de los anfibios y reptiles ante cambios en las condiciones microclimáticas que se dan debido a la alta tasa de fragmentación y pérdida de hábitat natural en el bs-T (Urbina-Cardona et al. 2014). En conjunto, esta información nos ayudará a proponer planes de manejo enfocados en los requerimientos de los ensamblajes locales, que contribuyan a mitigar los efectos conjuntos del cambio climático y cambios en el uso del suelo.



Escamación en cuerpo de lagarto *Anolis*



## REFERENCIAS

- Alfaro-Hatum, B. (2013): Influencia del potencial hídrico del suelo sobre el balance del agua y comportamiento de estivación en dos anfibios terrestres, *Pleurodema brachyops* (Cope, 1869) y *Engystomops pustulosus pustulosus* (Cope, 1864) (Anura: Leptodactylidae). Tesis de Pregrado en Biología. Universidad del Magdalena, Colombia.
- Angilletta, M.J.Jr. (2009): Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta, M.J.Jr, Niewiarowski, P.H., Navas, C.A. (2002): The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27: 249–268.
- Bartholomew, G.A. (1982): Physiological control of body temperature. Págs. 167-211. En: *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Gans, C., Pough, F.H. (Eds). Academic Press, London.
- Bartholomew, G.A., Tucker, V.A. (1963): Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolurus barbatus*. *Physiological Zoology* 36: 199–218.
- Beck, D.D. (1995): Ecology and energetics of three sympatric rattlesnake species in the Sonoran Desert. *Journal of Herpetology* 29: 211–223.
- Beck, D.D., Lowe, C.H. (1994): Resting metabolism of helodermatid lizards: allometric and ecological relationships. *Journal of Comparative Physiology B* 164: 124–129.
- Bentley, P.J. (1959): Studies on the water and electrolyte metabolism of the lizard *Trachysaurus rugosus* (Gray). *The Journal of Physiology* 145: 37–47.

- Bentley, P.J. (1971): Endocrines and Osmoregulation. Springer-Verlag, Berlin.
- Bernal, M.H., Lynch, J.D. (2013): Thermal tolerance in anuran embryos with different reproductive modes: relationship to altitude. *The Scientific World Journal* 2013: 1–7.
- Berven, K.A. (1982): The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36: 962–983.
- Bidwell, R.G.S. (1979): Plant Physiology. 2th edition. MacMillan Press, New York
- Blanco-Torres, A., Bonilla-Gómez, M.A. (2010): Partición de microhábitats entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con bosque seco tropical de la región Caribe-Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 15: 47–60.
- Bogert, C.M. (1959): How reptiles regulate their body temperature. *The Scientific American* 200: 105–120.
- Bradshaw, S.D. (1970): Seasonal changes in the water and electrolyte metabolism of *Amphibolurus* lizard in the field. *Comparative Biochemistry and Physiology* 36: 689–717.
- Bradshaw, S.D. (1986): Ecophysiology of Desert Reptiles. Academic Press Australia, London.
- Bradshaw, S.D. (1988): Desert reptiles: a case of adaptation or pre-adaptation? *Journal of Arid Environments* 14: 155–174.
- Brashears, J., DeNardo, D.F. (2015): Facultative thermogenesis during brooding is not the norm among pythons. *Journal of Comparative Physiology A* 201: 817–825.
- Brattstrom, B.H. (1979): Amphibian temperature regulation studies in the field and in the laboratory. *The American Zoologist* 19: 345–356.
- Brown, G.W., Brown, W.R., Cohen, P.P. (1959): Comparative biochemistry of urea synthesis II. Levels of urea cycle enzymes in metamorphosing *Rana catesbeiana* tadpoles. *Journal of Biological Chemistry* 234: 1775–1780.
- Buchholz, D.R., Hayes, T.B. (2002): Evolutionary patterns of diversity in spadefoot toad metamorphosis (Anura: Pelobatidae). *Copeia* 2002: 180–189.
- Camp, C.D., Wooten, J.A., Jensen, J.B., Bartek, D.F. (2014): Role of temperature in determining relative abundance in cave twilight zones by two species of lungless salamander (family Plethodontidae). *Canadian Journal of Zoology* 92: 119–127.
- Carvalho, J.E., Navas, C.A., Pereira, I.C. (2010): Energy and water in aestivating amphibians. Págs. 171–181. En: Navas, C., Carvalho, J. (Eds). *Aestivation: Molecular and Physiological Aspects*. Springer, Berlin.
