



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**VULNERABILIDAD AL CAMBIO CLIMÁTICO DE LA RANITA DE ARROYO
PTYCHOHYLA LEONHARDSCHULTZEI (ANURA: *HYLIDAE*)**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**EVALUATION OF VULNERABILITY TO CLIMATE CHANGE OF AMPHIBIAN
ANURANS CONSIDERING ECOPHYSIOLOGICAL CRITERIA**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUIS ENRIQUE LOZANO AGUILAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz

Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Víctor Hugo Jiménez Arcos

FES Iztacala, UNAM

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Centro Tlaxcala de
Biología de la Conducta, UAT.

Ciudad Universitaria, CD. MX Junio 2023.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**VULNERABILIDAD AL CAMBIO CLIMÁTICO DE LA RANITA DE ARROYO
PTYCHOHYLA LEONHARDSCHULTZEI (ANURA: *HYLIDAE*)**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**EVALUATION OF VULNERABILITY TO CLIMATE CHANGE OF AMPHIBIAN
ANURANS CONSIDERING ECOPHYSIOLOGICAL CRITERIA**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LUIS ENRIQUE LOZANO AGUILAR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz

Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Víctor Hugo Jiménez Arcos

FES Iztacala, UNAM

Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Centro Tlaxcala de
Biología de la Conducta, UAT.

Ciudad Universitaria, CD. MX Junio 2023.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/340/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 13 de febrero del 2023, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del alumno **LOZANO AGUILAR LUIS ENRIQUE** con número de cuenta **307215040** por la modalidad de graduación de tesis por artículo científico titulado: **“Evaluation of vulnerability to climate change of amphibians anurans considering ecophysiological criteria”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“Vulnerabilidad al cambio climático de la ranita de arroyo *Ptychohyala leonharschultzei* (Anura:Hylidae)”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE**
Vocal: **DR. ABEL ANTONIO BATISTA RODRÍGUEZ**
Vocal: **DR. DIEGO DE JESÚS CHAPARRO HERRERA**
Vocal: **DR. MANUEL FERIA ORTIZ**
Secretario: **DR. VÍCTOR HUGO JIMÉNEZ ARCOS**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 19 de abril de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al CONACYT por la beca otorgada para la realización de mis estudios de maestría (CVU: 1006846) y al PAPIIT por el apoyo a este proyecto de investigación (IN212119).

A mi tutor principal el Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz y a mis miembros del comité tutor el Dr. Víctor Hugo Jiménez Arcos y al Dr. Aníbal Helios Díaz de la Vega Pérez por su orientación y vasta experiencia que benefició la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi madre.

Por ser una mujer muy afectuosa y cariñosa que siempre me ha apoyado en todos mis proyectos y carrera profesional, que a pesar de poner mucho a prueba su paciencia por dedicarme a la ciencia y no tener una forma de vida que entre dentro del concepto de normal, me permitió vivir en su casa y me alimentó.

A mis hermanos.

A pesar de ser muy distintos en cuanto ideas y formas de vida, siempre me han apoyado a su manera en todos mis proyectos y en toda esta aventura que fue la maestría.

A todos mis compañeros de laboratorio.

Un agradecimiento muy especial para todos mis compañeros de laboratorio que gracias a ellos y las experiencias adquiridas en todas nuestras aventuras académicos y no académicas han hecho posible la visión que requerí para diseñar y llevar a cabo esta investigación.

A Raúl Gómez Trejo por su invaluable contribución en el trabajo de campo, Julisa Ramírez, Uriel Julian, Rogelio Simón-Salvador, Dayanara Rivera, Abraham Aguirre-Romero, Liz Alfaro y gracias especiales a Eugui Roy A.C a la familia de Eugui Roy de Rancho Magnolia por toda su ayuda en campo y las facilidades durante el trabajo de campo.

Finalmente me gustaría expresar mi más grande aprecio por Eugui Roy Martínerz Pérez (1998-2020) tu memoria vivirá por siempre.

ÍNDICE

<i>Resumen.....</i>	<i>1</i>
<i>Introducción general</i>	<i>2</i>
<i>Artículo</i>	<i>5</i>
<i>Discusión y conclusiones....</i>	<i>21</i>
<i>Referencias bibliográficas..</i>	<i>25</i>

Resumen

Los anfibios están adaptados a diferentes ambientes, sin embargo, ante cambios ambientales abruptos, son altamente susceptibles. El objetivo de este estudio fue el de estimar la vulnerabilidad al cambio climático de la ranita de arroyo *Ptychohyla leonhardschultzei*, esta especie es endémica de México y suele habitar en los bosques mesófilos de montaña y presenta una distribución reducida y fragmentada.

La vulnerabilidad de *P. leonhardschultzei*, se estimó mediante la ejecución de un modelo mecanicista-correlativo de distribución restrictiva que cuantifico la probabilidad de extinción de *P. leonhardschultzei* ante dos escenarios de emisiones contrastantes (RCP4.5 y RCP8.5). El modelo se hizo a través del estudio de la ecología térmica e hídrica interpoblacional de 3 poblaciones, ubicadas en el Edo. de Oaxaca, primeramente, con la caracterización ambiental de su hábitat y seguido de registrar y comparar la fisiología térmica de cada población, durante una parte de su época reproductiva (enero).

Los resultados obtenidos indicaron diferencias estadísticamente significativas en las condiciones ambientales de los sitios de estudio y en la fisiología térmica interpoblacional y en el caso de los resultados determinados para la especie, se encontró que la frecuencia de Tamb permaneció dentro de 8.94 ± 1.99 y 28.78 ± 1.59 °C un intervalo de tolerancia térmica (TTR) de $18.5 - 21.6$ °C (Tset), se registró un patrón predominantemente tigmotérmico-termoconformista, una T_{opt} de desempeño locomotor de 25°C, con una (B₈₀) de 10 °C a 25 °C, con una probabilidad de presencia para la especie $\geq 82.79\%$, en todos los escenarios evaluados, con solo una diferencia de 2.42 y 5.23 % entre los escenarios (RCP4.5 y RCP8.5). Y se concluyó que el modelo generado en este estudio, bajo los criterios de estudios fisiológicos interpoblacionales, podría ser una herramienta muy útil en la conservación de anuros y *P. leonhardschultzei* al menos en los próximos 50 años, no es una especie que se encuentre directamente amenazada por cambio climático.

Abstract

The anthropogenic climate change triggers environmental problems that accelerate loss of the biodiversity in our planet, where amphibians are considered one of the groups most susceptible to extinction. Amphibians are diversified and adapted to very different environments, however in the face of abrupt changes in environmental conditions, are highly susceptible. That is why the eco-physiological studies are crucial to generate effective strategies for the species conservation. The purpose of this study was to estimate the Stream frog *Ptychohyla leonhardschultzei* vulnerability to the climate change, that species is endemic to the mesophilic mountain forest with a reduced and fragmented distribution.

To define the vulnerability of *P. leonhardschultzei*, was executed using a mechanistic-correlative model of restrictive distribution that quantifies the probability of extinction, under two different contrasting

scenarios (RCP4.5 y RCP8.5). The model was made through the study of the thermal and hydric ecology interpopulation of 3 populations, located in the state of Oaxaca, first with the environmental characterization of its habitat and followed by recording and comparing the thermal physiology of each population, during a part of its reproductive season (January), to finally generate it.

This model used the restriction hours according to the physiology requirements of *P. leonhardschultzei* (Sinervo et al., 2010). Its distribution, the bioclimatic and eco-physiological layers (Caetano et al., 2019), were used to determine the probability of extinction.

The results obtained indicated significant differences in the environmental conditions among the study sites and in the thermal physiology of the populations and in the case of the results determined for the species, it was found that the frequency of environment temperature (T_{amb}) remained within of 8.94 ± 1.99 and 28.78 ± 1.59 °C, a thermal tolerance range (TTR) between 18.5 – 21.6 °C (T_{set}), a predominantly thigmothermic-thermoconformist patterns was recorded, the optimal temperature (T_{opt}) for locomotor performance of 25 °C, with a (B 80) from 10 °C to 25 °C, with a probability of presence for the species $\geq 82.79\%$ for its entire distribution, in all scenarios evaluated by the model mechanistic-correlative, with a difference of 2.42 and 5.23% between the scenarios (RCP4.5 and RCP8.5). It was concluded that the given model generated in this study, under the criteria of physiological interpopulations studies, could be a very useful tool in the conservation of anurans and that *P. leonhardschultzei*, at least in the next 50 years, is not a threatened species by climate change.

Introducción general

Uno de los problemas ambientales más importantes del siglo XXI es el cambio climático, un fenómeno que ha cambiado toda la dinámica de la vida en la tierra y que, si bien es un fenómeno que ha sucedido gradualmente en eras geológicas previas, hoy en día se ha evidenciado en menos de 100 años, debido a la sobreexplotación de recursos naturales y emisiones de gases de efecto invernadero a la atmósfera terrestre (Ceballos et al., 2015, Hegerl et al., 2018).

Diferentes son las consecuencias derivadas del cambio climático antropogénico, como las pérdidas económicas en el sector agrícola, o la propagación de enfermedades, pero la más importante de todas, es la pérdida de biodiversidad. La biodiversidad es esencial para el funcionamiento de los ecosistemas y estos ecosistemas son sumamente importantes porque generan los servicios ecosistémicos de los que depende, el sustento de la humanidad (Harley, 2011). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, por sus siglas en inglés), de 41,000 especies el 28% de las especies fueron evaluadas y catalogadas como en peligro (Endangered = EN), especialmente ciertos grupos taxonómicos (www.iucnredlist.org. Version

2022-2). Uno de esos grupos son los anfibios, en donde el 52% de 6,222 especies de anfibios a nivel global son potencialmente susceptibles a extinguirse por el cambio climático (Mendelson et al., 2006; Wake y Vredenburg, 2009).

La razón de esta susceptibilidad es por diversos procesos inherentes a su historia de vida. Un ejemplo está relacionado con los estímulos ambientales que definen su fenología reproductiva (Blaustein et al., 2010), en donde las temperaturas ambientales y la precipitación adecuadas desencadenan el inicio de la reproducción. Por tanto, determinar los requerimientos térmicos e hídricos durante la reproducción de los anfibios es una tarea indispensable para poder dimensionar los estragos del cambio climático sobre su sobrevivencia (Rovito et al., 2009; Wilbur, Baustein y Wake, 1990; Wake, 2012).