- Chong, R.A., Mueller, R.L. (2012): Low metabolic rates in salamanders are correlated with weak selective constraints on mitochondrial genes. *Evolution* 67: 894–899.
- Cohen, M.P., Alford, R.A. (1996): Factors affecting diurnal shelter use by the cane toad, *Bufo marinus*. *Herpetologica* 52: 172–181.
- Cowles, R.B., Bogert, C.M. (1944): A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 264–296.
- Cruz-Piedrahita, C., Navas, C.A., Crawford, A.J. (2018): Life on the edge: a comparative study of ecophysiological adaptations of frogs to tropical semiarid environments. *Physiological and Biochemical Zoology* 91: 740–756.
- Cruz-Rodríguez, E.X., Galindo-Martínez, C.A. (2017): Aproximación al conocimiento de la biología térmica de la salamandra *Bolitoglossa ramosi* (Caudata, Plethodontidae). Tesis Programa de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia.
- Dantzier, W.H. (1995): Nitrogen excretion in reptiles. Págs. 179–192. En: Walsh, P.J., Wright, P. (Eds). *Nitrogen Metabolism and Excretion*. CRC Press, Boca Raton.
- de Andrade, D.V., Abe, A.S. (1997): Evaporative water loss and oxygen uptake in two cascade-headed tree frogs, *Aparasphenodon brunoii* and *Corythomantis greeningi* (Anura, Hylidae). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 118: 685–689.
- de Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponsa, M.L., Stanley, E. (2014): Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology* 9 (Special publication): S1–S100.

- DeWitt, C.B. (1971): Postural mechanisms in the behavioral thermoregulation of a desert lizard, *Dipsosaurus dorsalis*. *Journal of Physiology* 63: 242–245.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (2011): Introduction. Págs. XI – XIII En: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Island Press, Washington.
- Downie, J.R. (1984): How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia* 1984: 778–780.
- Downie, J.R. (1994): Developmental arrest in *Leptodactylus fuscus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae). I: Descriptive analysis. *Herpetological Journal* 4: 29–38.
- Downie, J.R., Smith, J. (2003): Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology* 37: 107–115.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1986): *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Feder, M.E., Burggren, W.W. (1992): *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Frost, D.R. (2018): *Amphibian species of the world: an online reference*. Version 6.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gandolfi, S.M., Rocha, C.F.D. (1998): Orientation of thermoregulating *Tropidurus torquatus* (Sauria: Tropiduridae) on termite mounds. *Amphibia-Reptilia* 19: 319–323.
- Garland, Jr, T., & Carter, P.A. (1994): Evolutionary physiology. *Annual Review of Physiology* 56: 579–621.
- Gomez-Mestre, I., Buchholz, D.R. (2006): Developmental plasticity mirrors differences among taxa in spadefoot toads linking plasticity and diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 19021–19026.
- Gomez-Mestre, I., Kulkarni, S., Buchholz, D.R. (2013): Mechanisms and consequences of developmental acceleration in tadpoles responding to pond drying. *PLoS ONE* 8: e84266.
- Gomez-Mestre, I., Saccoccio, V.L., Iijima, T., Collins, E.M., Rosenthal, G.G., Warkentin, K.M. (2010): The shape of things to come: linking developmental plasticity to post-metamorphic morphology in anurans. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1364–1373.
- Gomez-Mestre, I., M. Tejedo, E. Ramayo, Estepa, J. (2004): Developmental alterations and osmoregulatory physiology of a larval anuran under osmotic stress. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 267–274.
- Gosner, K.L. (1960): A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- Grenot, C. (1976): *Ecophysiologie du Léopard saharien Uromastix acanthinurus* Bell, 1825 (Agamidae herbivore). *Publications du Laboratoire de Zoologie de l'École Normale Supérieure* 7:1–323.
- Grover, M.C. (2000): Determinants of salamander distribution along moisture gradients. *Copeia* 2000: 156–168.
- Hammel, H.T., Caldwell, F.T., Abrams, R.M. (1967): Regulation of body temperature in the blue-tongued lizard. *Science* 156: 1260–1262.
- Heath, J.E. (1965): Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. *University of California Publications in Zoology* 64: 97–136.
- Heatwole, H., Newby, A. (1972): Interaction of internal rhythm and loss of body water in influencing activity levels of amphibians. *Herpetologica* 28: 156–162.
- Heatwole, H., De Austin, S.B., Herrero, R. (1968): Heat tolerances of tadpoles of two species of tropical anurans. *Comparative Biochemistry and Physiology* 27: 807–815.
- Heatwole, H., Torres, F., De Austin, S.B., Heatwole, A. (1969): Studies on anuran water balance – I. Dynamics of evaporative water loss by the coquí *Eleutherodactylus portoricensis*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 28: 245–269.
- Henschel, J.R., Seely, M.K. (2008): Ecophysiology of atmospheric moisture in the Namib desert. *Atmospheric Research* 87: 362–368.
- Hernderson, R.W., Binder, M.H., Sajdak, R.A., Buday, J.A. (1980): Aggregating behavior and exploi-

- tation of subterranean habitat by gravid eastern milksnakes (*Lampropeltis t. triangulum*). Milwaukee Public Museum 32: 1–9.
- Hertz, P.E. (1974): Thermal passivity of a tropical forest lizard, *Anolis polylepis*. Journal of Herpetology 8: 323–327.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. Stevenson, R.D. (1993): Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. The American Naturalist 142: 796–818.
- Heyer, W.R. (1969): The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). Evolution 23: 421–428.
- Hissa, D.C., Vasconcelos, I.M., Carvalho, A.F. U., Nogueira, V.L.R., Cascon, P., Antunes, A.S.L., Melo, V.M.M. (2008): Novel surfactant proteins are involved in the structure and stability of foam nests from the frog *Leptodactylus vastus*. Journal of Experimental Biology 211: 2707–2711.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N. (2002): Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Hoffman, J. (2014): Physiological response of *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) populations across an aridity gradient. Alytes 30: 33–41.
- Hoffman, J., Katz, U. (1998): Glyconeogenesis and urea synthesis in the toad *Bufo viridis* during acclimation to water restriction. Physiological Zoology 71: 85–92.
- Huey, R.B. (1974): Winter thermal ecology of the Iguanid lizard *Tropidurus peruvianus*. Copeia 1974: 149–155.
- Huey, R.B. (1982): Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Págs. 25–91. En: Biology of the Reptilia. Gans, C., Pough, F.H. (Eds). Academic Press, London.
- Huey, R.B. (1991): Physiological consequences of habitat selection. The American Naturalist 137: S91–S115.
- Huey, R.B., Slatkin, M. (1976): Costs and benefits of lizard thermoregulation. The Quarterly Review of Biology 51: 363–384.
- Huey, R.B., Stevenson, R.D. (1979): Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. The American Zoologist 19: 357–366.
- Huey, R.B., Webster, T.P. (1975): Thermal biology of a solitary lizard: *Anolis marmoratus* of Guadeloupe, Lesser Antilles. Ecology 56: 445–452.
- Huey, R.B., Peterson, C.R., Arnold, S.J., Porter, W.P. (1989): Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. Ecology 70: 931–944.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Holtum, J.A., Jess, M., Williams, S.E. (2012): Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. Philosophical Transactions of the Royal Society B 367: 1665–1679.
- Johnson, C.R. (1969): Aggregation as a means of water conservation in juvenile Limnodynastes from Australia. Herpetologica 25: 275–276.
- Jørgensen, C.B. (1997): Urea and amphibian water economy. Comparative Biochemistry and Physiology A 117: 161–170.
- Kardong, K.V. (1995): Vertebrates. Comparative Anatomy, Function, Evolution. Wm.C. Brown Publications, Dubuque.
- Kates, N., Moldoveanu, M., Stewart, L.C. (1993): On the revised structure of the major phospholipid of *Halobacterium salinarium*. Biochimica et Biophysica Acta 1169: 46–53.
- Kiefer, M.C., Van-Sluis, M., Rocha, C.F.D. (2007): Thermoregulatory behaviour in *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae) from Brazilian coastal populations: an estimate of passive and active thermoregulation in lizards. Acta Zoologica 88: 81–87.
- Kobayashi, D., Mautz, W.J., Nagy, K.A. (1983): Evaporative water loss: humidity acclimation in *Anolis carolinensis* lizards. Copeia 1983: 701–704.
- Kobelt, F., Linsenmair, K. E. (1995): Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. VII. The heat budget of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* and evolution of an optimized body shape. Journal of Comparative Physiology B 165: 110–124.