La interacción de los anfibios con su ambiente térmico no ha sido documentada tan ampliamente en comparación a la de otros ectotermos, como los reptiles squamata. Hay una gama de estrategias y mecanismos fisiológicos desplegados por los anfibios que, a lo largo de sus millones de años de evolución, les han permitido sobrevivir y diversificarse en las zonas tropicales, subtropicales y templadas (Navas et al., 2008). Las especies que habitan ambientes más extremos, como zonas de alta montaña y/o en climas templados, están adaptadas para poder hacer frente a las variaciones térmicas diarias y estacionales abruptas, que son características de esas zonas geográficas (Navas, 1996; 1999), mientras que las especies de zonas de climas tropicales y/o elevaciones bajas, no han tenido la necesidad de desarrollar dichas adaptaciones, por encontrarse en condiciones térmicas más estables a lo largo del año (Snyder & Weathers, 1975; Janzen, 1967). Estas presiones de selección diferencial, han generado especies que son clasificadas como generalistas térmicos y especialistas térmicos respectivamente; Los generalistas térmicos son especies que pueden sobrevivir y cumplir su ciclo de vida en un rango de temperaturas más amplio, al de las especies que se les clasifica como especialistas térmicos, en consecuencia, el rango de tolerancia térmica (TTR) de especies clasificadas como especialistas térmicos sería menor al de especies que se les considera generalistas térmicos. lo que significa que especies consideradas como especialistas térmicos alcanzarían más fácilmente sus límites críticos máximos (C_{tmax}) o sus límites críticos mínimos (C_{tmin}) por causa de perturbaciones en su nicho térmico (Tejedo et al., 2012)

Un fenómeno como el cambio climático antropogénico, es un fenómeno que genera perturbaciones en el nicho térmico de las especies de anfibios y estas perturbaciones pueden ser estimadas a través de modelos de distribución restrictiva, como el de Manguari (Caetano et al., 2019). Este modelo está basado en las horas de restricción para los ectotermos, en donde a mayor cantidad de horas de restricción, menor cantidad de horas de actividad, esenciales para que los individuos puedan desempeñar todas sus actividades

fundamentales (Sinervo et al., 2010). Matinguari estima el nicho térmico fundamental a través de una asociación estadística entre la distribución conocida de la especie y las variables climáticas respectivas a esas zonas geográficas y lo hace a través de modelos correlativos como Maxent (Kearney et al., 2010) y también estima el nicho térmico realizado, a través de construir un modelo mecanicista, a partir de la relación establecida entre datos fisiológicos y biofísicos. Dicha relación puede proyectarse en escenarios actuales, pasados y futuros a través de paisajes (Pearson y Dawson, 2003), una vez generados los modelos estos son ensamblados entre sí, con la intención de obtener modelos más acertados, sobre la probabilidad de presencia o ausencia de la especie en estudio. Sin embargo, el uso del modelo de Sinervo y Caetano, ha sido más utilizado en reptiles, y es un modelo que también aplica en otros ectotermos como los anfibios, solamente sería cuestión de considerar, las particularidades de su biología. Los anfibios son pésimos termorreguladores en comparación a los reptiles y tienen muy poco control, o nulo, en su tasa de calentamiento (Cruz, Galindo y Bernal. 2016), también la mayoría de los anfibios son nocturnos y son mucho más dependientes del agua que los reptiles (Pearman, 1997). Por lo cual, es imperativo cuantificar la fisiología térmica de la especie en cuestión durante su temporada reproductiva, ya que es una medida indispensable para generar modelos que sean significativamente explicativos para los anfibios. Es importante enfatizar que la temporada fundamental para definir la susceptibilidad de los organismos es su época reproductora, cuando el ambiente brinda las condiciones necesarias para que se produzca una respuesta fisiológica adecuada que posibilite el desarrollo de las etapas requeridas para la reproducción, ya que, en el caso de los anfibios, son organismos muy dependientes de condiciones ambientales propicias para su reproducción (Paton y Crouch, 2019).

El presente estudio estima la vulnerabilidad al cambio climático de *Ptychohyla leonhardschultzei* por medio de criterios ecofisiológicos. Esta especie es un anuro que habita entre los 700 y 2000 m de altitud en el lado del Pacífico de la Sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero y Oaxaca, se encuentra en la categoría least concern (LC) por la IUCN, pero está clasificada como protección especial (Pr) por la norma oficial Mexicana Non-059, esta especie, presenta un alto grado de endemismo, con una distribución no muy abundante y en parches (Santos & Urbina, 2011) y se encuentra en el bosque mesófilo de montaña. El presente estudio determina su ecología térmica de *P. leonhardschultzei* y se proyecta el riesgo de extinción.

Artículo

Evaluation of vulnerability to climate change of amphibian anurans considering ecophysiological criteria

Luis E. Lozano-Aguilar^{a, b, *}, Raúl Gómez-Trejo Pérez^{a, b, d}, Víctor H. Jiménez-Arcos^{c, d}, Aníbal H. Díaz de la Vega-Pérez^f, Fausto Roberto Méndez-De la Cruz^a

^a Laboratorio de Herpetología II, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), A.P. 70-153, C.P. 04510, Ciudad de México, México

^b Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM, México

^c Laboratorio de Herpetología Vivario, FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, México

^d Eugui Roy AC, Oaxaca, México, México

^e Naturam Sequi AC, Naucalpan, México, México

^f Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5, C.P. 90062, Tlaxcala, Mexico

* Corresponding author. E-mail address: lozanoaguilarluisenrique@gmail.com (L.E. Lozano-Aguilar)

Abstract

Amphibians are highly sensitive to abrupt environmental changes despite their many adaptations. This study is aimed at estimating the vulnerability of the stream frog *Ptychohyla leonhardschultzei*, an endemic species of Mexico, to climate change. *Ptychohyla leonhardschultzei* inhabits mountain cloud forests, where its distribution is reduced and fragmented.

A mechanistic-correlative model of restrictive distribution was used to quantify the probability of extinction of the *Ptychohyla leonhardschultzei* in two contrasting emission scenarios. We built the model by studying the thermal and hydric interpopulation ecology of three populations located in Oaxaca, Mexico. We characterized their habitats' environment and then recorded and compared each population's thermal physiology during part of their breeding season (January). The results indicate statistically significant differences in the environmental conditions of the study sites and the interpopulational thermal physiology. The generated model may be helpful in interpopulational physiological studies to conserve anurans, *P. leonhardschultzei* in particular, for at least the next 50 years. Therefore, we conclude that our study species is not directly threatened by climate change if the vegetation remains with the present preservation degree.

Key words: thermal ecology, thermal physiology, restriction hours, conservation, extinction

Introduction

Climate change is one of the most pressing environmental problems of the 21st century and has altered the dynamics of all life on Earth. Although this phenomenon was gradual in previous geological eras, it has become tangible in the past century due to the overexploitation of natural resources and greenhouse gas emissions (Serreze, M. C., 2010; Society, R. & Academy, U. S. N., 2014).

The consequences of anthropogenic climate change are manifold, but biodiversity loss is the most important. Ecosystems cannot function without biodiversity and the ecosystem services that humanity needs cannot exist without ecosystems (IPBES, 2018). According to the International Union for Conservation of Nature (IUCN), 28% of 41,000 species is assessed and catalogued as Endangered (EN). Certain taxonomic groups are predominant in this category (www.iucnredlist.org Version 2022-2); amphibians are among such, with 52% of the 6,222 amphibian species in the world potentially prone to extinction due to climate change (Foden *et al.*, 2008; Pounds *et al.*, 2006).

Amphibians are especially vulnerable because of the different processes involved in their life cycle. For example, environmental temperatures and rainfall trigger their breeding season (Arias-Balderas & Méndez De La Cruz, 2017), that is, environmental stimuli determine their phenology. Therefore, the thermal and hydrological requirements during amphibian breeding must be determined to measure climate change's toll on their survival (Huey *et al.*, 2012).

The interactions of amphibians with their thermal environments are less studied than those of squamate reptiles. Amphibians have evolved various physiological mechanisms and strategies to survive and diversify in tropical, subtropical, and temperate areas (Navas *et al.*, 2008). Species that inhabit more extreme environments, such as high mountain regions or temperate climates, have adapted to withstand the abrupt daily and seasonal thermal variations typical of such geographic zones (Navas, 1996; 1999). However, species in tropical climates at low elevations do not have to develop similar adaptations because the thermal conditions where they live are more steady throughout the year (Snyder & Weathers, 1975; Janzen, 1967). Species under these differential selection pressures are classified as thermal generalists or thermal specialists. Thermal generalists can survive and go through their life cycle on a broader temperature range. Thermal specialists, however, live in a smaller thermal tolerance interval (TTR) and reach their maximum or minimum critical limits (Ctmax or Ctmin) more easily when disturbances affect their thermal niches (Tejedo *et al.*, 2012).

Anthropogenic climate change creates disturbances in the thermal niches of amphibian species. Restrictive distribution models can estimate these disturbances (Caetano *et al.*, 2019). Mappinguari's restrictive distribution model uses restriction hours for ectotherms: the higher the number of restriction hours, the fewer hours of activity individuals have for their basic activities (Sinervo *et al.*, 2010). This model estimates the fundamental thermal niche using a statistical association between a species' known distribution and the climate variables in its distribution areas. It uses a correlative model, such as Maxent (Kearney *et al.*, 2004). Mappinguari's model also estimates thermal niche by building a mechanistic model from the relationship established by physiological and biophysical data. This relationship may be projected onto current, past, or future landscape scenarios (Kearney, 2006; Kearney *et al.*, 2010; Lara-Resendiz *et al.*, 2019). These models then combine to create other models that are more accurate regarding the likelihood of the presence or absence of the study species (Araújo & New, 2007).

On the other hand, even though Sinervo and Caetano's model has been used this in reptiles, it may also apply to other ectotherms, such as amphibians, when the specificities of their biology are considered. Amphibians are not good thermoregulators compared to reptiles and have little to no control over their heating rate (Trace, Tracy & Turner, 1992). Further, most amphibians are nocturnal and depend much more on water availability than reptiles (Urbina & Pérez, 2002; Romero-Barreto, 2013). Therefore, it is crucial to quantify interpopulational thermal physiology during the breeding season to build significant explanatory models for amphibians. An organism's sensitivity must be defined during its breeding season because its physiological response to achieve reproduction depends greatly on environmental conditions (von May *et al.*, 2019).

Our study estimates the vulnerability to climate change of *Ptychohyla leonhardschultzei* based on ecophysiological criteria and provides data on its thermal ecology. This anuran species lives from 700 to 2000 meters above sea level on the Pacific side of the Sierra Madre del Sur in the States of Guerrero and Oaxaca, Mexico. It is categorized as Least Concern (LC) by the IUCN but is classified under special protection (Pr) by the Mexican Official

Standard NOM-059. This highly endemic species has a patchy, non-abundant distribution (Santos & Urbina, 2011) and is found in mountain cloud forest.