- Kulkarni, S.S., Gomez-Mestre, I., Moskalik, C.L., Buchholz, D.R. (2011): Evolutionary reduc-

- tion of developmental plasticity in desert spadefoot toads. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 2445–2455.
- Lillywhite, H.B. (2006): Water relations of tetrapod integument. *Journal Experimental Biology* 209: 202–226.
- Lillywhite, H.B., Mittal, A.K., Garg, T.K., Agrawal, N. (1997): Integumentary structure and its relationship to wiping behaviour in the common Indian tree frog, *Polypedates maculatus*. *Journal of Zoology* 243: 675–687.
- Liu, J., Hou, P.L. (2012): Cutaneous resistance to evaporative water loss in Taiwanese arboreal rhacophorid frogs. *Zoological Studies* 51: 988–995.
- Louw, G.N., Holm, E. (1972): Physiological, morphological and behavioural adaptations of the ultrapsammophilus, Namib desert lizard *Aporosaura anchietae* (Bocage). *Madoquia* 1: 67–85.
- Lunghi, E., Manenti, R., Canciani, G., Scari, G., Pennati, R., Ficetola, G.F. (2016): Thermal equilibrium and temperature differences among body regions in European plethodontid salamanders. *Journal of Thermal Biology* 60: 79–85.
- McClanahan, Jr. L. (1967): Adaptation of the spadefoot toad, *Scaphiopus couchi*, to desert environments. *Comparative Biochemistry Physiology* 20: 209–216.
- McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1983): Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryd frog. *Physiological Zoology* 56: 430–435.
- McClanahan, L.L., Ruibial, R., Shoemaker, V.H. (1994): Frogs and toads in desert. *The Scientific American* 270: 82–88.
- McNab, B.K. (2002): *The Physiological Ecology of Vertebrates: A View from Energetics*. Cornell University Press, Ithaca.
- Méndez-Narváez, J., Warkentin, K.M. (2017): Nitrogen excretion plasticity in early life stages of aquatic- and terrestrial-foam-nesting frogs: a potential mechanism facilitating reproductive colonization of land. *Society for Integrative and Comparative Biology Meeting*, New Orleans, Los Angeles.
- Méndez-Narváez, J., Flechas, S.V., Amézquita, A. (2015): Foam nests provide context-dependent thermal insulation to embryos of three Leptodactylid frogs. *Physiological and Biochemical Zoology* 88: 246–253.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E. (2006): A global overview of the conservation status of tropical dry forest. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Moczek, A.P., Sultan, S., Foster, S., Ledón-Rettig, C., Dworkin, I., Nijhout, H.F., Pfennig, D.W. (2011): The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 2705–2713.
- Moore, R.G. (1978): Seasonal and daily activity patterns and thermoregulation in the southwestern speckled rattlesnake (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) and the Colorado desert sidewinder (*Crotalus cerastes laterorepens*). *Copeia* 1978: 439–442.
- Morgareidge, K.R., White, F.N. (1969): Cutaneous vascular changes during heating and cooling in Galapagos marine iguana. *Nature* 223: 587–591.
- Navas, C.A. (1995): Ecological implications of physiology and behavior in high elevation neotropical anurans. Tesis Doctorado, University of Connecticut, USA.
- Navas, C.A. (2006): Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology* 46: 82–91.
- Navas, C.A., Antoniazzi, M.M., Jared, C. (2004): A preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. *International Congress Series* 1275: 298–305.
- Navas, C.A., Jared, C., Antoniazzi, M.M. (2002): Water economy in the casque-headed treefrog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): role of behaviour, skin, and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257: 525–532.
- Nevo, E. (1973): Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology* 54: 1271–1281.
- Nicholas, I.K. (1978): Eurythermy in the Leopard Lizard *Crotaphytus wislizenii*. M.Sc. Thesis, Southern Oregon State College, USA.

- Olalla-Tárraga, M.Á., Diniz-Filho, J.A.F., Bastos, R.P., Rodríguez, M.Á. (2009): Geographic body size gradients in tropical regions: water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography* 32: 581–590.
- Pabón-Caicedo, J.D. (2012): Cambio climático en Colombia: tendencias en la segunda mitad del siglo XX y escenarios posibles para el siglo XXI. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 36: 261–278.
- Pennintong, R.T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (2006): An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical savannas and seasonally dry forest. Págs. 1–30. En: Pennintong R.T., Lewis G.P., Ratter, J.A. (Eds). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forest*. CRC Press, Boca Raton.