Material and methods

We performed the field work at three study sites located at the Sierra Madre del Sur in Oaxaca, Mexico, in January 2020 and 2021. The first site, San Isidro Paz y Progreso, Santa María Yucuhiti municipality, coordinates (17° 4' 31.0008" N -97° 50' 4.9986" W; 1345 m a.s.l.), is a mountain cloud forest (Jiménez-Arcos et al., 2019) in a river system with step-pools with an average annual temperature of 21 °C and average annual rainfall of 599 mm (Kwebeman & van Elp, 2021). The second site, Finca Maravillas, Pluma Hidalgo municipality, coordinates (15° 54' 40.4274" N -96° 25' 23.484" W; 1353 m a.s.l.), is on a rocky stream in a coffee agroecosystem with mountain cloud forest elements with an average annual temperature of 16-20 °C and average annual rainfall of 2000-4500 mm (Wendolin & Solis, 2009). Finally, the third site, Tierra Blanca, San Agustín Loxicha municipality, coordinates (15° 57' 55.0002" N, -96° 33' 52.9992" W; 1358 m a.s.l.), is located next to a waterfall and a stream in a mountain cloud forest with an average annual temperature of 18-20 °C and average annual rainfall of 1000-1200 mm (Planeación Microrregional®, 2005).

We used null models that emulate a living organism's water and thermal loss and gain rates to obtain the temperatures and evaporative water loss at the perching sites (Huey, Hertz & Sinervo, 2003). The null models were made with granulated agar (BP-1423-500 by Molecular Genetics) and calibrated using living specimens of *P. leonhardschultzei*. They were calibrated using different concentrations of agar and one adult *P. leonhardschultzei*. The models and the specimen were exposed to heat (sun) and cold (shade). Their temperatures were recorded every 10 minutes for 2 hours. A correlation determined the concentration that resembled the living specimen the most in biophysical terms. We found that the ideal concentration was 4.7 g of agar per 100 ml of water, with a correlation value of $r = 0.99$ ($p < 0.05$) (Navas and Cybele, 2000; Tracy et al., 2007). The agar models were equipped with temperature sensors (iButton®) and emulated the position typically taken by anuran frogs to conserve water. The models were positioned in four microclimates with their respective replicas; thus, in total, eight models recorded each site's operative temperature (T_e) and evaporative water loss (EWL) every 5 minutes (Lertzman-Lepofsky et al., 2020). Evaporative water loss was quantified using a 0.01 to 100 g AWS-100 electronic pocket scale every 4 hours, except for an 8-hour nocturnal period, during a 24-hour interval. Models were replaced if they had lost more than 20% of their initial weight. In addition, a weather station was set up by installing a Hobo® U23-003 external temperature data logger and an iButton® on a tree 2 meters from the ground, thus obtaining the ambient temperature.

Specimens were collected during their active hours while the temperature loggers and null models were operating to discern thermoregulatory patterns in the different populations, using Hertz and Blouin-Demers' and Weatherhead's thermoregulation rates (Hertz et al., 1993; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001). Body temperature (T_b), substrate temperature (T_s), and air temperature (T_a) were measured for each collected specimen using a k-type thermocouple connected to a fast-reading digital thermometer (Fluke 51-II; ± 0.1 °C) to define which physical medium rendered the most thermal gain to the specimens (Bustos-Zagal et al., 2013; Navas, 1999). Individuals were then placed into 18 × 30-cm biodegradable, low-density polyethylene bags (COPLASUR brand) with air and some water and leaf litter from the site.

The collected frogs were taken to a location with electricity and clean water less than 1 km from the study site at the same or similar altitude. A mobile laboratory was set up to determine sex, measure snout-vent length (SVL) and weight, and determine selected temperatures (T_{set}), critical temperatures (CT_{min} - CT_{max}), and nocturnal locomotor performance. Selected temperatures were obtained using a vertical thermal gradient designed for *Hylidos*, which measured 110 cm high, 157 cm long, and 28 cm wide. The gradient's base structure was made of 1/2" PVC tubes, and the dividing grid of 1/8" PVC tubes. Twenty dividing frames inside the dividing grid held branches, logs, leaves, plants, and environmental elements. The grid was the same size as the gradient's base but 10 cm longer at each end and was joined to the middle of the gradient's structure. The gradient's structure was covered with a 0.28-mm caliber gray mosquito screen with a two-way zipper that opened and closed its entire length to facilitate the collection of thermal data from the specimens in the experiment. River sand from each study site was used as the substrate in the thermal gradient. The first third of the dividing grid was cooled to 10 °C using plastic bags filled with ice hanging from the dividing frames. The final third of the thermal gradient was heated to 27-30 °C using a 7-m 50-W EXO-TERRA brand thermal cable wound around the grid and four ceramic 100-W CE brand light bulbs placed equidistantly on the side of the entire hot area at a 20-cm distance, fastened and fed by a PVC base separate from the thermal gradient. Specimens were given one hour to become accustomed to the thermal gradient (from 8 pm to 9 pm). The selected temperature (T_{set}) was then measured by recording data every 45 minutes until 2 am. The area was sprayed with water between each measuring period. The interior of the thermal gradient was kept entirely dark during the experiment. Infrared light was used to collect all data (Navas *et al.*, 2021; Hertz *et al.*, 1993).

Five frogs were used to measure minimum (CT_{min}) and another five for maximum critical temperature (CT_{max}). These ten frogs were used in these tests only. We exposed them to hot or cold sources to progressively increase or decrease their body temperatures until their mobility declined to the point that they could not return to a ventral position 10 seconds after being turned onto their backs (dorsal position). To obtain CT_{max} , we placed each frog in a Ziploc® bag with air trapped inside, which was then placed 30 cm away from the steam issued by a 1-liter metal container heated by a lit can of solid alcohol. CT_{min} was obtained using a small cooler measuring 30 × 30 × 30 cm with ice inside and a 110 v AC and 12 v DC HOMESTAR JAPAN brand minibar measuring 30 × 30 × 16 cm. All specimens were observed during the critical temperature tests to identify evasive behaviors and proceed to turn them on their backs (Domínguez-Guerrero *et al.*, 2021; Lutterschmidt & Hutchison, 1997).

Locomotor performance was tested at six temperatures ranging between CT_{min} and CT_{max} (12.5 °C, 15 °C, 17.5 °C, 20 °C, 22.5 °C and 25 °C) by recording the sprint from each evaluated frog's first jump. Once the frog had reached its assigned temperature, it was placed on a jumping platform. This platform consisted of a plastic container measuring 14.5 cm high and 8 cm in diameter, fastened with metallic tape to a concrete surface that had previously been disinfected using a 7% chlorine water solution. The frogs used in the performance tests only jumped once at a single assigned temperature. Jump length was measured using a measuring tape (Angilleta, Niewiarowski & Navas, 2002).

The data obtained at the study sites and from the laboratory tests were analyzed and compared to each other and to find patterns for the species and detect differences among the study populations. First, we used a Kruskal Wallis test to compare the ambient temperatures from a 24-hour period, specimen body temperature, and selected temperatures from the different study populations. If we found statistically significant differences, we followed up with a Mann-Whitney U test using the statistical software PAST (Hammer *et al.*, 2001). We also constructed microclimate regimes at the study

sites (Janzen, 1967; Muñoz & Bodensteiner, 2019) based on the highest, lowest, and average operative temperatures in the null models (T_e) in the different microclimates (Non-humid/Sunlit, Humid/Sunlit, Non-humid/Shade and Humid/Shade) (Lertzman-Lepofsky *et al.*, 2020). The regimes were then compared using the Kruskal-Wallis test to find differences between the study sites, followed by a Mann-Whitney U test to uncover similarities and differences between the microclimate regimes corresponding to each study site.

The locomotor performance curve for *P. leonhardschultzei* was generated by a GAMM model. Its covariables were snout-vent length (SVL) and the sprint from the first jump of frogs exposed to the six temperatures, anchored by the C_{tmin} and C_{tmax} averages (Romero-Báez *et al.*, 2020). The optimal temperature for locomotor performance (T_{opt}) and 80% of the thermal threshold (B_{80}) were estimated from the performance curve using Rstudio (R Core Team, 2020) and *mgcv* (Wood & Wood, 2015) and *ggplot2* packages (Wickham, 2011) with the functions from Mappinguari Version 0.4.1 (Caetano *et al.*, 2019).

The vulnerability of our study species to extinction due to climate change was estimated using restrictive distribution models generated by Mappinguari version 0.4.1 (Caetano *et al.*, 2019) and geographic spots located on the species' altitudinal gradient. The latter corresponded to the distribution determined in 2020 by the group of amphibian specialists on the IUCN Species Survival Commission (SSC) (www.iucnredlist.org/IUCN Red List of Threatened Species Version 2021-2) and also to bioclimatic layers with a 30 arc-second resolution corresponding to height, minimum and maximum average monthly temperature, and annual rainfall. We downloaded the bioclimatic layers for present and future scenarios (2020, 2050, and 2070) from the World Clim version 1.4 platform (<https://www.worldclim.org/data/v1.4/worldclim14.html>). The bioclimatic layers for the present were generated by interpolations using weather data from 1960 to 1990. In contrast, those for 2050 and 2070 were generated by the Max Planck Institute for Meteorology (MPI-ESM-LR) and corresponded to representative concentration pathways 4.5 and 8.5 (RCP4.5 and RCP 8.5). RCP 4.5 estimates a scenario where policies mitigate climate change with lowered greenhouse gas emissions, whereas RCP 8.5 estimates one without such mitigative policies and thus predicts higher levels of greenhouse gas emissions (Riahi *et al.*, 2011; Immerzeel *et al.*, 2013). In addition to the contrasting bioclimatic layers and the known distribution of the species (previously refined by a 1-km criterion as the buffer in the Mappinguari functions), we also used restriction hours (Hr) and locomotor performance as ecophysiological layers.

The restriction hour layer was generated by a sinusoidal method used for thermoconformist organisms whose body temperatures are strongly influenced by ambient temperature. It requires the lower limit (T_{lower}) and upper limit (T_{upper}) of a specie's thermal tolerance. There are two ways to estimate both thermal tolerance limits: Pontes-da Silva *et al.* (2018) recommend using body temperature (T_b), where minimum T_b is T_{lower} , and maximum T_b is T_{upper} , whereas Caetano *et al.* (2019) suggest using the 5% interquartile as T_{lower} and the 95% interquartile as T_{upper} from the data obtained from the selected temperatures in the thermal gradient. Since we obtained values similar to both authors' criteria, we used a combined criterion with 5% and 95% interquartiles from all the selected temperature data from all the studied populations and the lower and higher body temperature from all the data obtained in the field. We used these limits and a sinusoidal simulation of the variation in minimum and maximum temperatures experienced daily to obtain the ecophysiological layers corresponding to activity hours (Ha) and restriction hours (Hr). We discarded the activity hours because they were correlated to the restriction hours. Finally, we built the performance ecophysiological layer from the

first jump sprint at different temperatures because this feature can be measured at different temperatures and is relevant for its survival.

We transformed the layers into a raster format and grouped them with other useful rasters, such as altitude (INEGI, 2019; INEGI, 2013), to create maps with warm and cold colors. Then, with the maps in hand, we extracted values per *P. leonhardschultzei* distribution point to obtain the probability values for the presence of the species in the different climate change scenarios. We created the maps using QGIS version 3.18 (QGIS.org, 2021), covering coordinates EPSG:4326-WGS84.

Results

We found statistically significant differences in the environmental temperature of the study sites. In total, 515 logs were made in Loxicha, 837 in Pluma Hidalgo, and 161 in San Isidro (Ta: H=197.8, P=<0.001). Regarding microclimate regimes formed by operative temperatures (Te), 145 logs were made per study site over 24 hours. The microclimate regime medians were statistically different (Te: H=724, P=<0.001), though the regime at the upper border in Loxicha (Te: U=9201, P= 0.065) and the average regime in San Isidro (Te: U=9547, P= 0.176) were similar. The total evaporative water loss (EWL) percentages in the agar models at the frog perching sites were 12.05% in Loxicha and 11.43% in Pluma Hidalgo. The Humid/Shaded microclimate in Loxicha had the lowest EWL value at 0.45%, and its Non-humid/Sunlit microclimate also had the highest at 5.57%.

In Pluma Hidalgo, we collected 14 females and 34 males and obtained 84 body temperature (Tb) logs with an average Tb of 20.26 ± 0.69 . In Loxicha, we collected 13 females and 18 males and obtained 34 Tb logs with an average Tb of 19.07 ± 0.73 . Finally, in Isidro, we collected 13 females and 11 males and obtained 28 Tb logs with an average Tb of 17.83 ± 1.32 ; (Tb: H=81.2, P=<0.001). The rest of the thermal data and thermoregulation rates (Hertz et al., 1993; Blouin-Demers & Weatherhead, 2001) from each study site are in Table 1. The values recorded for the selected temperatures (Tset) were different in the three study populations (Tset: H=52.59, P=<0.001). The Tset interval determined for the species was within the most frequent range of operative temperatures found at the three study sites (Fig. 1). We determined thermal tolerance limits of Tlower =18.025 °C and Tupper =22.37 °C. We built performance curves from the data obtained from 42 frogs from Pluma Hidalgo and 30 from Loxicha. The curves showed no snout-vent length (SVL) effect on locomotor performance. We found that the optimal temperature (Topt) for the best locomotor performance was 25 °C. We determined the thermal threshold (B₈₀) in a 10 °C interval ranging from 15 °C to 25 °C (Fig. 2). We found that the likelihood of species presence is $\geq 82.79\%$ for its entire distribution in all emission scenarios (Table 2 and Fig. 3).

Figure 1. Ambient temperature frequencies of all study sites, taken during fieldwork with CT_{min} - CT_{max} represented as dotted lines and the interval of T_{set} as a faded rectangle between them.

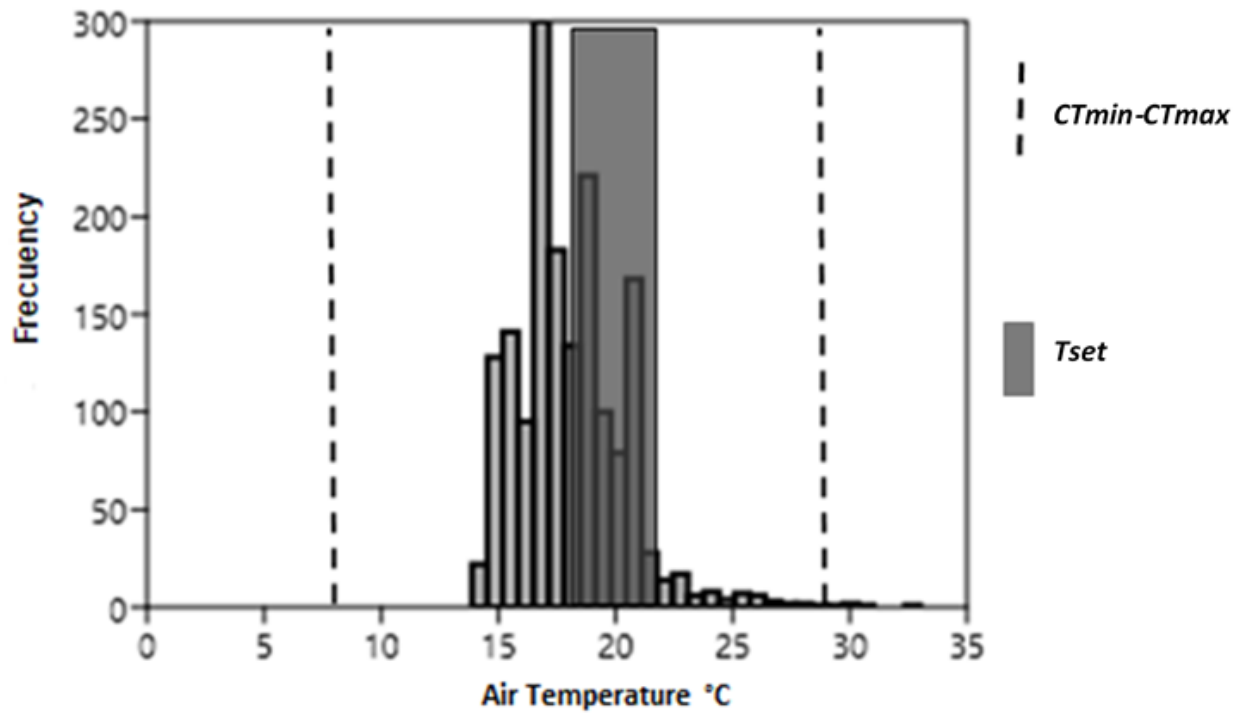


Figure 2. Locomotor performance curve of *P. leonhardschultzei*, adjusted to the best GAMM AIC model and constructed from the first jump sprint per individual, each point represents a different frog that jumped only once under a single assigned temperature.

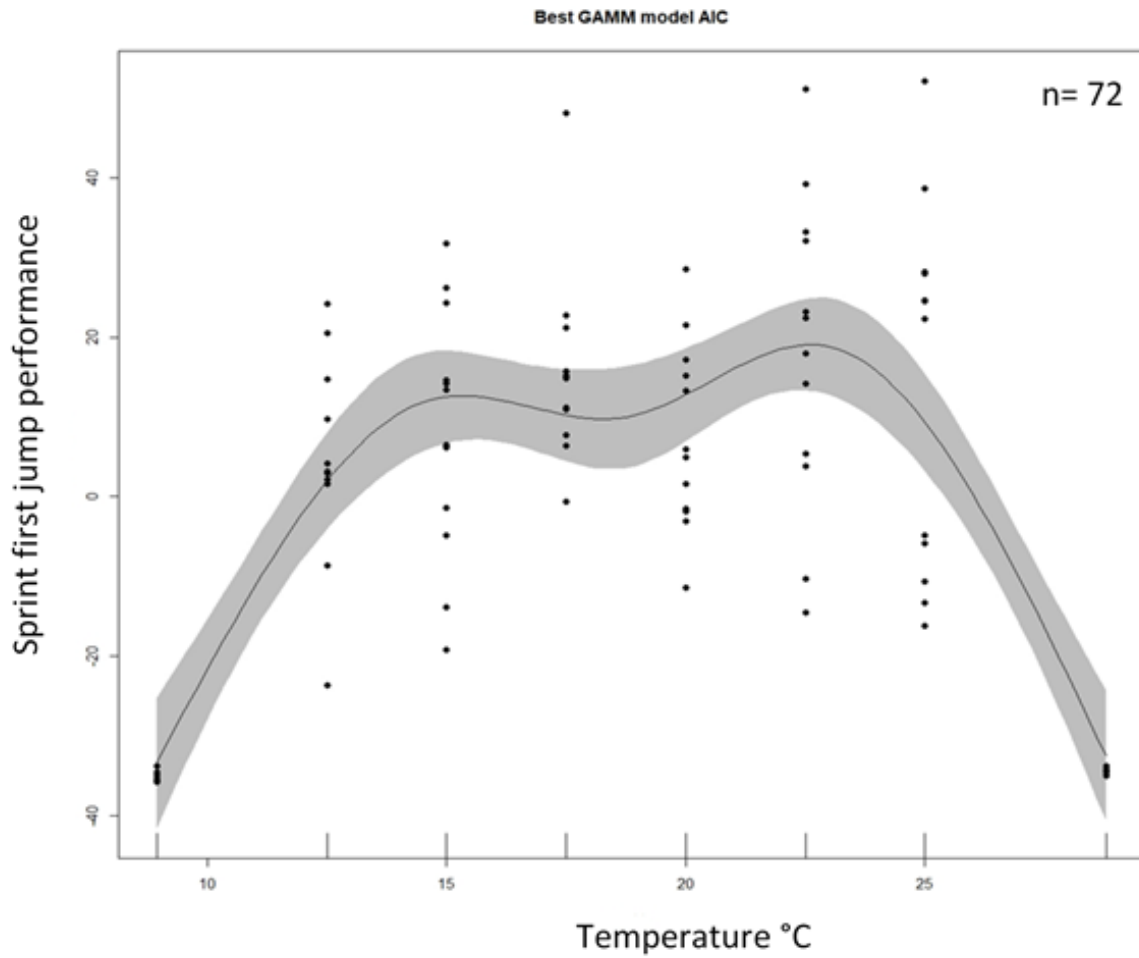


Figure 3. Presence probability models for *P. leonhardschultzei* A) Reference map of the projected geographic area; B) Present; C) 2050 (RCP 4.5); D) 2050 (RCP 8.5); E) 2070 (RCP 4.5); F) 2070 (RCP 8.5); The warm color spectrum indicates low probability of presence and the cold color spectrum indicates high probability of presence of the species. The black stars indicate the study sites and the black dots indicate the distribution of the species.