- Pianka, E.R., Parker, W.S. (1975): Ecology of horned lizards: A review with special reference to *Phrynosoma platyrhinos*. *Copeia* 1975: 141–162.
- Pinder, A.W., Storey, K.B. Ultsch, G.R. (1992): Estivation and hibernation. Págs. 250–274. En: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Plaster, E. J. (1997): *Soil Science and Management*. Editorial Paraninfo. España.
- Portillo-Quintero, C.A., Sánchez-Azofeifa, G.A. (2010): Extent and conservation of tropical dry forest in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144–155.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, H.A., Wells, K.D. (1998): *Herpetology*. Págs. 763–764. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Pough, F.H., Gans, C. (1982): The vocabulary of reptilian thermoregulation. Págs. 17–23. En: Gans, C., Pough, F.H. (Eds). *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, London, New York.
- Pough, F.H., Taigen, T.L., Stewart, M.M, Brussard, P.F. (1983): Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology* 64: 244–252.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Well, K.D. (2004): *Herpetology*. 3th edition. Prentice Hall.
- Prates, I., Navas, C.A. (2009): Cutaneous resistance to evaporative water loss in Brazilian Rhinella (Anura: Bufonidae) from contrasting environments. *Copeia* 2009: 618–622.
- Preest, M.R., Pough, F.H. (1989): Interaction of temperature and hydration on locomotion of toads. *Functional Ecology* 3: 693–699.
- Rand, A.S., Humphrey, S.S. (1968): Interspecific competition in the tropical rain forest: ecological distribution among lizards at Belém, Pará. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution* 125: 1–17.
- Randall, D., Burggren, W., French, K. (1998): *Fisiología Animal. Mecanismos y Adaptaciones*. Editorial McGraw-Hill Interamericana, Madrid.
- Richter-Boix, A., Tejedo, M., Rezende, E.L. (2011): Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation: a comparative analysis. *Ecology and Evolution* 1: 15–25.
- Rodríguez, G.M., Banda, K., Reyes, S.P., González, A.C.E. (2012): Lista comentada de las plantas vasculares de bosques secos prioritarios para la conservación en los departamentos de Atlántico y Bolívar (Caribe colombiano). *Biota Colombiana* 13: 7–39.
- Rojas-Murcia, L.E., Carvajal Cogollo, J.E., Cabrejo Bello J.A. (2016): Reptiles del bosque seco estacional en el caribe colombiano: distribución de los hábitats y del recurso alimentario. *Acta Biológica Colombiana* 21: 365–377.
- Ruibal, R. (1961): Thermal relations of five species of tropical lizards. *Evolution* 15: 98–111.
- Ruibal, R. (1962): The adaptive value of bladder water in the toad, *Bufo cognatus*. *Physiological Zoology* 35: 218–223.
- Ruibal, R., Hillman, S.S. (1981): Cocoon structure and function in the burrowing hylid frog, *Pteronohyla fodiens*. *Journal of Herpetology* 15: 403–408.
- Sanabria, E.A., Quiroga, L.B., Acosta, J.C. (2003): Relación entre la temperatura corporal de adultos de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae) y variables ambientales en un humedal de San Juan, Argentina. *Multequina* 12: 49–53.
- Schall, J.J. (1977): Thermal ecology of five sympatric species of *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae).

- Herpetologica 33: 261–272
- Schmid, W.D. (1965): Some aspects of the water economies of nine species of amphibians. *Ecology* 46: 261–269.
- Secor, S.M. (1995): Ecological aspects of foraging mode for the snakes *Crotalus cerastes* and *Masticophis flagellum*. *Herpetological Monographs* 9: 169–186.
- Seebacher, F., Alford, R.A. (2002): Shelter Microhabitats Determine Body Temperature and Dehydration Rates of a Terrestrial Amphibian (*Bufo marinus*). *Journal of Herpetology* 36: 69–75.
- Seebacher, F., Franklin, C.E. (2001): Control of heart rate during thermoregulation in the heliothermic lizard *Pogona barbata*: Importance of cholinergic and adrenergic mechanisms. *Journal Experimental Biology* 204: 4361–4366.
- Seebacher, F., Franklin, C.E. (2007): Redistribution of blood within the body is important for thermoregulation in an ectothermic vertebrate (*Crocodylus porosus*). *Journal of Comparative Physiology B* 177: 841–848.