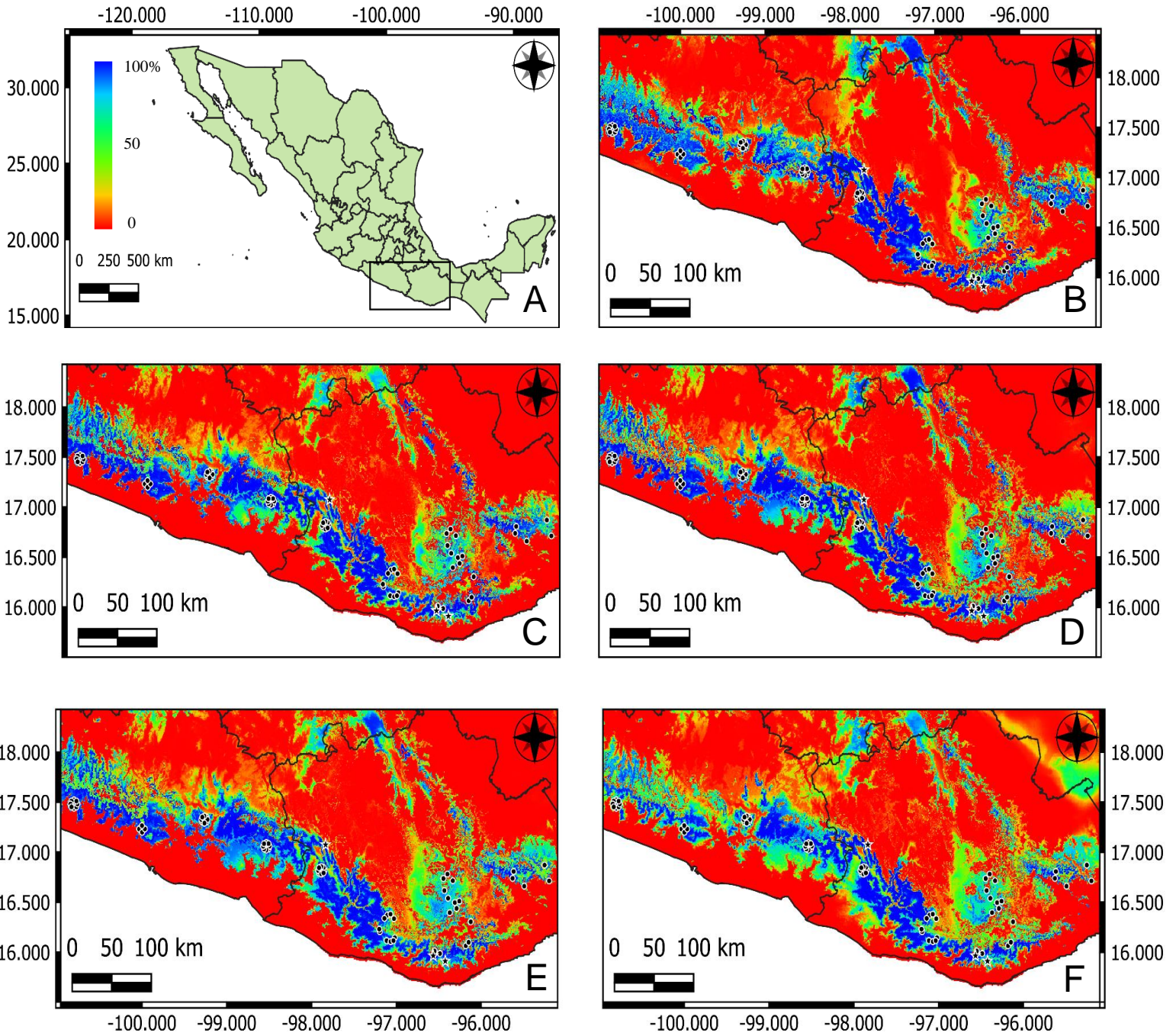


Table 1. Thermal data of thermoregulation, Pearson's correlation coefficient, range of selected temperatures with interquartile of 25%-75%, Thermal index and CTMin-CTMax per population of each study site. The data was registered showing the average value \pm its standard deviation and in parenthesis the lower and higher value quantified.

	$*T_b$	T_a	T_s	T_b-T_a	T_b-T_s	$*Tset$ 25%-75%	db	de	E	$de-db$	$Ctmin$	$Ctmax$
Isidro	17.83 \pm 1.32 (15.9-22.2) n=28	16.85 \pm 1 (15-18.6) n=28	16.89 \pm 1.04 (15-18.8) n=28	r=0.83	r=0.85	(19.8-21.6) n=62	2.06	3.52	0.41	1.46	8.94 \pm 1.99 (7.8-12.5)	27.24 \pm 0.96 (26.3-28.9)
Loxicha	19.07 \pm 0.73 (17.9-20.1) n=34	19.04 \pm 0.65 (17.8-20.1) n=34	19.8 \pm 0.70 (17.1-20.8) n=34	r=0.85	r=0.81	(18.5-19.8) n=54	0.155	2.23	0.93	2.075	11.02 \pm 0.53 (10.4-11.8)	27.46 \pm 0.56 (26.8-28)
Pluma	20.26 \pm 0.69 (19.4-23.1) n=84	20.24 \pm 0.61 (19.3-21.7) n=84	20.24 \pm 0.60 (19.3-21.6) n=84	r=0.84	r=0.88	(18.9-20.3) n=51	0.264	0.62	0.57	0.356	11.66 \pm 0.36 (11.1-12)	28.78 \pm 1.59 (26.6-30.7)

Table 2. Probability of the presence percentage of *P. leonhardschultzei* under the present scenario and different scenarios of climate change, according to its distribution points.

	Present	2050RCP45	2050RCP85	2070RCP45	2070RCP85	Elev <1350mts	Elev >1350mts
% Average	91.22%	91.95%	89.90%	89.60%	86.75%	90.78%	87.98%
Standard deviation	12.63%	11.72%	13.51%	13.81%	17.48%	13.77%	14.37%
Range	28.7%-100%	35.9%-100%	38.1%-100%	31.7%-99.8%	38.6-99.9%	31.7%-100%	28.7%-100%

Discussion

Anurans need an ecosystem with microclimate conditions that keep their body temperature and hydration levels as homeostatically stable as possible, or at least within temperature and humidity levels that enable them to survive and reproduce. Given the trade-off between thermal and hydric conditions in nature, it is hard to find suitable microclimates for this species. Any change in microclimate dynamics caused by anthropogenic climate change could make this humidity-to-temperature ratio even more acute. In their study, Lertzman-Lepofsky *et al.* (2020) found no available microclimates that exceeded the optimal temperatures or critical evaporative water loss of alpine frogs. No thermal refuges were available in the year their study was conducted, which included the breeding season. Not even small puddles served because their temperatures grew even higher than the air temperature at certain times of the day. The authors emphasized that one of the most critical aspects of climate change scenarios was the hydric factor and its synergistic effect with temperature. In fact, their models weakened by 50% for 2080 because they did not include the water factor. The authors predicted substantial changes in rainfall and thermal regimes in alpine ecosystems, which could occur similarly in other ecosystems. In our study, the optimal temperature for the locomotor performance of our study species was infrequent in the microclimates and environmental temperatures at the study sites. However, all the operative and environmental temperatures in the microclimates were recorded within the thermal threshold (B_{80}), indicating suitable thermal conditions for efficient locomotor performance of the studied populations in their respective environments during the breeding season. As for the evaporative water loss (EWL) recorded by the agar null models, which was only quantified in two study sites, no agar null model recorded an accumulated water loss at the frog perching sites that was higher than the average critical EWL limits reported by Thorson and Svihla (1943) in Hylids, namely *Hyla regilla* (*Pseudacris regilla*) and *H. Cinerea* (39.8%-40%). *P. leonhardschultzei* is strongly associated with streams, which explains its common name, the stream frog. Evaporative water loss should, therefore, not be a limiting factor unless the environmental changes caused by climate change were to prevent or modify stream flow dynamics.

The environmental temperatures from the three study sites were statistically different. The microclimate regimes formed by their operative temperatures were also statistically different, except for the upper limit and average of two microclimate regimes that overlapped and showed similarities. The differences between environmental temperatures and the identified microclimate regimes indicate that although the study sites share some similar environmental elements (such as altitude, vegetation, and climate), they are not uniform enough to create decidedly similar environmental and microenvironmental conditions. The differences we found in environmental and microenvironmental conditions may have caused the ecophysiological differences we registered between the populations during their breeding season. Perhaps these differences are even more drastic, though we would have to monitor them year-round to find out. Some studies, such as the one by Muñoz and Bodensteiner (2019), have used altitudinal climatic regimens in daily periods. These authors found evidence of the Bogert effect on anole populations over an altitudinal gradient with null models tied to tree trunks using plastic belts. In our study, we created microclimate regimes by characterizing microclimates. Unlike reptiles, amphibians depend on microclimates because they depend heavily on temperature and humidity. Therefore, an approach directed at environmental and microenvironmental characterization could explain much of the thermal ecology of amphibians, particularly at interpopulation levels.

The thermoregulatory patterns were similar in two out of three study populations and matched the thermoconformist-thigmothermal pattern found in anurans by some authors (Cruz *et al.*, 2016; Gómez-Hoyos *et al.*, 2015;

Iturra-Cid *et al.*, 2014). The specimens in our study exhibited thermoconformist behavior during their activity hours when they exclusively devoted themselves to breeding behavior. During this period of activity, they remained on leaves in the herbaceous-shrub layer next to the streams where they vocalized. The few specimens observed during their inactivity time were resting inside the streams. The thermoregulatory pattern observed in the Loxicha population corresponded to that of thermoregulatory organisms, which could be due to the environmental elements in the area that were not present in Pluma Hidalgo or San Isidro, such as the 3-m waterfall.

The environmental elements that differed among study sites very likely generated differential operative temperatures, which were recorded by agar null models with an iButton® and contrasted with the recorded body temperatures of the specimens. Consequently, a thermoregulatory pattern was recorded in Loxicha when the specimens were not necessarily thermoregulating there. This study found no evidence that *P. leonhardschultzei* had active thermoregulation or positive thermotropism, since the field body temperatures and selected temperatures in the gradient differed among the study populations. It may be that they do not refer to the thermal preferences of the species but simply to selected temperatures. In this study and other amphibians, these temperatures are not in sync with their optimal locomotor temperature, unlike several lizard species. In amphibians, temperature selection is influenced by other variables unrelated to optimal locomotion, such as avoidance of high metabolic consumption, water loss, hypoxia conditions in aquatic amphibians, and, in this case, reproductive behavior. In two of the three study sites, frogs vocalized during the gradient tests, which likely evidenced negative thermotropism, since specimens can avoid temperatures that cause them stress while they vocalize (Navas, Gomes, & Carvalho, 2008; Navas *et al.*, 2021).

As regards interpopulation thermal tolerance limits in amphibians, differences have been documented for *Rhinella espinulosa* with a greater C_{max} in a population distributed more to the north than the other studied populations (Alveal-Riquelme, 2015). In addition, variations in C_{min} of 21 *Pristimantis* species have also been reported in relation to their altitudinal gradient, as well as a possible relationship between C_{max} and open vegetation areas where such species live (Pintanel *et al.*, 2019).

Snyder and Weathers (1975) proposed that the thermal tolerance range in amphibians is closely related to environmental variation. Environments with highly varied conditions house organisms with a broader thermal tolerance range than those that live under little changing environmental conditions. In our study, the thermal tolerance and selected temperature intervals differed between populations, with larger or smaller intervals, though the studied populations had a few similar vegetation or elevation elements. These environmental elements are not homogeneous enough to produce similar responses in the study populations. Biological features that change little throughout the evolutionary history of a species need to be studied to better understand the workings and magnitude of environmental pressures on organisms. One such biological feature in the thermal physiology of ectotherms is the thermal tolerance range. This feature can be a highly reliable indicator of the likelihood of survival of a species under swift environmental changes: the broader a species' thermal tolerance ranges, the more likely it will survive such scenarios and vice versa. Such ranges usually differ among species, particularly when comparing species in different elevations and latitudes. However, they can only differ to a limited extent between the populations of the same species due to differential environmental pressures.

In our study, the study sites have similar environmental elements, but the results obtained in the studied populations show possible pressures exerted by environmental or microenvironmental conditions. The environmental elements are not similar enough to create analogous ecophysiological responses in the different study populations. Such

environmental differences could seem insignificant for hardier organisms when only studied at a macroclimate scale; however, these differences could be significant enough to produce differential ecophysiological responses among populations of organisms that are particularly sensitive to the environment, such as amphibians, especially from a microclimatic perspective. The models built from Word clim layers, such as Mapinguari, would have less explanatory power if they did not consider the maximum amplitude of the range of temperatures that are the most comfortable for the species, regardless of whether they are selected by positive or negative thermotropism, and variables that are highly explanatory but change little, such as thermal limits (Navas *et al.*, 2013). Nevertheless, this species represents excellent opportunities to develop some studies that should consider the effects of such environmental exposition to variations in other approaches as reproduction.

Our model could be a first approach to how climate change may alter the diversity of the mountain cloud forest areas usually populated by *P. leonhardschultzei*. It conclusively indicates that this species, under the criteria used in this study, will not be vulnerable to extinction due to anthropogenic climate change for at least the next 40 years, possibly because mountain cloud forest systems are in watersheds with a great capacity to retain environmental humidity and thus provide steady environmental conditions throughout the year, if the environment remains with no perturbation. For example, stable environmental humidity may buffer abrupt environmental changes, usually attributed to climate change. The scale of these changes would have to be greater than those emulated in the models generated in this study to significantly weaken the probability that the species will prevail in its entire geographic distribution. Even so, even if a change in the probability of species extinction is small, this kind of study must be replicated in this same type of system as environmental monitoring since ecosystem resilience has limits that the synergic effects of deforestation and artificial habitat transformation could weaken. Above all, studies using ecophysiological criteria should be replicated in other types of ecosystems that are less resilient, such as low elevation zones or areas in tropical latitudes, since they could be a helpful tool to make decisions regarding biodiversity conservation and to base actions for restoration, mitigation, and ecological buffering. Even the models could be used to show the drastic conditions that may shift when the forest is transformed and became unsuitable for this species.

Acknowledgments

The authors thank Julisa Ramírez, Uriel Julian, Rogelio Simón-Salvador, Dayanara Rivera, Abraham Aguirre-Romero, Liz Alfaro, and especially Eugui Roy A. C. and Eugui Roy's family at Rancho Magnolia for their help in the field and the facilities lent during sampling. I am sure my friend Eugui Roy helped it all go well from above. We thank Judith Xochitl Ponce-Wainer for her translation into English. We also thank the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and the Universidad Autónoma de Tlaxcala. This study was partially supported by PAPIIT IN212119, UNAM. The main author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM, Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), for the scholarship awarded with CVU 1006846. This article is a graduation option for Luis Enrique Lozano Aguilar to obtain the master's in sciences degree with specialized in ecology in the graduate course in Biological Sciences offered at the UNAM.

Cited Literature

- Alveal-Riquelme N. F. 2015. *Relaciones entre la fisiología térmica y las características bioclimáticas de Rhinella spinulosa (Anura: Bufonidae) en Chile a través del enlace mecanicista de nicho térmico*. Doctoral dissertation, Universidad de Concepción. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Departamento de Zoología.
- Angilletta Jr, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27(4), 249-268.
- Araújo, M. B., & New, M. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(1), 42–47.
- Blouin-Demers, G. & Weatherhead, P. J. 2001. Thermal ecology of black rat snakes (*Elaphe obsoleta*) in a challenging environment. *Ecology*, 82, 3025–3043.
- Bustos Zagal, M. G., Manjarrez, J., & Castro-Franco, R. 2013. Uso de microhábitat y termorregulación en *Sceloporus horridus horridus* (Wiegmann 1939) (Sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 29(1), 153–163.
- Caetano, G., Santos, J. & Sinervo, B. 2019. Mappinguari. Consulted on March 15, 2021 at <https://gabrielhoc.github.io/MappinguariLegacy>
- Caviedes-Solis, L. W. 2009. *Estudio herpetofaunístico del municipio de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México* (Doctoral dissertation, Thesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México).
- Corey, S. J., & Waite, T. A. 2008. Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperiled amphibians. *Diversity and Distributions*, 14(4), 614–629.
- Cruz, E. X., Galindo, C. A., & Bernal, M. H. 2016. Dependencia térmica de la salamandra endémica de Colombia *Bolitoglossa ramosi* (Caudata, plethodontidae). *Iheringia - Serie Zoologia*, 106 (January 2017).
- Domínguez-Guerrero, S. F., Bodensteiner, B. L., Pardo-Ramírez, A., Aguillón-Gutierrez, D. R., Méndez-de la Cruz, F. R., & Muñoz, M. M. 2021. Thermal physiology responds to interannual temperature shifts in a montane horned lizard, *Phrynosoma orbiculare*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 335(1), 136-145.
- Duellman, W. E. 1960. Synonymy, variation, and distribution of *Ptychohyala leonhard-schultzei* Ahl. Studies of American Hylid Frogs. IV. *Herpetologica*, 16(3), 191-197.
- Foden, W., Mace, G., Vié, J.-C., Angulo, A., Butchart, S., DeVantier, L., Dublin, H., Gutsche, A., Stuart, S. & Turak, E. 2008. Species susceptibility to climate change impacts. In: J.-C. Vié, C. Hilton-Taylor and S.N. Stuart (eds). The 2008 Review of The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Gland, Switzerland.
- Gómez-Hoyos, D. A., Gil-Fernández, M., & Escobar-Lasso, S. 2015. Ecología térmica de la rana de hojarasca de Stejneger's *Craugastor stejnegerianus* (Anura: Craugastoridae) en el bosque seco tropical del Parque Nacional Guanacaste, Costa Rica. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 6(1), 40.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. 2001. PAST-paleontological statistics, ver. 1.89. *Palaeontol. electron*, 4(1), 1-9.
- 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.
- Huey, R. B., Hertz, P. E., & Sinervo, B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *The American Naturalist*, 161(3), 357-366.
- Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. A. M., 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: Biological Sciences*, 367(1596), 1665–1679.
- Immerzeel, W. W., Pellicciotti, F., & Bierkens, M. F. P. 2013. Rising river flows throughout the twenty-first century in two Himalayan glacierized watersheds. *Nature geoscience*, 6(9), 742-745.

- INEGI. 2019. Consulted on 11/06/2021. <https://www.inegi.org.mx/temas/mg/#Descargas>. Conjunto de datos vectoriales de Marco Geoestadístico Nacional. Escala 1:4 000 000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- INEGI. 2013. Consulted on 11/06/2021. <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionesmex/index.jsp>. Continuo de Elevaciones Mexicano Versión 3.0 (CEM 3.0). Estados de Oaxaca y Guerrero-Resolución de 120 metros. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Aguascalientes, México.
- IPBES. 2018. *Plataforma intergubernamental científico-normativa sobre diversidad biológica y servicios de los ecosistemas (IPBES) Cinco nuevos importantes informes de evaluación de IPBES: Manual general*. 1–4.
- Iturra-Cid, M., Vidal, M., Labra, A., & Ortiz, J. C. 2014. Ecología térmica en invierno de *Pleurodema thaul* (Amphibia: Leptodactylidae). *Gayana*, 78(1), 25–30.
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. 2020. *Ptychohyla leonhardschultzei*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020: e.T55913A53962124. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T55913A53962124.en>. Downloaded on October 01, 2021.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249.
- Jiménez-Arcos, V. H., Calzada-Arciniega, R. A., Alfaro-Juantorena, L. A., Vázquez-Reyes, L. D., Blair, C. & Parra-Olea, G. 2019. A New Species of Charadrahyla (Anura: Hylidae) From the cloud forest of Western Oaxaca, Mexico. *Zootaxa*, 4554(2), 371–385.
- Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: What are we modelling? *Oikos*, 115(1), 186–191.
- Kearney, M. R., Wintle, B. A. & Porter, W. P. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3(3), 203–213.
- Kearney, M. & Porter, W. 2009. Mechanistic niche modelling: Combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters*, 12(4), 334–350.
- Kearney, M. & Porter, W. P. 2004. Mapping the fundamental niche: Physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85(11), 3119–3131.
- Koleff, P. & Urquiza-Haas, T. 2011. Conservación de la biodiversidad de México: planeación, prioridades y perspectivas. *Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso*, 11–20.
- Kwebeman M. & van Elp M. 2021. Cuando-visitar. Recovered on April 24, 2021 <https://www.cuandovisitar.co.cr/mexico/san-isidro-paz-y-progreso-2663500/#Clima>
- Lara-Resendiz, R. A., Galina-Tessaro, P., Pérez-Delgadillo, A. G., Valdez-Villavicencio, J. H. & Méndez-de La Cruz, F. R. 2019. Efectos del cambio climático en una especie de lagartija termófila de amplia distribución (*Dipsosaurus dorsalis*): un enfoque ecofisiológico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90(1).
- Lertzman-Lepofsky, G. F., Kissel, A. M., Sinervo, B. & Palen, W. J. 2020. Water Loss and Temperature Interact to Compound Amphibian Vulnerability to Climate Change. *Global Change Biology*, 26(9), 4868–4879.
- Lutterschmidt, W.I. & Hutchison, V.H., 1997. The Critical Thermal Maximum: History and Critique. *Can. J. Zool.* 75, 1561–1574.
- Muñoz, M. M. & Bodensteiner, B. L. 2019. Janzen's Hypothesis meets the Bogart effect: connecting climate variation, thermoregulatory behavior, and rates of physiological evolution. *Integrative Organismal Biology*, 1(1).
- Navas C., A. & Cybele. 2000. The use of agar models to study amphibian thermal ecology. *Journal of Herpetology*. 34: 330–334.
- Navas, C. A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108(4), 617–626.
- Navas, C. A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológicas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Vol. 23, Issue Suplemento especial, pp. 465–474).

- Navas, C. A. & Otani, L. 2007. Physiology, environmental change, and anuran conservation. *Phyllomedusa*, 6(2), 83–103.
- Navas, C. A., Carvajalino-Fernández, J. M., Saboyá-Acosta, L. P., Rueda-Solano, L. A. & Carvajalino-Fernández, M. A. 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: Patterns of mean and variance and inference from environmental data. *Functional Ecology*, 27(5), 1145–1154.
- Navas, C. A., Gomes, F. R. & Carvalho, J. E. 2008. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 151(3), 344–362.
- Navas, C. A., Gouveia, S. F., Solano-Iguarán, J. J., Vidal, M. A. & Bacigalupe, L. D. 2021. Amphibian responses in experimental thermal gradients: Concepts and limits for inference. *Comparative Biochemistry and Physiology Part - B: Biochemistry and Molecular Biology*, 254.
- Navas, C. A., Gouveia, S. F., Solano-Iguarán, J. J., Vidal, M. A. & Bacigalupe, L. D. 2021. Amphibian responses in experimental thermal gradients: Concepts and limits for inference. *Comparative Biochemistry and Physiology Part - B: Biochemistry and Molecular Biology*, 254(February).
- Pintanel, P., Tejado, M., Ron, S. R., Llorente, G. A. & Merino-Viteri, A. 2019. Elevational and microclimatic drivers of thermal tolerance in Andean Pristimantis frogs. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1664–1675.
- Planeación Microrregional. Unidad de Microrregiones Dirección General Adjunta de Planeación Microrregional Derechos Reservados © 2005. Consulted April 23, 2020. <http://www.microrregiones.gob.mx/cedulas/localidadesDin/ubicacion/relieve.asp?micro=LOXICHA&clave=200850001&nomloc=SAN%20AGUSTIN%20LOXICHA>
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & Young, B. E. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439(7073), 161–167.
- QGIS.org, 2021. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org>: R Foundation for Statistical Computing.
- Riahi, K., Rao, S., Krey, V., Cho, C., Chirkov, V., Fischer, G. ... & Rafaj, P. 2011. RCP 8.5—A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions. *Climatic change*, 109(1), 33-57.
- Romero-Báez, Ó., Santos-Bibiano, R., Domínguez-Godoy, M. A., Miles, D. B. & Muñoz-Nolasco, F. J. 2020. Thermal ecophysiology of a native and an invasive gecko species in a tropical dry forest of Mexico. *Journal of Thermal Biology*, 90.
- Romero-Barreto, P. G. 2013. *Requerimientos fisiológicos y microambientales de dos especies de anfibios (Scinax ruber e Hyloxalus yasuni) del bosque tropical de Yasuní y sus implicaciones ante el cambio climático*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Escuela de Ciencias Biológicas. Tesis de licenciatura: 125.
- Santos-Barrera, G. & Urbina-Cardona, J. N. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(2), 679-687.
- Serreze, M. C. 2010. Understanding recent climate change: Special section. *Conservation Biology*, 24(1), 10–17.
- Sinervo B., F. Méndez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. Victoriano-Sepulveda, C. F. Duarte-Rocha, N. Ibargüengoytia, C. Aguilar-Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert & J. W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*. 328: 894 – 899.

- Snyder, G. K. & Weathers, W. W. 1975. Temperature adaptations in amphibians. *American Naturalist*, 109(965), 93–101.
- Society, R., & Academy, U. S. N. 2014. Climate change: evidence and causes. *Climate Change: Evidence and Causes*, 1–34.
- Tejedo, M., Duarte, H., Pesquera, G., Luis, M., Beltran, J. F., Katzenberger, M. Marangoni, F., Navas, C.A., Nicieza, A.G., Relyea, R.A., Rezende, E. L., Richter B.A., Santos, M., Simn, M., & Solé, M. 2012. El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global: ejemplos en anfibios. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 23(2), 2-27.
- Tracy C. R., G. Betts, C. R. Tracy & K. A. Christian. 2007. Plaster models to measure operative temperature and evaporative water loss of amphibians. *Journal of Herpetology*. 41: 597-603.
- Tracy, C. R., Tracy, C. R. & Turner, J. C. 1992. Contrasting physiological abilities for heating and cooling in an amphibian (*Rana pipiens*) and a reptile (*Sauromalus obesus*). *Herpetologica*, 48(1), 57–60.
- Thorson, T. & Svihla, A. 1943. Correlation of the habitats of amphibians with their ability to survive the loss of body water. *Ecology*, 24(3), 374-381.
- Urbina Cardona, J. N. & J. Pérez-Torres. 2002. Dinámica y preferencias de microhábitat en dos especies del género *Eleutherodactylus* Anura: *Leptodactylidae* de bosque andino. Jaramillo C. A., C. A. Castaño-Urbe, F. A. Hincapié, J. V. Rodríguez, & C. L. Durán (Eds.), *Libro del Congreso Mundial de Páramos*. 1: 278-288.
- von May, R., Catenazzi, A., Santa-Cruz, R., Gutierrez, A. S., Moritz, C. & Rabosky, D. L. 2019. Thermal physiological traits in tropical lowland amphibians: vulnerability to climate warming and cooling. *PLoS ONE*, 14(8).
- Wickham, H. 2011. ggplot2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 3(2), 180-185.
- Wood, S., & Wood, M. S. 2015. Package 'mgcv'. *R package version*, 1, 29

Discusión y conclusiones

Los anuros necesitan de un ecosistema con condiciones microclimáticas que mantengan sus niveles de hidratación y temperaturas corporales lo más homeostáticamente estables posible o al menos dentro de los niveles de temperatura y humedad que les permita a los anuros el poder sobrevivir y reproducirse. La obtención de un microclima que confiera de manera simultánea condiciones térmicas e hídricas adecuadas para estos organismos es bastante complicado de obtener en la naturaleza por una dinámica de trade-off entre ambas variables y con una alteración de las dinámicas microclimáticas por parte del cambio climático antropogénico. De acuerdo a Lertzman-Lepofsky et al., (2020), durante su estudio no encontró microclimas disponibles que excedieran las T_{opt} o the EWL_{crit} de anuros alpinos del género *Rana*. A lo largo de todo el año en dicho estudio incluyendo la época reproductiva, no hubo refugios térmicos disponibles, ni si quiera las pequeñas charcas podían funcionar como uno porque la temperatura del agua en ciertos momentos del día era mayor a la temperatura del aire. Uno de los aspectos más importantes que enfatizo Lertzman-Lepofsky et al., (2020) fue la importancia del factor hídrico y su efecto sinérgico con la temperatura bajo escenarios de cambio climático, porque al no contemplar el factor hídrico dentro de sus modelos para el año 2080 tenía una merma mayor del 50%. Y finalmente el autor proyecta cambios importantes en los regímenes pluviales y

térmicos para ecosistemas alpinos que podrían generarse de igual magnitud para otros ecosistemas. En el caso de este estudio, la T_{opt} para desempeño locomotor de esta especie, estuvo presente con poca frecuencia entre los microclimas y las temperaturas ambientales de los sitios de estudio. Sin embargo, todas las T_e de los microclimas, así como temperaturas ambientales se registraron dentro del umbral térmico B_{80} , lo que indicaría, condiciones térmicas propicias para un desempeño locomotor eficiente para las poblaciones estudiadas en sus respectivos ambientes, durante la época reproductiva, para el caso de la pérdida hídrica evaporativa EWL registrada en los modelos nulos de agar, que se cuantificó en solo dos de los tres sitios de estudio, ningún modelo nulo de agar, registró en los sitios de percha de los organismos, una pérdida hídrica acumulada mayor a los límites EWL críticos promedio, registrados por Thorson y Svihla (1943) en Hylidos como *Hyla regilla* (*Pseudacris regilla*) e *H. Cinerea* (39.8%-40%). *P. leonhardschultzei* está fuertemente asociada a los arroyos, razón por la cual se le ha conocido comúnmente como ranita de arroyo, por esta causa, la EWL no tendría que ser un factor limitante, a menos que los cambios ambientales generados por el cambio climático, eviten o modifiquen la dinámica del flujo de los arroyos.

Los 3 sitios de estudio, fueron estadísticamente diferentes en sus T_{amb} , al igual que los regímenes micro climáticos formados por sus T_e , excepto por el límite superior y promedio de 2 regímenes micro climáticos que se solaparon y mostraron ser similares entre sí, las diferencias en las temperaturas ambientales y en los regímenes microclimáticos identificados, nos indican que, a pesar de que los sitios de estudio contienen elementos ambientales similares entre sí, tales como: altura sobre el nivel del mar, vegetación y clima. Dichos elementos, no son elementos lo suficientemente uniformes entre sí, como para generar condiciones ambientales y microambientales marcadamente similares, entre los sitios de estudio. Estas diferencias encontradas en las condiciones ambientales y microambientales podrían ser la causa de las diferencias ecofisiológicas encontradas entre las poblaciones durante su época reproductiva y quizás estas diferencias puedan ser aún más drásticas, si las condiciones ambientales y microambientales se monitorearan a lo largo de todo el año. Los regímenes climáticos altitudinales en periodos diarios han sido utilizados en algunos estudios, como el de Muñoz and Bodensteiner (2019) en donde se evidenció, el efecto Bogert en poblaciones de *Anolis* a través de un gradiente altitudinal, por medio del uso de modelos nulos de *Anolis* que se sujetaban con cinturones plásticos en los troncos de árboles. En el caso de este estudio se generaron regímenes microclimáticos a través de la caracterización de microclimas, a diferencia de los reptiles, los anfibios por su alta dependencia a la temperatura y sobre todo humedad, son organismos altamente dependientes a los microclimas, sobre todo durante periodos de inactividad, por lo cual, un enfoque más dirigido a una caracterización ambiental y microambiental podría explicar mucho sobre la ecología térmica en anfibios, sobre todo a niveles interpoblacionales.

Los patrones termoregulatorios de las poblaciones estudiadas, fueron similares en dos de las tres poblaciones estudiadas y concuerdan con el patrón termoconformista-tigmotérmico que algunos autores han encontrado en anuros (Arriagada, 2019; Sanabria, Quiroga y Acosta, 2005). Los organismos en este estudio mostraron una conducta termoconformista en sus horarios de actividad, exclusivamente se dedicaron a conductas reproductivas. Durante este periodo de actividad ocuparon hojas del estrato herbáceo-arbustivo aledaño a los arroyos donde vocalizaron y en el caso de sus horarios de inactividad, los pocos organismos que lograron observarse estuvieron descansando en el interior de los arroyos. El patrón termoregulatorio correspondiente a organismos termorreguladores, fue el patrón que se obtuvo para la población correspondiente a Loxicha, podría explicarse por elementos ambientales presentes en Loxicha, que no estaban presentes para Pluma Hidalgo y San Isidro, como por ejemplo, una cascada de más de 3 metros de altura. Estos elementos ambientales diferenciales, entre los sitios de estudio muy probablemente generaron temperaturas operativas diferenciales, que fueron captadas por los modelos nulos de agar con I button® integrado y que contrastaron con las T_b registradas de los organismos. En consecuencia fue registrado un patrón de termorregulador para Loxicha, cuando no necesariamente los organismos se encontraban termoregulando. En este estudio no hubo indicios de que *P. leonhardschultzei* mostrara termoregulación activa o un termotropismo positivo debido a que las T_b de campo y T_{set} del gradiente fueron diferentes entre todas las poblaciones de estudio, por lo cual, no podría hablarse de preferencias térmicas para la especie, sino simplemente de temperaturas seleccionadas, que en el caso de este estudio y al igual al de otros anfibios, son temperaturas que a diferencia de varias especies de lagartos, se encuentran desfasadas a su óptimo locomotor. En los anfibios, hay más variables que influyen en la selección de temperaturas que no se relacionan con obtener un óptimo locomotor, como la de evitar mayor consumo metabólico, pérdida hídrica, condiciones de hipoxia en el caso de anfibios acuáticos y en este caso por conductas reproductivas. En dos de los tres lugares de estudio, los organismos durante las pruebas de gradiente se les encontró vocalizando, por lo cual, muy probablemente se trató de termotropismo negativo, porque los organismos pudieron simplemente evitar las temperaturas que les estresaran para realizar su canto (Navas et al., 2021).

Pasando a los límites de tolerancia térmica interpoblacional para anfibios, se ha documentado diferencias en *Rhinella espinulosa* con un C_{tmax} más amplio para una población distribuida hacia el norte respecto a las otras estudiadas (Alveal-Riquelme, 2015) y variaciones en las C_{tmin} de 21 especies de *Pristimantis* respecto al gradiente altitudinal que habitan o una posible relación de la C_{tmax} de esas poblaciones por habitar zonas más abiertas de vegetación (Pintanel et al., 2019)

Según Snyder y Weathers en su publicación de 1975, proponen que el rango de tolerancia térmica en anfibios está estrechamente relacionado con la variación ambiental, ambientes con una gran variación en

sus condiciones ambientales, tienen organismos con un amplio rango de tolerancia térmica en comparación a organismos con poca variación en sus condiciones ambientales. En este estudio, los intervalos interpoblacionales de tolerancia térmica fueron diferentes entre sí, con intervalos más amplios o estrechos entre sí, al igual que los intervalos de temperaturas seleccionadas, aunque las poblaciones estudiadas estuvieron expuestas a algunos elementos ambientales similares en vegetación o altura sobre el nivel del mar. Aparentemente estos elementos ambientales, no fueron lo suficientemente homogéneos como para generar respuestas similares entre las poblaciones estudiadas. Por lo tanto, el estudio de atributos biológicos poco cambiantes en la historia evolutiva de las especies, como los rangos de tolerancia térmica, sería muy importante abordarlos desde la perspectiva interpoblacional, dichos atributos biológicos pueden ser diferentes en lugares que aparentemente contienen elementos ambientalmente similares y evidenciar que las condiciones ambientales o microambientales, no son lo suficientemente similares, para generar respuestas ecofisiológicas similares, en organismos particularmente sensibles al ambiente, como los anfibios. Estas respuestas diferenciales como la amplitud de las tolerancias térmicas y temperaturas seleccionadas podrían evidenciar una posible adaptación local en los organismos, es muy difícil demostrar la adaptación local pero estas diferencias ecofisiológicas encontradas podrían ser indicios de adaptación local. Precisamente, dichas diferencias interpoblacionales podrían ser clave para dimensionar los efectos del cambio climático en organismos considerados con una fisiología térmica muy lábil. Los modelos construidos a partir de capas de World clim como Mapinguari, tendrían un poder explicativo más limitado, si no se tomara en cuenta, la amplitud máxima del intervalo de temperaturas que son confortables para la especie, independientemente de que sean seleccionadas por termotropismo positivo o negativo y en variables muy explicativas, así como poco cambiantes, como lo son los límites térmicos (Navas et al., 2013)

Este modelo podría dar una primera aproximación de lo que está sucediendo o podría suceder por efectos del cambio climático con la diversidad de las zonas de bosque mesófilo de montaña en donde se le suele encontrar a *P. leonhardschultzei* y nos indica de manera concluyente que esta especie, bajo los criterios tomados en este estudio, no sería vulnerable a extinción por cambio climático antropogénico, al menos por los próximos 40 años. Esto podría explicarse, porque los ecosistemas de bosque mesófilo de montaña son sistemas que se encuentran dentro de cuencas hidrográficas con gran capacidad de retención de humedad ambiental, lo que podría dotar al sistema de condiciones ambientales estables durante todo el año, como una humedad ambiental estable. La humedad ambiental estable, posiblemente funcione como un buffer ante los cambios ambientales abruptos, que usualmente son atribuidos al cambio climático. Dichos cambios tendrían que ser de magnitudes mayores a las emuladas en los modelos generados en este estudio, para mostrar una merma importante en la probabilidad de prevalencia de la especie a lo largo de toda su distribución geográfica. Aun así, aunque la probabilidad de extinción de la especie fue pequeña, este tipo de estudios

deberían de replicarse en este mismo tipo de sistemas a manera de monitoreo ambiental, porque la resiliencia de los ecosistemas tiene límites que podrían verse mermados por los efectos sinérgicos de la deforestación y transformación de los hábitat por acción del hombre. Y sobre todo este tipo de estudios con criterios ecofisiológicos, deberían de replicarse en otro tipo de ecosistemas menos resilientes, como zonas de baja altitud, en latitudes tropicales; Dichos criterios podrían ser una herramienta muy útil en la toma de decisiones de conservación de la biodiversidad y las bases para llevar a cabo acciones en la restauración, mitigación y amortiguamiento ecológico.

Referencias bibliográficas

- Alveal-Riquelme N. F. 2015. *Relaciones entre la fisiología térmica y las características bioclimáticas de Rhinella spinulosa (Anura: Bufonidae) en Chile a través del enlace mecanicista de nicho térmico*. Doctoral dissertation, Universidad de Concepción. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Departamento de Zoología.
- Arriagada García, K. C. 2019. Conductas térmica en dos poblaciones de *Batrachyla taeniata* provenientes de la localidad de Ucuquer en la región de O'Higgins y de la localidad de Hualpén en la región del Bío-Bío. Tesis de grado. Universidad de Concepcion. Chile.
- Blaustein, A. R., Walls, S. C., Bancroft, B. A., Lawler, J. J., Searle, C. L., & Gervasi, S. S. 2010. Direct and indirect effects of climate change on amphibian populations. *Diversity*, 2(2), 281–313.
- Caetano, G., Santos, J. & Sinervo, B. 2019. Mappinguari. Consulted on March 15, 2021 at <https://gabrielhoc.github.io/MappinguariLegacy>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances*, 1(5), 9–13.
- Cruz, E. X., Galindo, C. A., & Bernal, M. H. 2016. Dependencia térmica de la salamandra endémica de Colombia *Bolitoglossa ramosi* (Caudata, plethodontidae). *Iheringia - Serie Zoologia*, 106(January 2017).
- Harley, C. D. G. 2011. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science*, 334(6059), 1124–1127.
- Hegerl, G. C., Brönnimann, S., Schurer, A., & Cowan, T. 2018. The early 20th century warming: Anomalies, causes, and consequences. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 9(4), 1–20.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249.
- Kearney, M. R., Wintle, B. A. & Porter, W. P. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Conservation Letters*, 3(3), 203–213.
- Lertzman-Lepofsky, G. F., Kissel, A. M., Sinervo, B. & Palen, W. J. 2020. Water Loss and Temperature Interact to Compound Amphibian Vulnerability to Climate Change. *Global Change Biology*, 26(9), 4868–4879.
- Mendelson, J. R., Lips, K. R., Gagliardlo, R. W., Rabb, G. B., Collins, J. P., Diffendorfer, J. E., Daszak, P., Roberto Ibáñez, D., Zippel, K. C., Lawson, D. P., Wright, K. M., Stuart, S. N., Gascon, C., Da Silva, H. R., Burrowes, P. A., Joglar, R. L., La Marca, E., Lötters, S., Du Preez, L. H., ... Brodie, E. D. 2006. Confronting amphibian declines and extinctions. *Science*, 313(5783), 48.

- Muñoz, M. M. & Bodensteiner, B. L. 2019. Janzen's Hypothesis meets the Bogart effect: connecting climate variation, thermoregulatory behavior, and rates of physiological evolution. *Integrative Organismal Biology*, 1(1).
- Navas, C. A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108(4), 617–626.
- Navas, C. A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológicas. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Vol. 23, Issue Suplemento especial, pp. 465–474).
- Navas, C. A., Carvajalino-Fernández, J. M., Saboyá-Acosta, L. P., Rueda-Solano, L. A. & Carvajalino-Fernández, M. A. 2013. The body temperature of active amphibians along a tropical elevation gradient: Patterns of mean and variance and inference from environmental data. *Functional Ecology*, 27(5), 1145–1154.
- Navas, C. A., Gomes, F. R. & Carvalho, J. E. 2008. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 151(3), 344–362.
- Navas, C. A., Gouveia, S. F., Solano-Iguarán, J. J., Vidal, M. A. & Bacigalupe, L. D. 2021. Amphibian responses in experimental thermal gradients: Concepts and limits for inference. *Comparative Biochemistry and Physiology Part - B: Biochemistry and Molecular Biology*, 254(February).
- Paton, P. W. C., & Crouch, W. B. 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians to develop conservation strategies. *Conservation Biology*, 16(1), 194–204.
- Pearman, P. B. 1997. Correlates of Amphibian Diversity in an Altered Landscape of Amazonian Ecuador: Correlaciones de la Diversidad de Anfibios en un Paisaje Alterado de la Amazonía Ecuatoriana. *Conservation Biology*, 11(5), 1211-1225.
- Pearson, R. G., & Dawson, T. P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12(5), 361–371.
- Pintanel, P., Tejedo, M., Ron, S. R., Llorente, G. A. & Merino-Viteri, A. 2019. Elevational and microclimatic drivers of thermal tolerance in Andean Pristimantis frogs. *Journal of Biogeography*, 46(8), 1664–1675.
- Rovito, S. M., Parra-Olea, G., Vásquez-Almazán, C. R., Papenfuss, T. J., & Wake, D. B. 2009. Dramatic declines in neotropical salamander populations are an important part of the global amphibian crisis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(9), 3231–3236.
- Sanabria, E. A., Quiroga, L. B., & Acosta, J. C. 2005. Termorregulación de adultos de *Bufo arenarum* (Hensel, 1867)(Anura: Bufonidae) en diferentes microhabitats de los humedales de Zonda, San Juan, Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 19, 127-132.
- Santos-Barrera, G. & Urbina-Cardona, J. N. 2011. The role of the matrix-edge dynamics of amphibian conservation in tropical montane fragmented landscapes. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(2), 679-687.
- Sinervo B., F. Méndez-de-la-Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Resendiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón-Espinosa, R. N. Meza-Lázaro, H. Gadsden, L. J. Avila, M. Morando, I. J. De la Riva, P. Victoriano-Sepulveda, C. F. Duarte-Rocha, N. Ibarquengoytía, C. Aguilar-Puntriano, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert & J. W. Sites Jr. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science*.328: 894 – 899.
- Snyder, G. K. & Weathers, W. W. 1975. Temperature adaptations in amphibians. *American Naturalist*, 109(965), 93–101.

- Tejedo, M., Duarte, H., Pesquera, G., Luis, M., Beltran, J. F., Katzenberger, M. Marangoni, F., Navas, C.A., Nicieza, A.G., Relyea, R.A., Rezende, E. L., Richter B.A., Santos, M., Simn, M., & Solé, M. 2012. El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global: ejemplos en anfibios. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 23(2), 2-27.
- Thorson, T. & Svihla, A. 1943. Correlation of the habitats of amphibians with their ability to survive the loss of body water. *Ecology*, 24(3), 374-381.
- Wake, D. B. 2012. Facing extinction in real time. *Science*, 335(6072), 1052–1053.
- Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. 2009. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *In the Light of Evolution*, 2, 27–44.
- Wilbur, H., Blaustein, A. R., & Wake, D. B. 1990. Populations : Declining Amphibian Global Phenomenon ? Field Experimental Tests of Ecosystem Level Hypotheses. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(7), 203–204.