- Shine, R., Brown, G.P. (2008): Adapting to the unpredictable: reproductive biology of vertebrates in the Australian wet–dry tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 363: 363–373.
- Sherbrooke, W.C., Scardino, A.J., de Nys, R., Schwarzkopf, L. (2007): Functional morphology of scale hinges used to transport water: convergent drinking adaptations in desert lizards (*Moloch horridus* and *Phrynosoma cornutum*). *Zoomorphology* 126: 89–102.
- Shoemaker, V.H., McClanahan L.L. (1973): Nitrogen excretion in the larvae of a land-nesting frog (*Leptodactylus bufonius*). *Comparative Biochemistry and Physiology A* 44: 1149–1156.
- Shoemaker, V.H., McClanahan, L.L. (1975): Evaporative water loss, nitrogen excretion and osmoregulation in phyllomedusine frogs. *Journal of Comparative Physiology B* 100: 331–345.
- Shoemaker, V.H., Nagy, K.A. (1977): Osmoregulation in amphibians and reptiles. *Annual Review of Physiology* 39: 449–471.
- Shoemaker, V.H., Balding, D., Ruibal, R., McClanahan, L.L. (1972): Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018–1020.
- Shoemaker, V.H., Hillman, S.S., Hillyard, S.D., Jackson, D.C., McClanahan, L.L., Withers, P.C., Wygoda, M.L. (1992): Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. Págs. 125–150. En: Feder, M.E., Burggren, W.W. (Eds). *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Sidell, B.D. (1988): Diffusion and ultrastructural adaptive responses in ectotherms. Págs. 72–92. En: Jones, P.D. (Ed). *Microcompartmentation*. CRC Press, Boca Raton.
- Simon, M. N., Ribeiro, P.L., Navas, C.A. (2015): Upper thermal tolerance plasticity in tropical amphibian species from contrasting habitats: implications for warming impact prediction. *Journal of Thermal Biology* 48: 36–44.
- Sinsch, U. (1989): Behavioural thermoregulation of the Andean Toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia* 80: 32–38.
- Sparling, D.W., Linder, G., Bishop, C.A., Krest, S. (2010): *Ecotoxicology of Amphibians and Reptiles*. CRC Press, Boca Raton.
- Spellerberg, I.F. (1972): Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in Southeast Australia. I. The environment and lizard critical temperatures. *Oecologia* 9: 371–383.
- Spotila, J.R. (1972): Role of temperature and water in the ecology of lungless salamanders. *Ecological Monographs* 42: 95–125.
- Starnes, S.M., Kennedy, C.A., Petranks, J.W. (2000): Sensitivity of embryos of Southern Appalachian amphibians to ambient solar UV-B radiation. *Conservation Biology* 14: 277–282.
- Suzuki, M., Hasegawa, T., Ogushi, Y., Tanaka, S. (2007): Amphibian aquaporins and adaptation to terrestrial environments: a review. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 148: 72–81.
- Tattersall, G.J., Eterovick, P.C., de Andrade, D.V. (2006): Tribute to R.G. Boutilier: Skin colour and body temperature changes in basking *Bokermannohyla alvarengai* (Bokermann 1956). *Journal Experimental Biology* 209: 1185–1196.

- Tattersall, G.J., Milsom, W.K., Abe, A.S., Brito, S.P., Andrade, D.V. (2004): The thermogenesis of digestion in rattlesnakes. *Journal of Experimental Biology* 207: 579–585.
- Tattersall, G.J., Leite, C.A., Sanders, C.E., Cadena, V., Andrade, D.V., Abe, A.S., Milsom, W.K. (2016): Seasonal reproductive endothermy in tegu lizards. *Science Advances* 2: e1500951.
- Thorson, T.B. (1955): The relationship of water economy to terrestriality in amphibians. *Ecology* 36: 100–116.
- Thorson, T.B., Svihla, A. (1943): Correlation of the habitats of amphibians with their ability to survive the loss of body water. *Ecology* 24: 374–381.
- Tingley, R., Shine, R. (2011): Desiccation risk drives the spatial ecology of an invasive anuran (*Rhinella marina*) in the Australian semi-desert. *PLoS ONE* 6: e25979.
- Titon, B.Jr., Gomes, F.R. (2012): Balanço hídrico e a distribuição geográfica dos anfíbios. *Revista da Biologia* 8: 49–57.
- Titon, B.Jr., Gomes, F.R. (2015): Relation between water balance and climatic variables associated with the geographical distribution of anurans. *PLoS ONE* 10: e0140761.
- Titon, B.Jr., Navas, C.A., Jim, J., Gomes, F.R. (2010): Water balance and locomotor performance in three species of neotropical toads that differ in geographical distribution. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 156: 129–135.
- Toledo, R.C., Jared, C. (1993): Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 105: 593–608.
- Toledo, L.F., Abe, A.S., Andrade, D.V. (2003): Temperature and meal size effects on the postprandial metabolism and energetics in a boid snake. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 240–246.
- Touchon, J.C., Warkentin, K.M. (2011): Thermally contingent plasticity: temperature alters expression of predator-induced colour and morphology in a Neotropical treefrog tadpole. *Journal of Animal Ecology* 80: 79–88.
- Tracy, C.R. (1976): A model of the dynamic exchanges of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. *Ecological Monographs* 46: 293–326.
- Tracy, C.R., Christian, K.A. (2005): Preferred temperature correlates with evaporative water loss in hylid frogs from northern Australia. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 839–846.
- Tracy, C.R., Christian, K.A., Tracy, R.C. (2010): Not just small, wet, and cold: effects of body size and skin resistance on thermoregulation and arboreality of frogs. *Ecology* 91: 1477–1484.
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco, A. (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 163–189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia II. Biodiversidad Asociada al Bosque Seco*. Instituto de Investigación Biológica Alexander von Humboldt, Bogotá.
- Valdivieso, D., Tamsitt, J.R. (1974): Thermal relationships of the neotropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). *Life Sciences Occasional Papers Royal Ontario Museum* 26: 1–10.
- Vinegar, A., Hutchison, H., Dowling, H.G. (1970): Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus *Python* (Reptilia: Boidae). *Zoologica* 55: 19–48.
- Warkentin, K.M. (2011): Environmentally cued hatching across taxa: embryos respond to risk and opportunity. *Integrative and Comparative Biology* 51: 14–25.
- Wells, K.D. (2007): *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- West-Eberhard, M.J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- West-Eberhard, M.J. (2005): Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 6543–6549.
- Wilbur, H.M., Collins, J.P. (1973): Ecological aspects of amphibian metamorphosis: nonnormal distributions of competitive ability reflect selection for facultative metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.

- Willmer, P., Stone, G., Johnston, I. (2005): Environmental Physiology of Animals. Blackwell Publishing, Malden.
- Withers, P.C. (1995): Evaporative water loss and colour change in the Australian desert tree frog *Litoria rubella* (Amphibia: Hylidae). Records of the Western Australian Museum 17: 277–281.
- Withers, P.C. (1998): Evaporative water loss and the role of cocoon formation in Australian frogs. Australian Journal of Zoology 46: 405–418.
- Withers, P.C., Drewes, S.S., Sokol, O.M. (1982): Water loss and nitrogen excretion in sharp-nosed reed frogs (*Hyperolius nasutus*: Hyperoliidae). Journal Experimental Biology 97: 335–343.
- Withers, P.C., Hillman, S.S., Drewes, R.C. (1984): Evaporative water loss and skin lipids of anuran amphibians. Journal of Experimental Zoology 232: 11–17.
- Wright, P.A. (1995): Nitrogen excretion: three end products, many physiological roles. Journal of Experimental Biology 198: 273–281.
- Wygoda, M.L. (1984): Low cutaneous evaporative water loss in arboreal frogs. Physiological Zoology 57: 329–337.
- Wygoda, M.L., Dabruzzi, T.F., Bennett, W.A. (2011): Cutaneous resistance to evaporative water loss in the crab-eating frog (*Fejervarya cancrivora*). Journal of Herpetology 45: 417–420.
- Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowler, R.D., Somero, G.N. (1982): Living with water stress: evolution of osmolyte systems. Science 217: 1214–1222.
- Young, J.E., Christian, K.A., Donnellan, S., Tracy, C.R., Parry D. (2005): Comparative analysis of cutaneous evaporative water loss in frogs demonstrates correlation with ecological habits. Physiological and Biochemical Zoology 78: 847–856.
- Zug, G.R., Zug, P.B. (1979): The Marine Toad, *Bufo marinus*. A Natural History Resume of Native Populations. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Zug, G.R., Vitt, L.J., Caldwell, J.P. (2001): Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego.