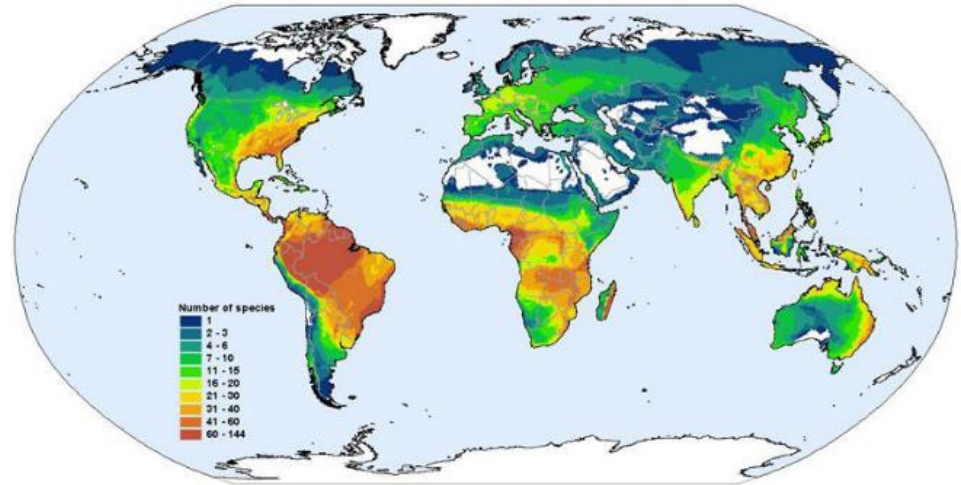


15. TERMORREGULACIÓN, DESEMPEÑO Y ENERGÉTICA

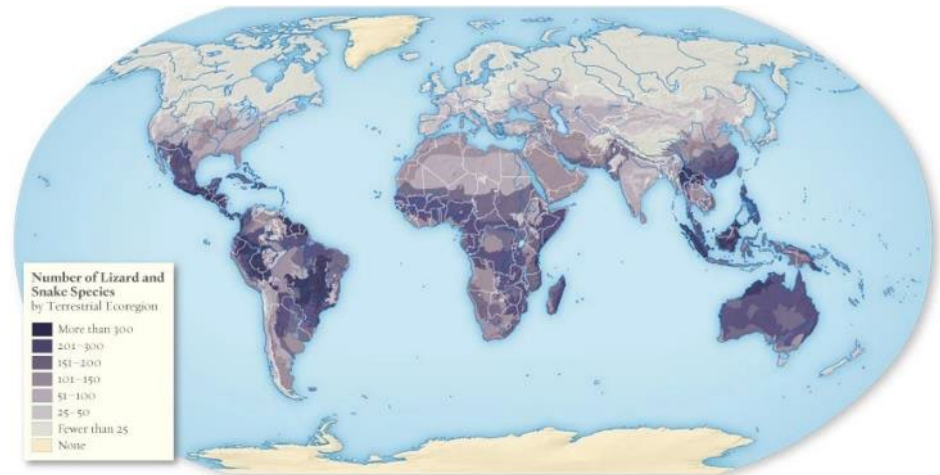
Temperatura

- Variable ambiental limitante **más** importante de los patrones de distribución y de diversidad de anfibios y reptiles



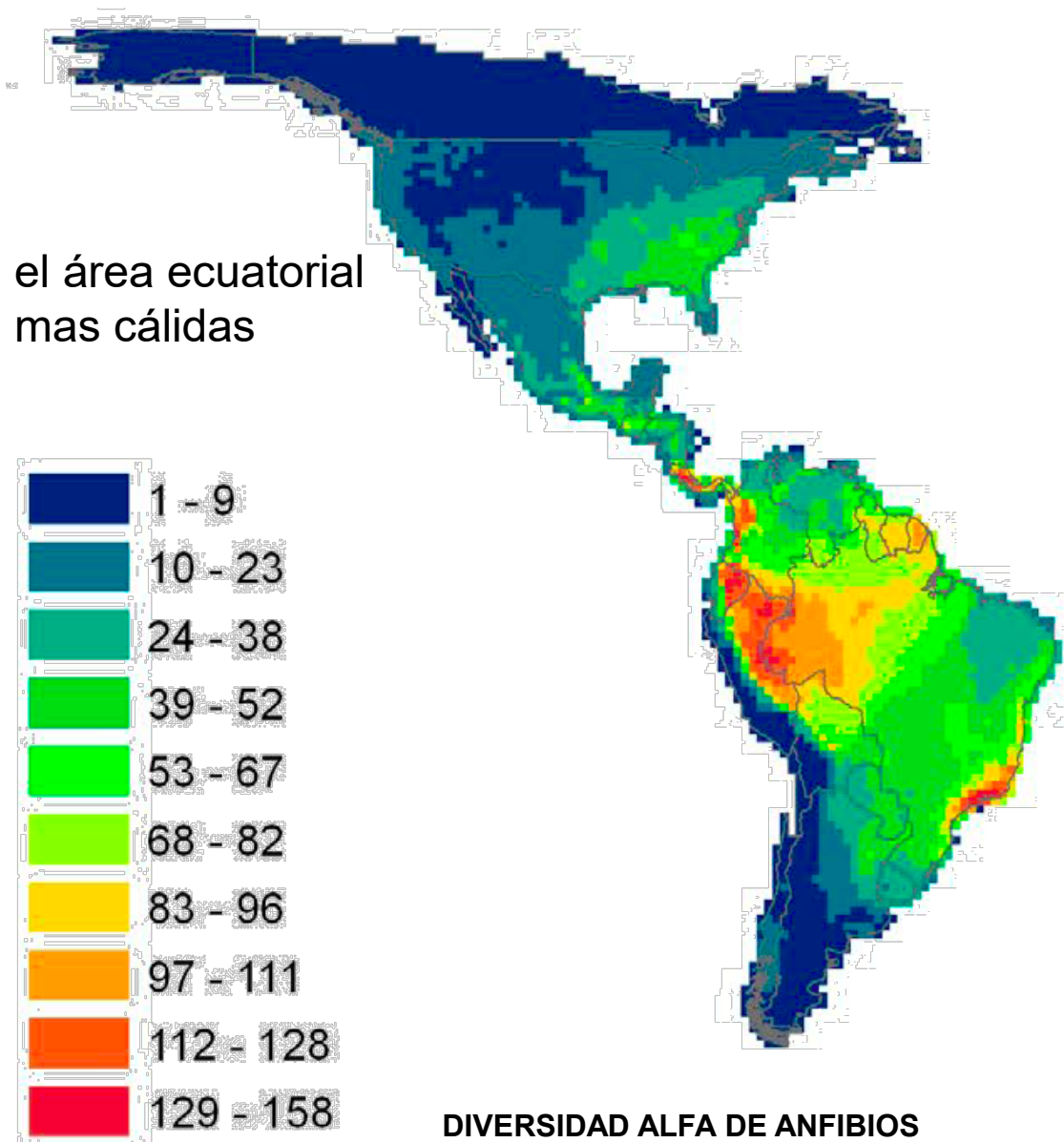
Distribución Amphibia

- Ninguna especie de anfibio o reptil sobrevive en ambientes fríos de la Antártica
 - Algunos viven en los límites del Ártico



Distribución Reptilia

La mayoría de especies viven en el área ecuatorial tropical y en las áreas templadas mas cálidas

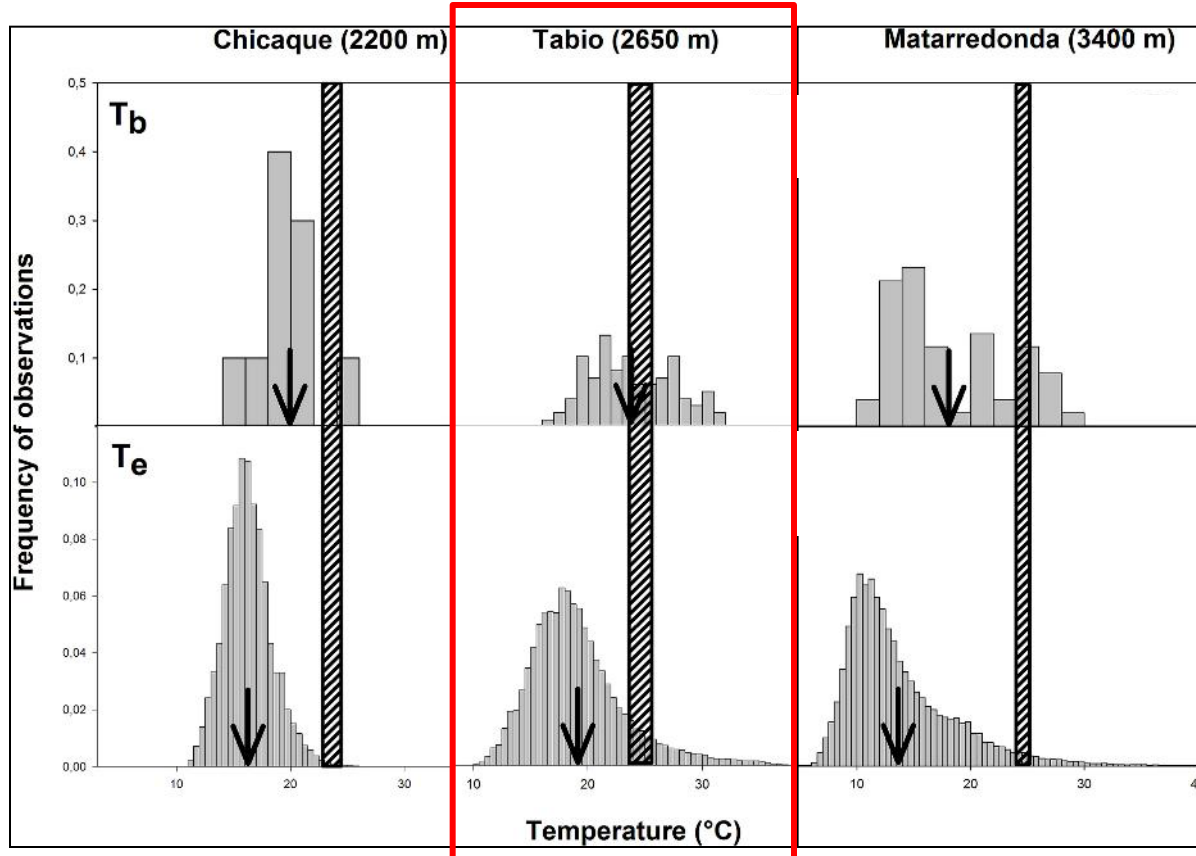
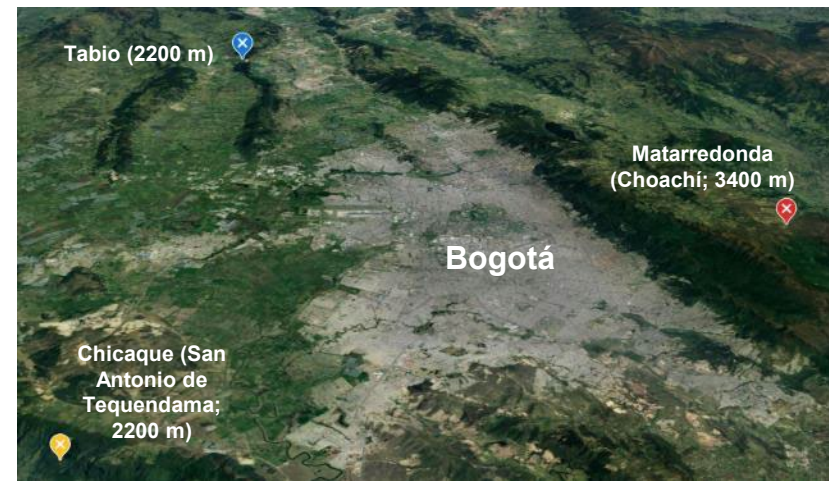


Ochoa-Ochoa et al. Dimensions of amphibian alpha diversity in the New World. J. Biogeogr. 47: 2293-2302.

- A escala regional o de hábitats, la ocurrencia espacial y temporal de cada especie → determinada por la **temperatura**

Anolis heterodermus (1800-3750 m altitud)

- Tb más alta
- Te (operativa) más alta (~20°C) y mejor calidad térmica



Tb: temperatura corporal

Te: temperatura ambiental

Tp: intervalo de temperatura preferida promedio

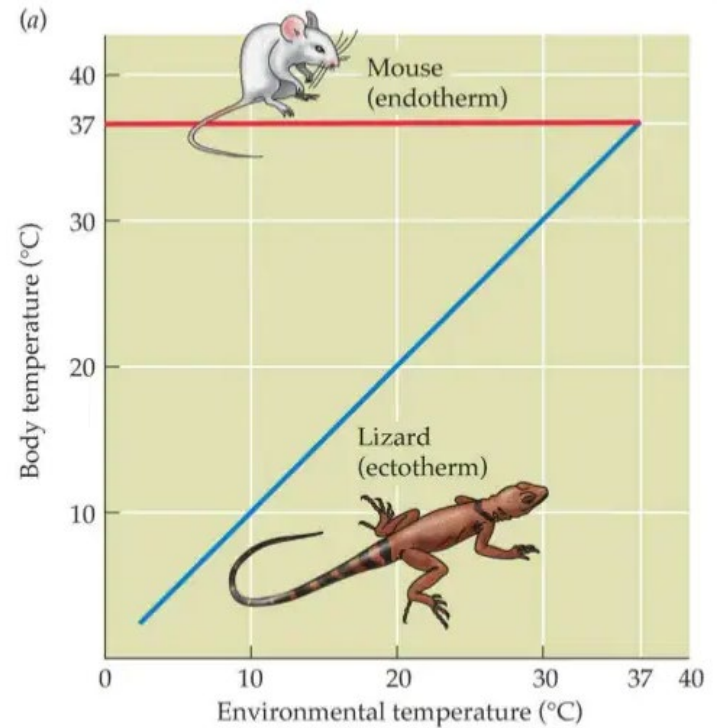
Tb y Te promedio

Méndez-Galeano et al. 2020. The highest kingdom of *Anolis*: thermal biology of the Andean lizard *Anolis heterodermus* (Squamata: Dactyloidae) over an elevational gradient in the Eastern Cordillera of Colombia. J. Thermal Biol. 89: 102498

Anfibios y reptiles son ectotermos

Dependientes de fuentes ambientales externas para obtener calor

Limita la actividad (en comparación con los endotermos que producen calor metabólico)



¿Anfibios/reptiles producen calor metabólico?

- Si, pero a niveles muy bajos
 - No poseen aislamiento necesario para evitar perdidas de calor
 - Termorregulación de la temperatura corporal en rangos estrechos utilizando las fuentes ambientales
 - Sol y superficies calientes: ganar calor
 - Superficies frías, hábitáculos y agua: perder calor

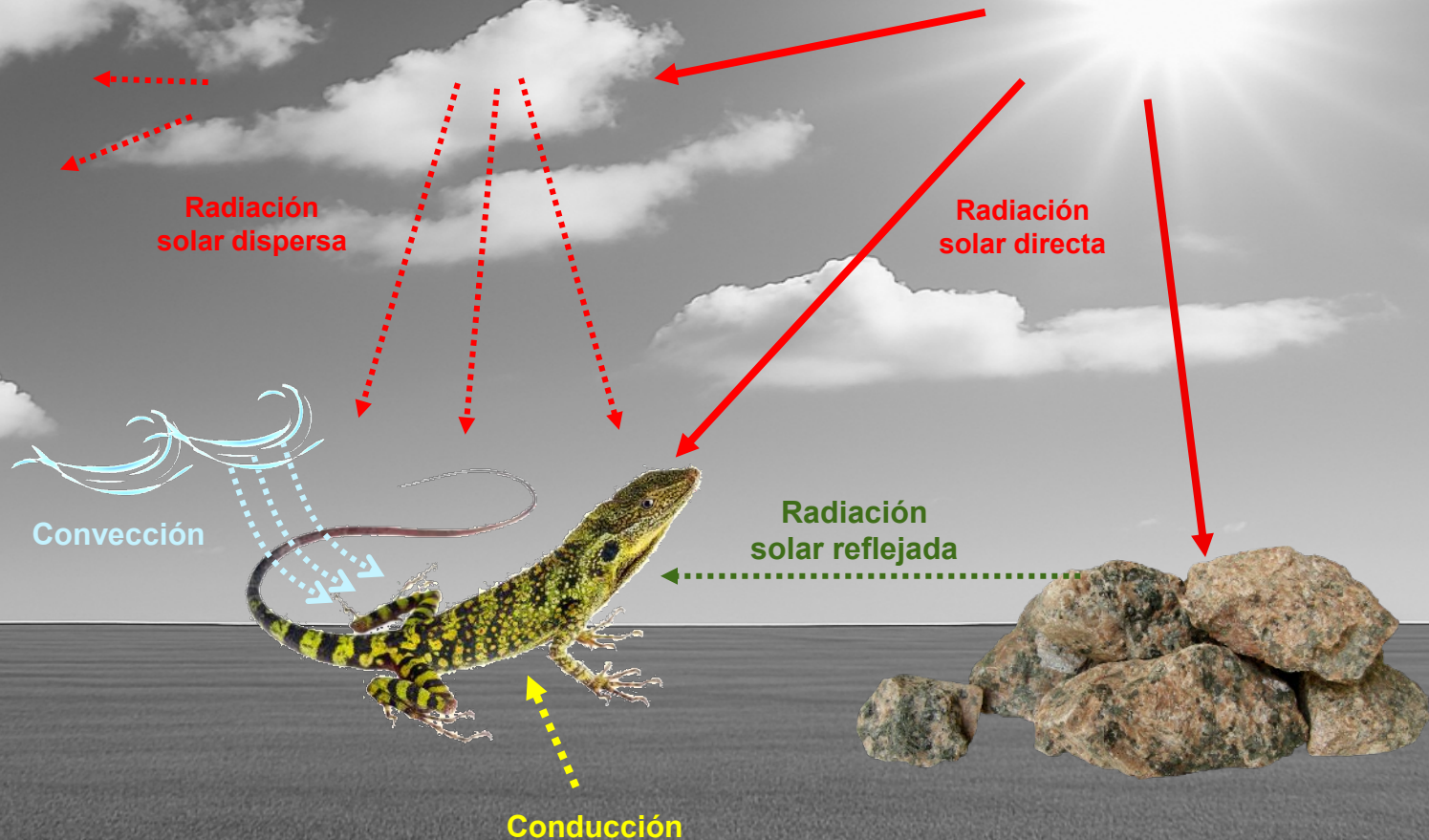
Ectotermos

Dependientes de fuentes ambientales
externas para obtener calor

Sol: fuente directa (—) de calor para todos
los anfibios y reptiles vía radiación

También se gana calor indirectamente (----)

- Radiación solar dispersa
- Radiación solar reflejada
- Convección (transferencia por contacto a través de fluidos)
- Conducción (transferencia por contacto con sólidos)

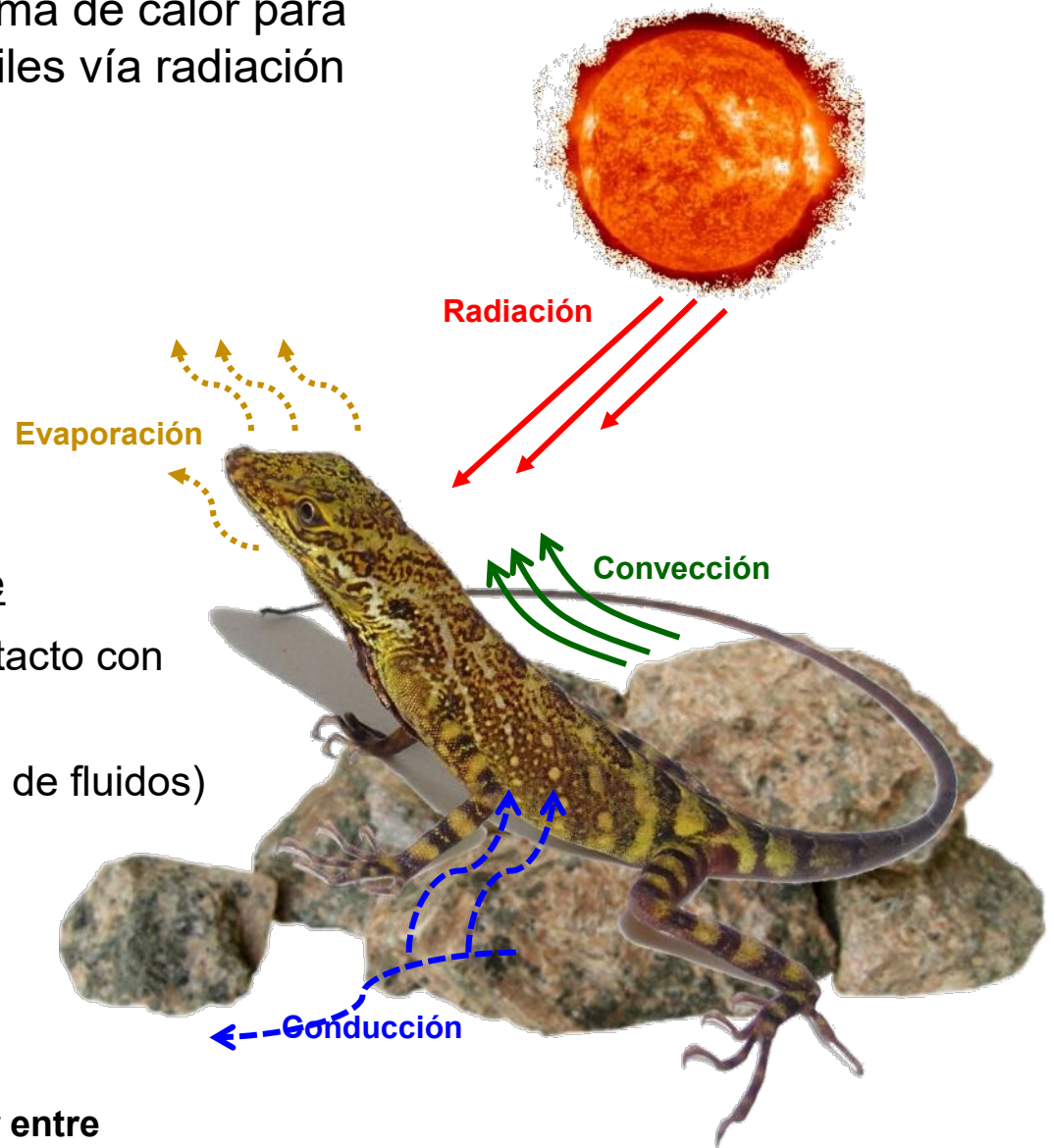


SOL: fuente **directa** última de calor para todos los anfibios y reptiles vía radiación

También se gana calor indirectamente

1. Conducción (transferencia por contacto con sólidos)
2. Convección (transferencia a través de fluidos)

Intercambio de calor entre organismo y su ambiente



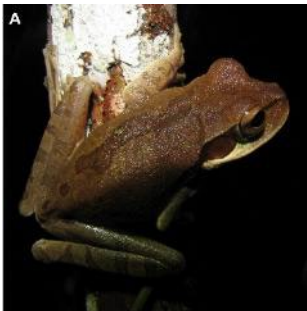
Comparando anfibios con reptiles, en general:



- **Temperaturas de actividad menores** que reptiles
 - Mayoría nocturnos
 - Presentan una piel permeable (+ pérdida de agua en altas temperaturas y baja humedad)
 - Actividad limitada a periodos de alta humedad (época húmeda y noche) y precipitación



- **Temperaturas de actividad mayores** que anfibios
 - Mayoría diurnos
 - Presentan una piel impermeable (sin pérdida excesiva de agua)
 - Asolearse (*basking*)



Ambientes muy calientes (= stress hídrico)

- Regiones áridas
- Hábitats tropicales abiertos (e.g., sábanas)
- Actividad en horas (mañana; noche) o sitios más frescos
 - La alta temperatura limita una actividad sostenida durante todo el día
 - No hay exposición directa al sol, sino que el calor lo obtienen indirectamente de las fuentes ambientales



Valle del río Patía (Colombia)



Caatinga (Brasil)



Tropidurus hispidus (Tropiduridae).
Bioma Caatinga (Brasil)



Pithecopus nordestinus (Phyllomedusidae).
Bioma Caatinga (Brasil)

En general

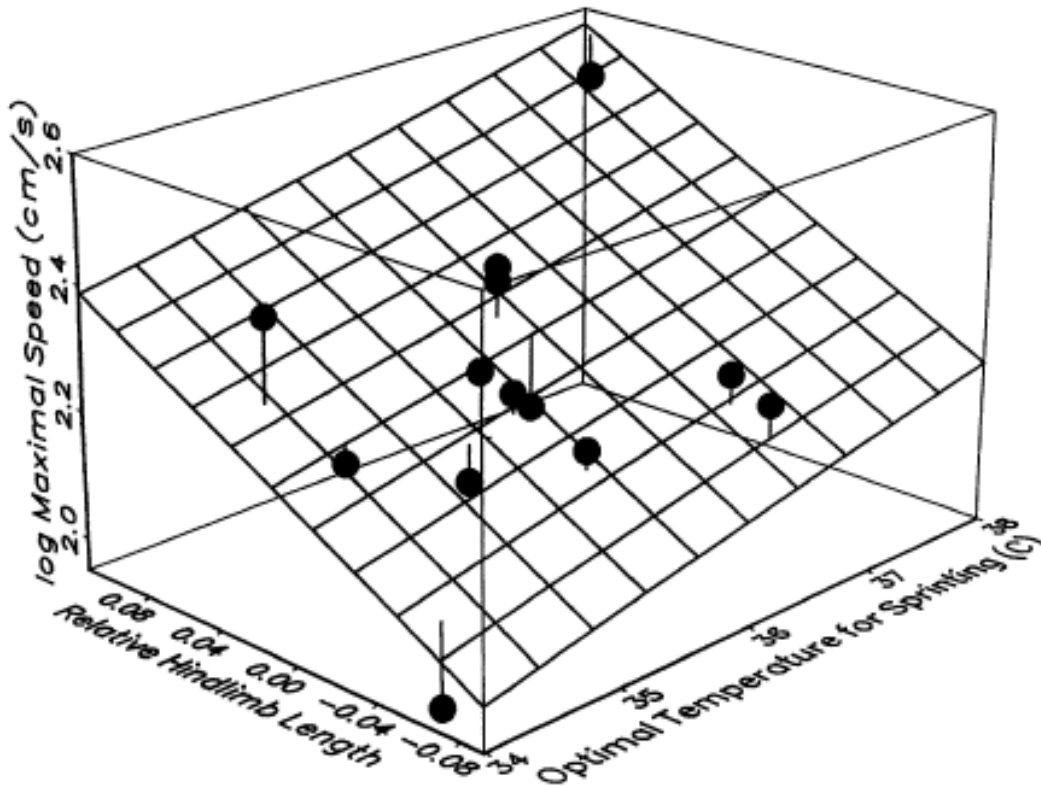
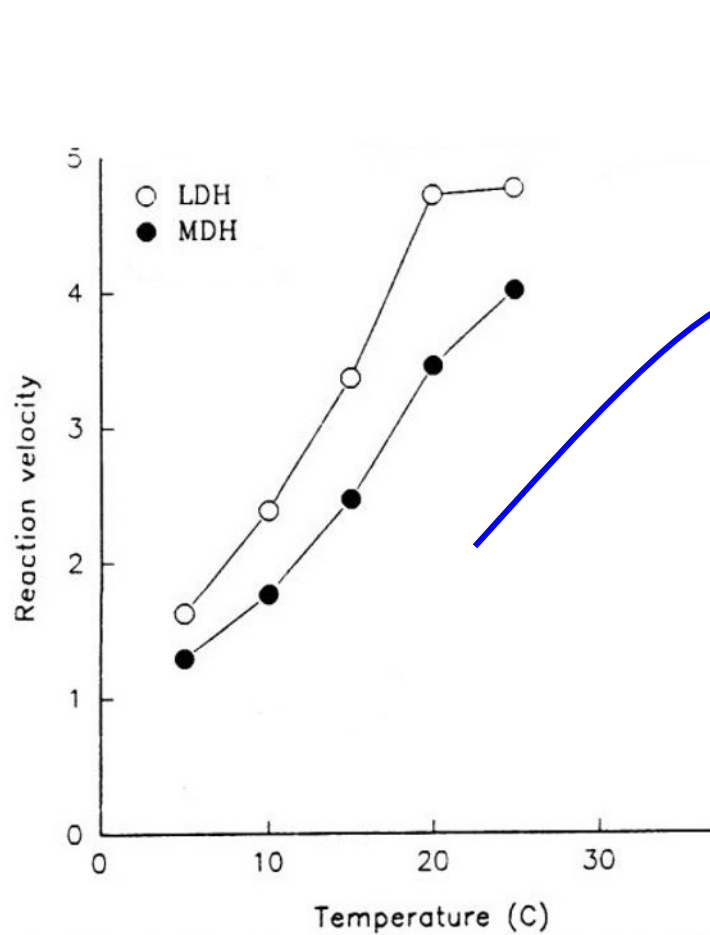


FIG. 4. Scatterplot, with multiple-regression plane, of raw species values showing positive relationships between maximum sprint speed, relative hind-limb length, and the optimal temperature for sprinting (see fig. 3 for independent contrasts path coefficients).

- Respuesta de un individuo a la complejidad térmica del ambiente
- Depende de diversos factores bióticos* y abióticos* (* algunos difíciles de medir directamente)

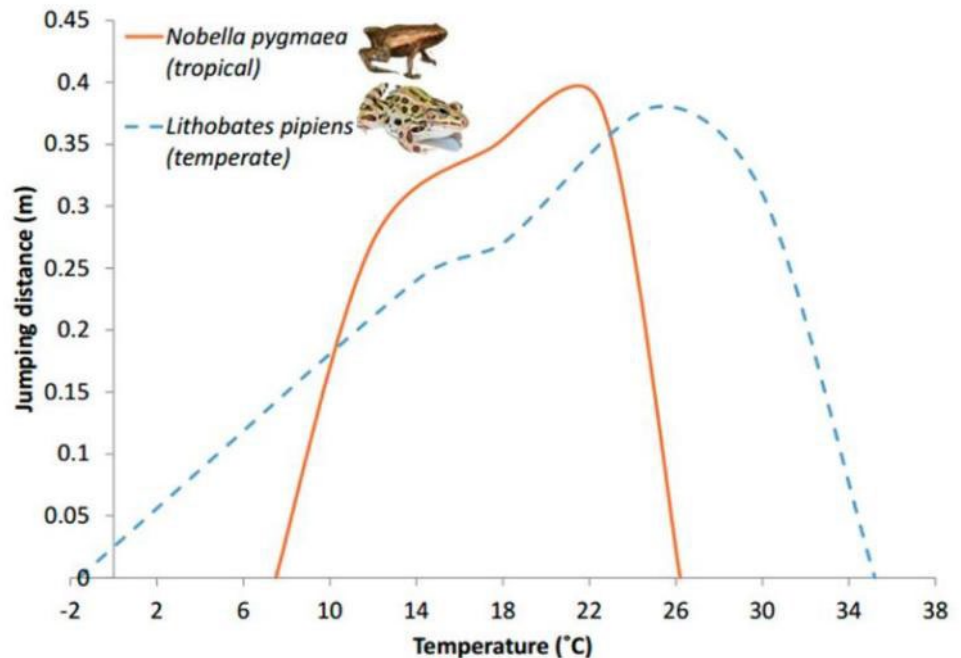
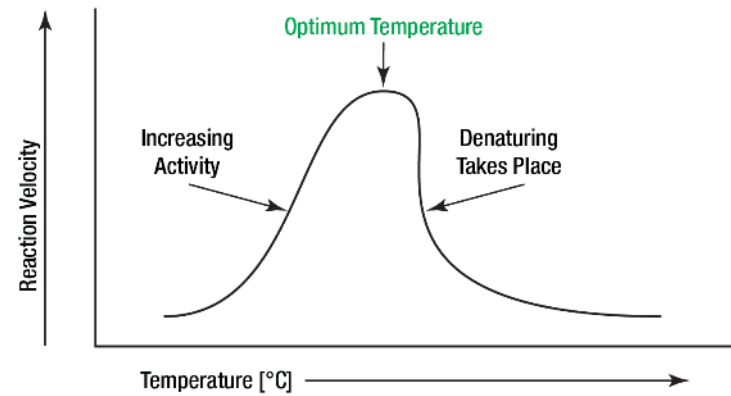
Procesos fisiológicos en ectotermos: dependientes de la temperatura en alguna forma



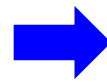
Efecto de la temperatura sobre la velocidad de reacción de dos enzimas metabólicas en anfibios: LDH* y MDH**

* LDH (lactato deshidrogenasa): enzima importante en la transformación de glucosa en energía. Presente en músculos

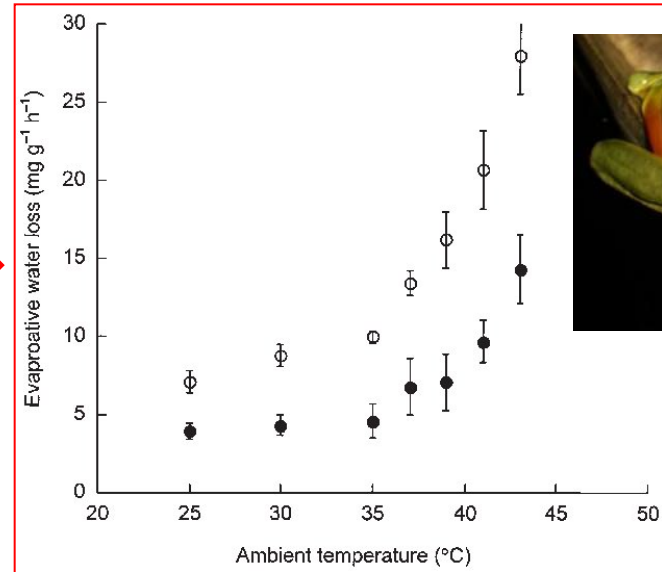
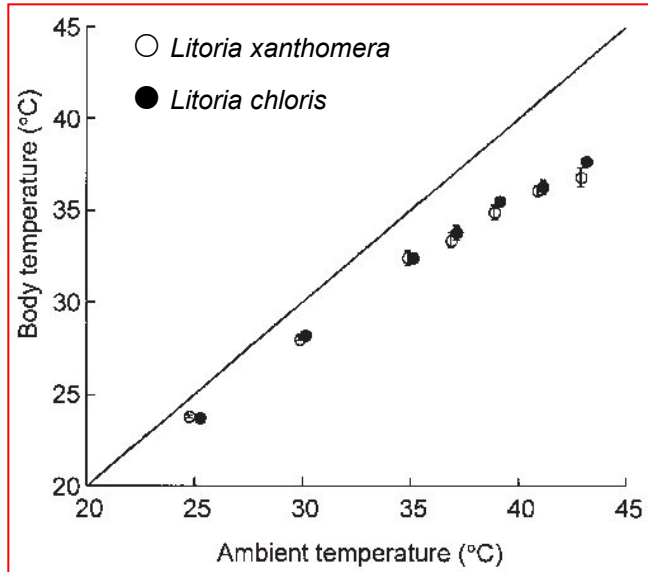
** MDH (malato deshidrogenasa): enzima implicada en el ciclo de Krebs (cataliza la conversión reversible de malato a oxaloacetato un papel crucial en el metabolismo celular)



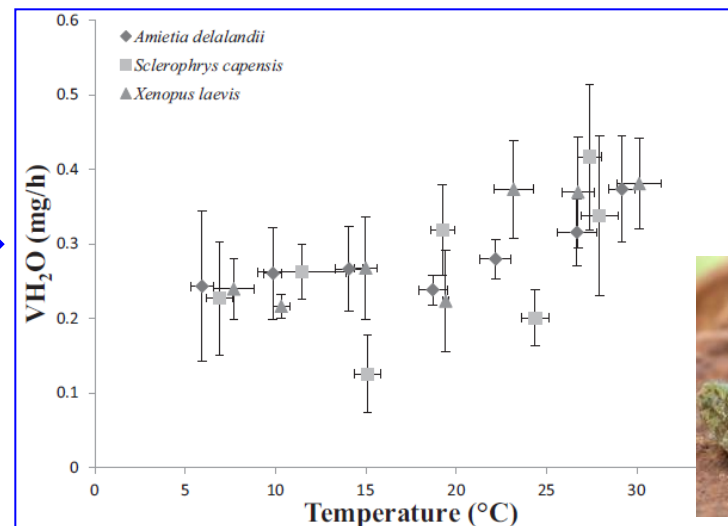
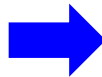
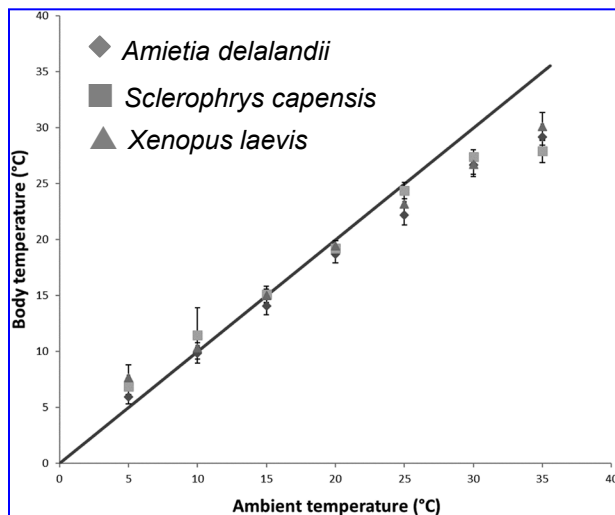
Uno de los procesos mas obvios es el **balance hídrico**, ya que...



↑↑ Tamb. → ↑↑ T_{corporal} → ↑↑ tasa de evapotranspiración (perdida de agua)



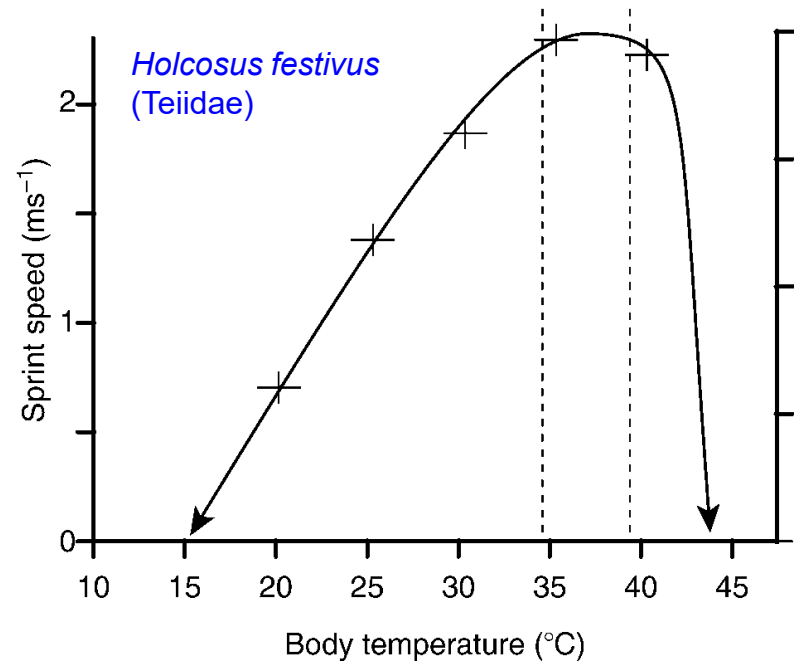
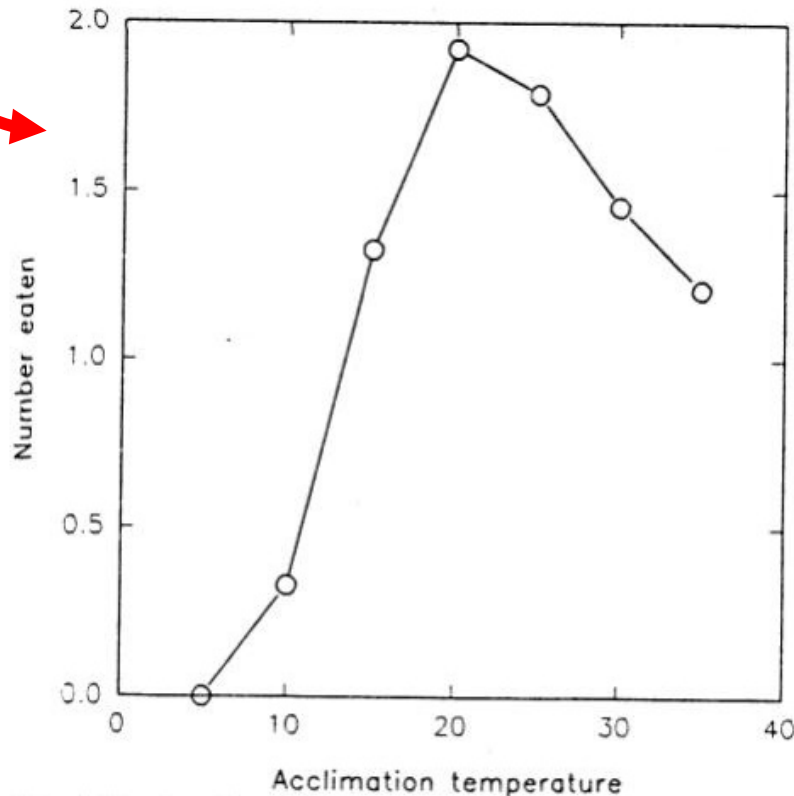
Litoria xanthomera
(Pelodyadidae)



Amietia delalandii
(Pyxicephalidae)



- En reptiles: proceso mas afectado es el comportamiento
- Un reptil frio no es tan activo como un reptil caliente
- El comportamiento de los anfibios también se ve influenciado por la temperatura

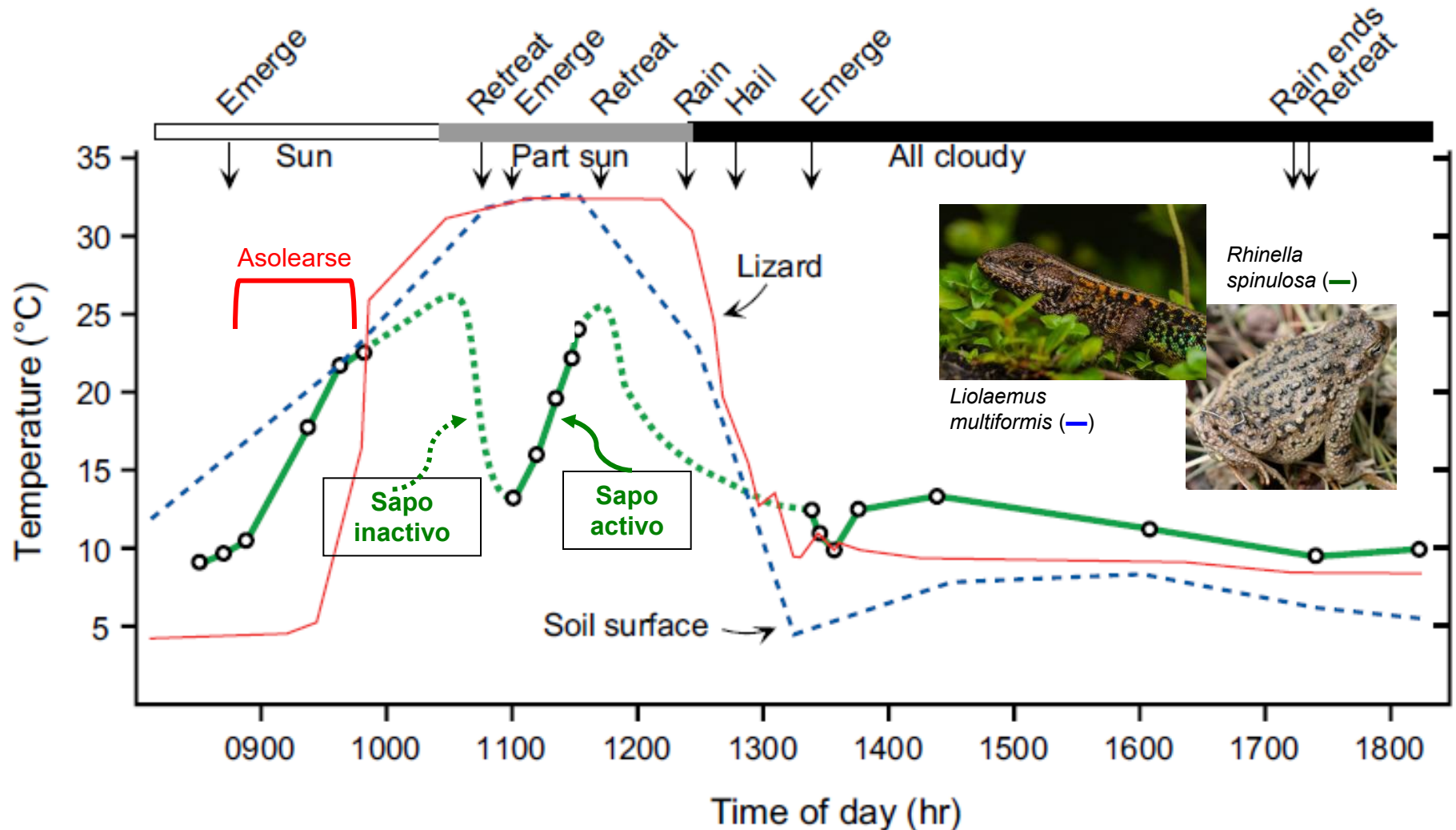


Datos empíricos en *Holcosus festivus* demuestra que el desempeño está limitado por la temperatura

Efecto de temperatura de aclimatación sobre rendimiento de alimentación en sapos. Rendimiento de alimentación = habilidad de captura y comer presas en ensayos de 2 m.

Diferencias entre anfibios/reptiles en respuesta a la temperatura / humedad

- Comparando respuestas comportamentales y termales a la progresión diaria de la temperatura ambiental en altas elevaciones en Perú



Tasas de consumo de oxígeno y los procesos metabólicos son dependientes de la temperatura. **ENTONCES...**

- Todos los procesos vitales son dependientes de la temperatura
 - El reto para un anfibio o reptil es...

Desarrollar las actividades dentro de un rango de térmico que optimice su comportamiento y fisiología sin aumentar el riesgo de morir

- **Relaciones costo/beneficio**
- **Aumentar fitness**

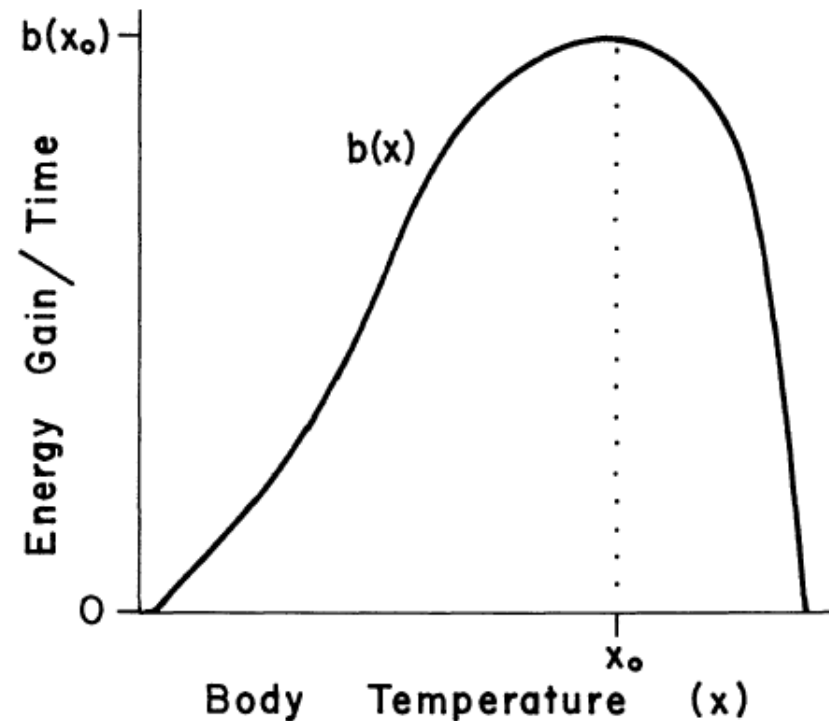
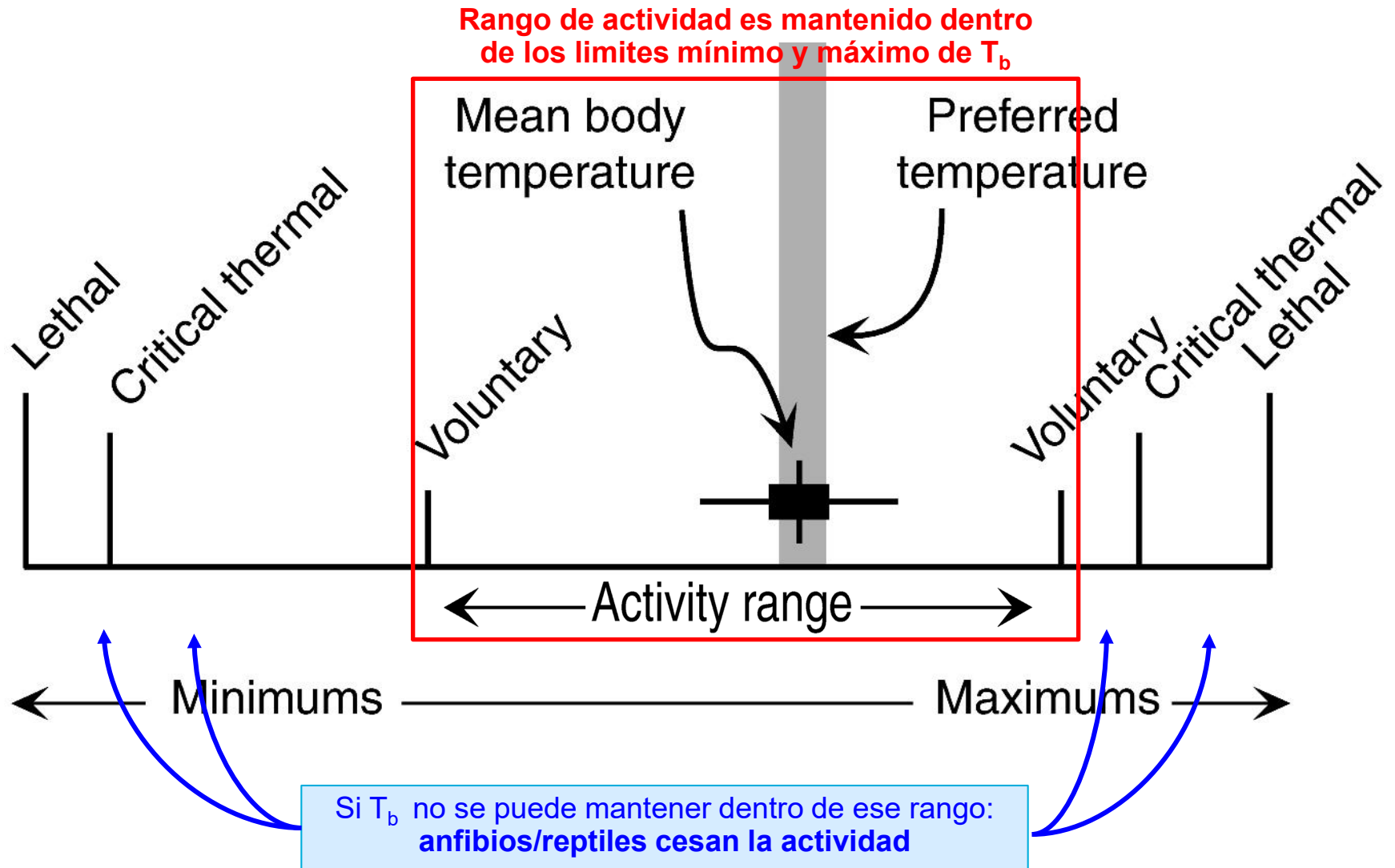


FIG. 1. PHYSIOLOGICAL BENEFIT CURVE
Assumed physiological benefit (energy gained per unit time) to a lizard as a function of body temperature x , where x_0 is the optimal body temperature.

El estudio de la termorregulación en ectotérmos ha crecido desde mediados del siglo XX. Desarrollo de una compleja terminología:

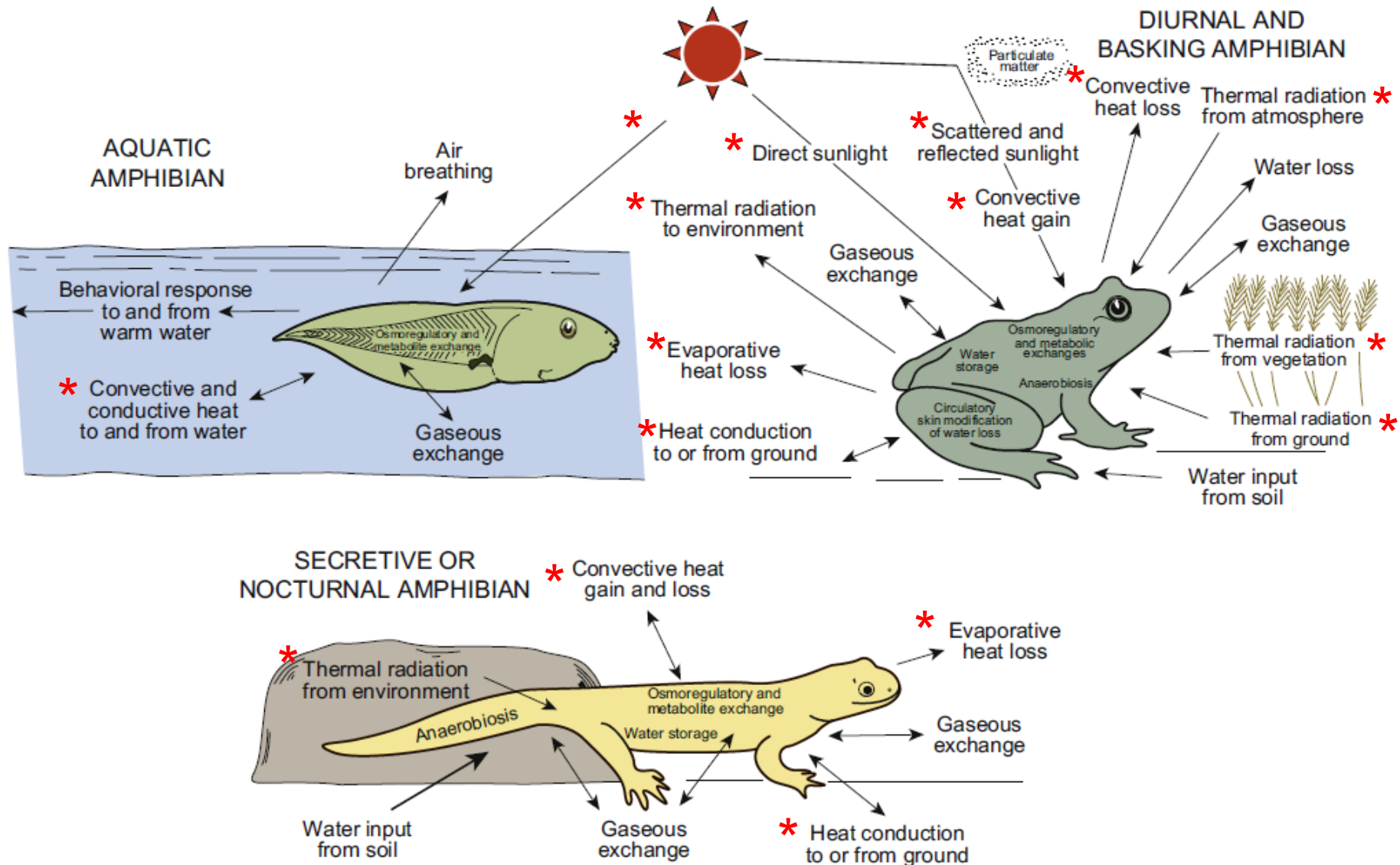
- **Rango de temperatura de actividad:** rango normal de temperaturas en donde ocurre actividad
- **Temperatura promedio de actividad (T_b):** promedio de todas las temperaturas en las que hay actividad
- **Temperatura preferida:** temperatura seleccionada por un animal en un gradiente térmico sin influencia externa
- **Mínimo crítico térmico:** la baja temperatura que produce narcosis por el frío y se inhibe la locomoción y el escape
- **Máximo crítico térmico:** la temperatura alta donde el animal pierde control de la locomoción y no hay reacción de escape
- **Poiquilotermita:** amplia variación en T_b en respuesta a la T_{amb}
- **Homeotermita:** T_b constante, aun con grandes variaciones ambientales
- **Ectotermita:** condición en la que el ambiente es la fuente de calor corporal
- **Endotermita:** condición en la que se produce calor metabólicamente
- **Punto de ajuste:** temperatura en la cual se empieza a termorregular
- **Heliotermita:** se gana calor asoleándose
- **Tigmotermita:** se gana calor por conducción a partir de superficies calientes
- **Aclimatación:** compensación funcional en periodos cortos debido a un cambio ambiental experimentalmente inducido
- **Termorregulación:** mantenimiento de una T_b constante, aunque la T_{amb} varíe
- **Conformidad termal:** T_b varia directamente con la T_{amb} ; sin esfuerzo por termorregular (**termoconforme**)
- **Mínimo y máximo voluntario:** temperatura mas baja y mas alta tolerada voluntariamente

Bajo condiciones de actividad normal



Termorregulación: Intercambio de calor con el ambiente

* Sucede vía radiación, convección y conducción



Un ectotermo terrestre o arbóreo:

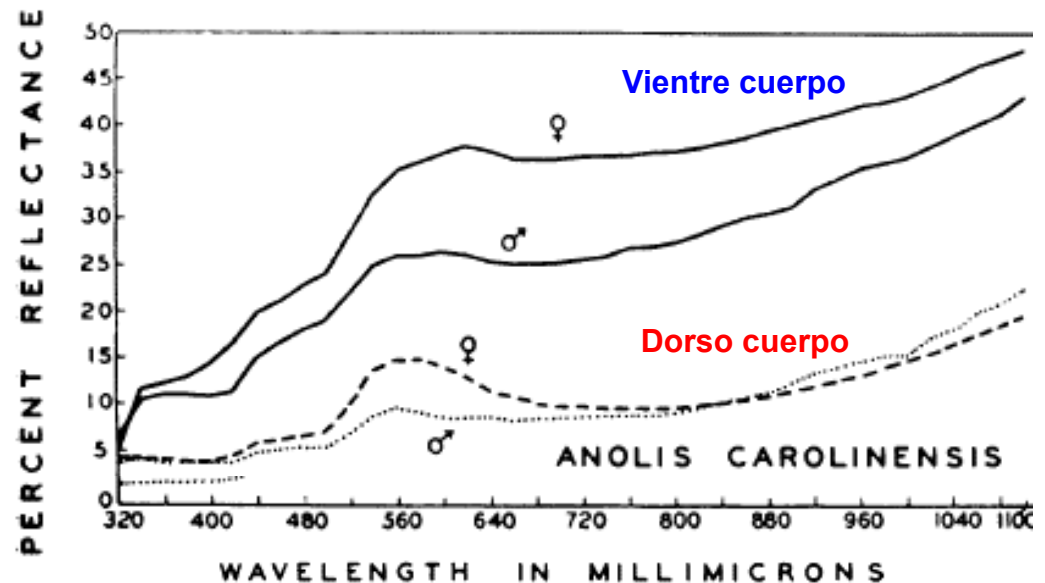
- **Recibe energía radiante directamente del sol o indirectamente por radiación reflejada**
 - Calor recibido del substrato y el aire
 - Los objetos que reciben la luz solar directamente reflejan y absorben la energía radiante de variadas maneras
 - La energía absorbida se convierte en calor
- **Ningún objeto natural absorbe o irradia totalmente la energía solar**
 - Todos los organismos tienen una mezcla de superficies absorbentes y reflectantes
 - La naturaleza absorbente y reflectiva puede variar por medio del cambio de color
 - Superficies oscuras son absorbentes y las superficies claras son reflectivas

Características también varían entre sexos y la posición de las superficies



Anolis carolinensis (Anolidae)

Variación de la reflectancia
intrapoblacional en *Anolis carolinensis*



Mecanismos de termorregulación

Temperatura: influencia significativa sobre la fisiología, ecología e historia de vida de ectotérmos

- Temperatura ambiental (operativa) es fluctuante

Diferentes mecanismos para controlar la temperatura corporal (**termorregular**) y mantenerla relativamente constante:

- Morfológicos
- Comportamentales
- Fisiológicos

Heliotermia: depender principalmente del sol (**radiación directa**) para elevar T_b



↔
Intercambio
entre
mecanismos
depende de
condiciones
ambientales
actuales

Tigmotermia: depender de la **conducción** de calor a partir del sustrato

Cleptotermia: “robarse” calor entre individuos en grupos

Termoconformes: temperatura corporal varia en función de la variación ambiental

Helioterminia

Mecanismo más común en reptiles que anfibios

- Relacionado con la diferencial en la tasa de pérdida de agua por evaporación de la humedad en el integumento

Costos...

- Pérdida de agua corporal
- Exposición a depredadores
- Buscar agua para suplir pérdidas
- Buscar sitios donde haya mayor incidencia de radiación directa para elevar T_b para alcanzar niveles óptimos

Variación de los costos dependiendo del tamaño corporal

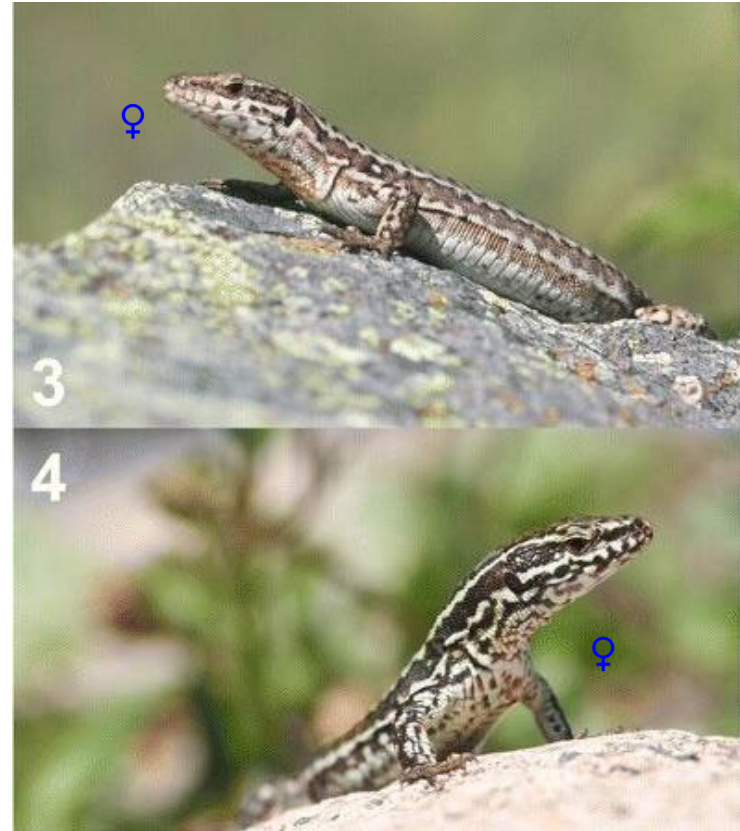
- En especies diurnas
 - Especies grandes tienen menor riesgo de depredación (aunque pasan menos tiempo asoleándose)
- Camuflaje como una estrategia para reducir presión de depredación

Variación de los costos dependiendo del horario de actividad

- En especies diurnas
 - Se asolean exponiéndose
- En especies nocturnas
 - Se “asolean” en sitios ocultos que reciben radiación directa

 Principalmente tigotermos

Asolearse (“basking”)



Macho y hembra de *Podarcis muralis* (Lacertidae) asoleándose (*basking*). Adopción de diferentes posturas

Pérez i de Lanuza et al. (2016), Thermal dependence of signalling: do polymorphic wall lizards compensate for morph-specific differences in conspicuousness? Behav. Ecol. Sociobiol. 70, 1151–1159

Postura corporal para termorregular

Cabeza sobre el sustrato o levantada, pecho y abdomen presionado contra el sustrato)



Cabeza y pecho levantados, abdomen presionado contra el sustrato



Cabeza, pecho y abdomen levantados sobre el sustrato



Orientación corporal para termorregular

De espalda al sol



De frente hacia el sol



Cuerpo paralelo a los rayos del sol



Phymaturus palluma (Liolaemidae; Andes cono sur)

En áreas abiertas /
hábitats soleados

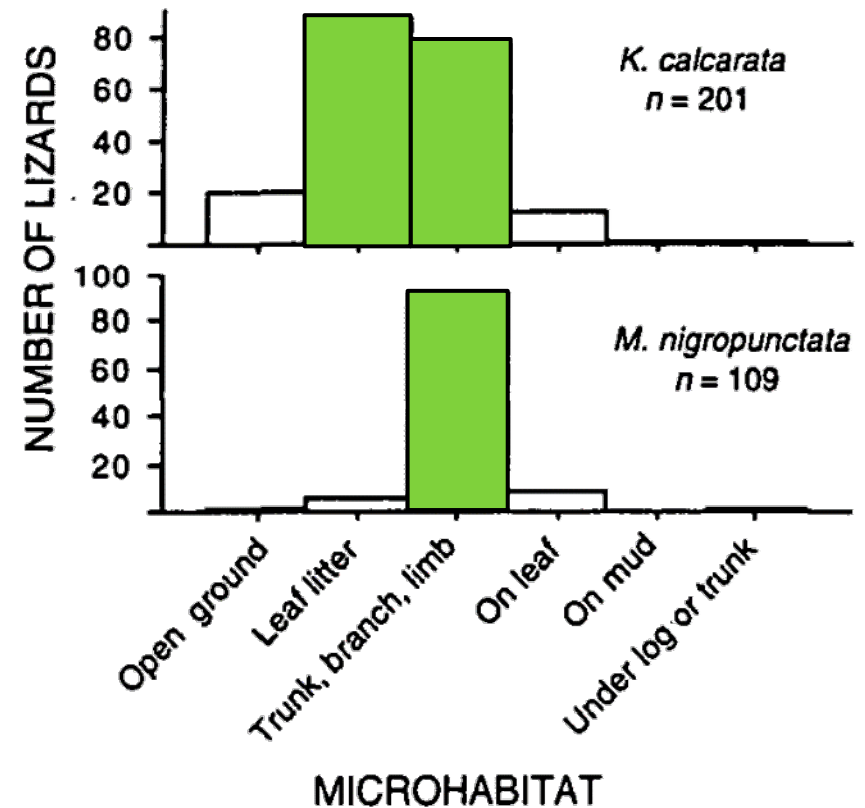
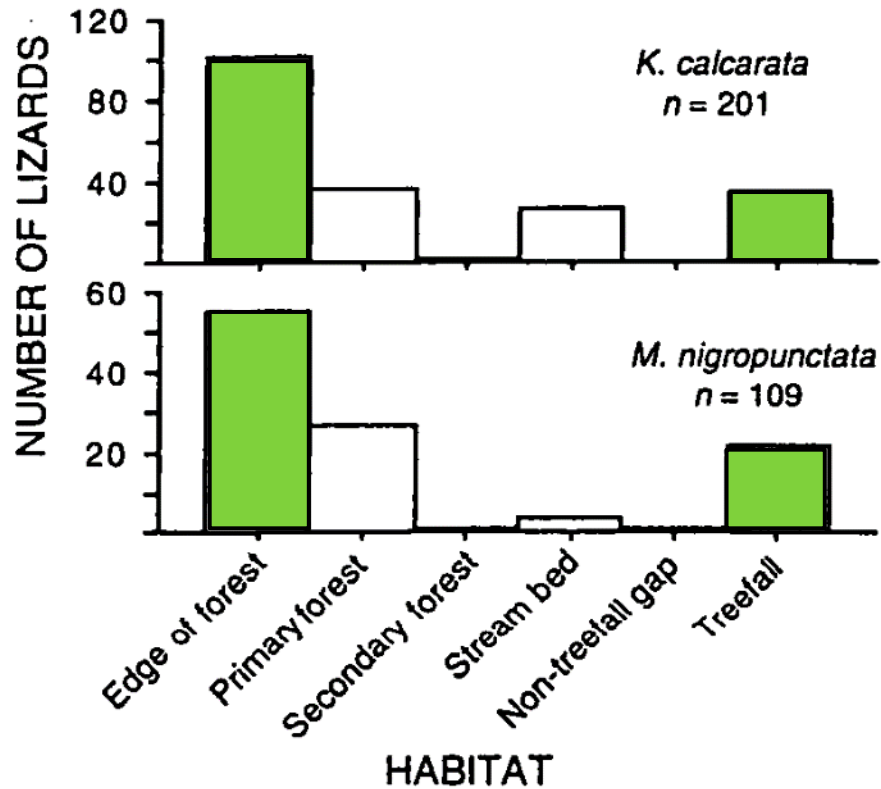


Kentropyx calcarata (Teiidae)

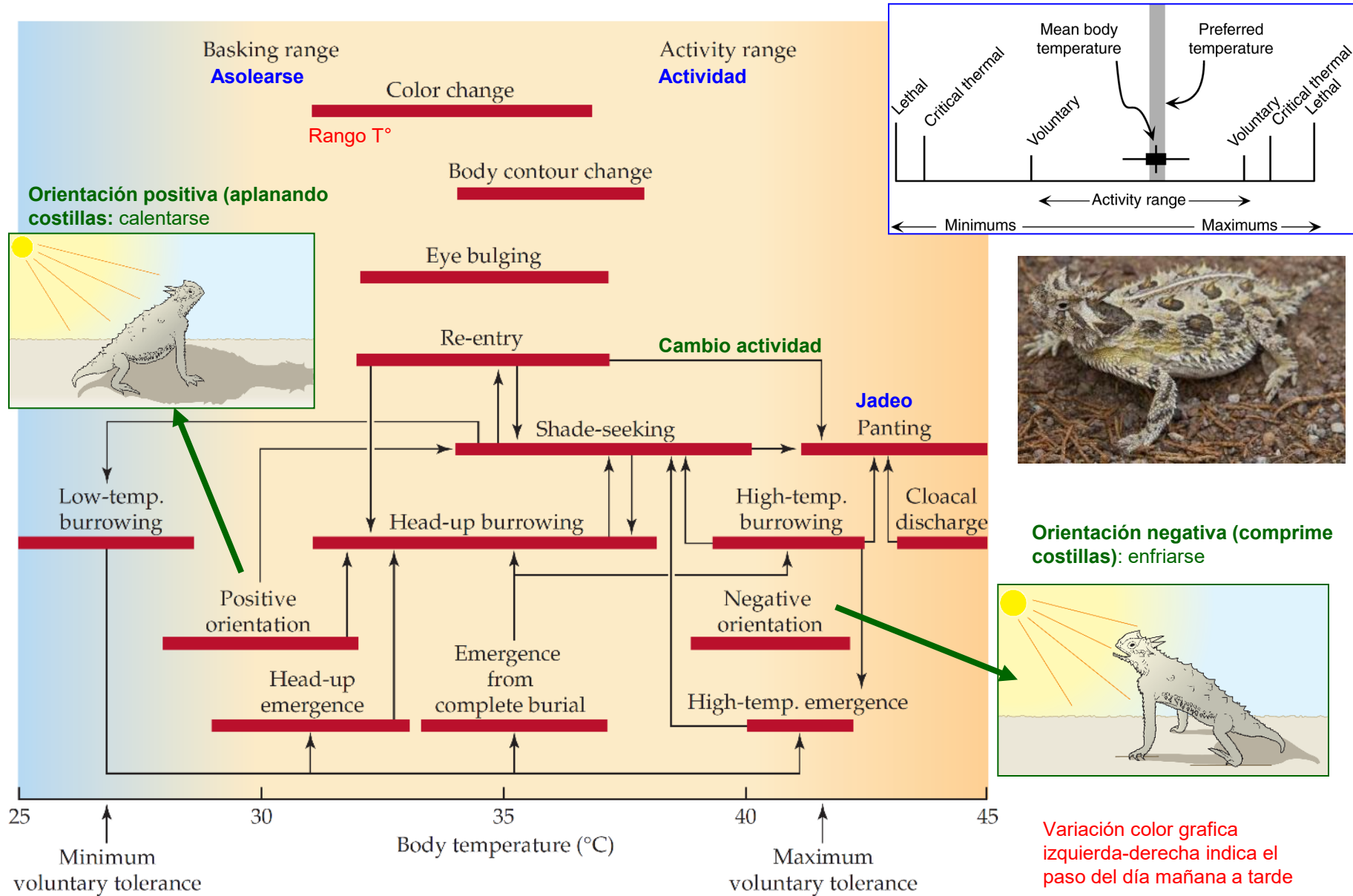
Habitantes de hojarasca



Mabuya nigropunctata (Scincidae)



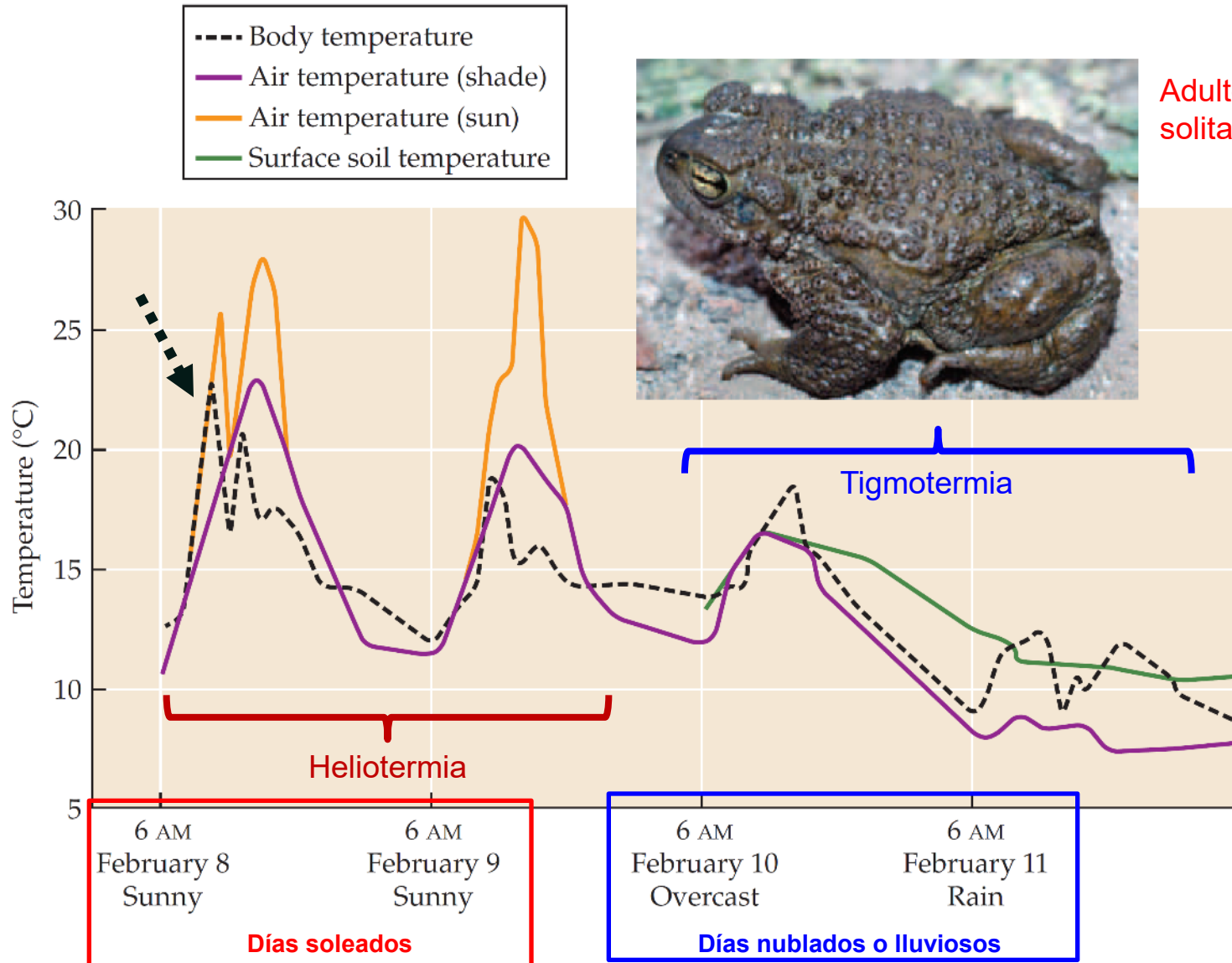
Termorregulación (comportamiento ⇌ fisiología) en *Phrynosoma cornutum* (vía heliotermia)



Heliotermia en anuros (termorregulación comportamental)

Rhinella spinulosa (altiplano andino chileno, argentino, peruano y boliviano; 3000-3500 m)

Combina tigmotermia y heliotermia



Rhinella spinulosa (altiplano andino chileno, argentino, peruano y boliviano)

Metamorfos gregarios

Beneficios: protección e incremento de tasa de crecimiento



24.2°C

29.7°C

29.8°C

Temperatura
individuos
agregados

27.3°C

31.0°C

**Heliotermia y
gregacionismo
en anuros**
(termorregulación
comportamental)

Comportamiento
varia de la
mañana hacia el
mediodía

25.3°C

25.0°C

19.9°C

26.5°C

23.2°C

Temperatura individuos solitarios

Exposición al sol: evitar desecación vía enfriamiento evaporativo

Dryophytes arenicolor
(Arizona, USA)



Bokermannohyla alvarengai
(Brasil)



Litoria meiriana
(Australia)



Descansa en el día sobre rocas
lejos de quebradas, expuesta al sol

Descansa en el día sobre rocas
lejos de quebradas, expuesta al sol

Forrajea en el
día sobre rocas



Thamnophys cyrtopsis

Comportamiento promovido por presión de
depredación (= **reducción de riesgo al evitar
depredadores en ambientes muy calientes**)

Tigmotermia (depende de la conducci3n de calor)

Especies con limitado acceso a radiación solar

Un **ectotermo fosorial** ganar calor por:

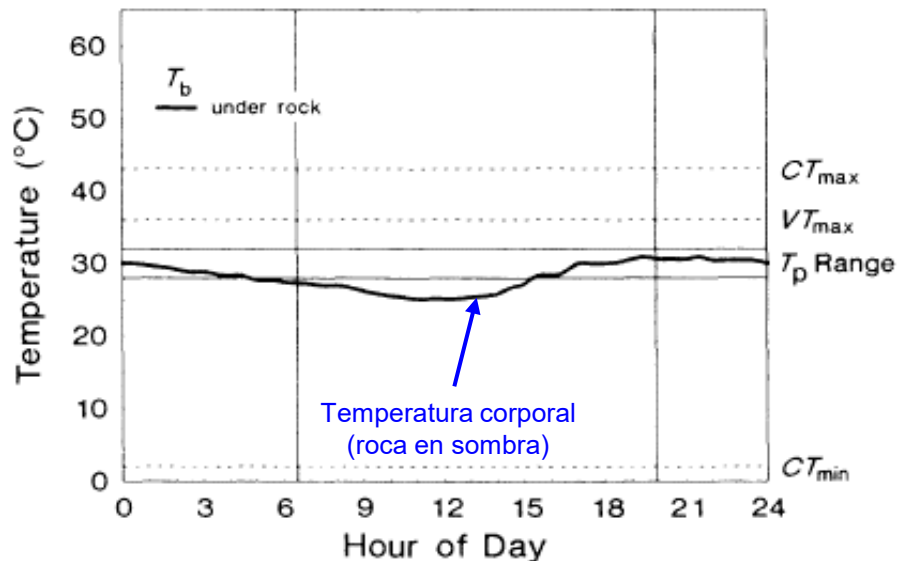
- Conducción
- Entrar en contacto con superficie inferior de los objetos expuestos directamente a la luz solar



Thamnophis elegans

b)

11-12 July 1985

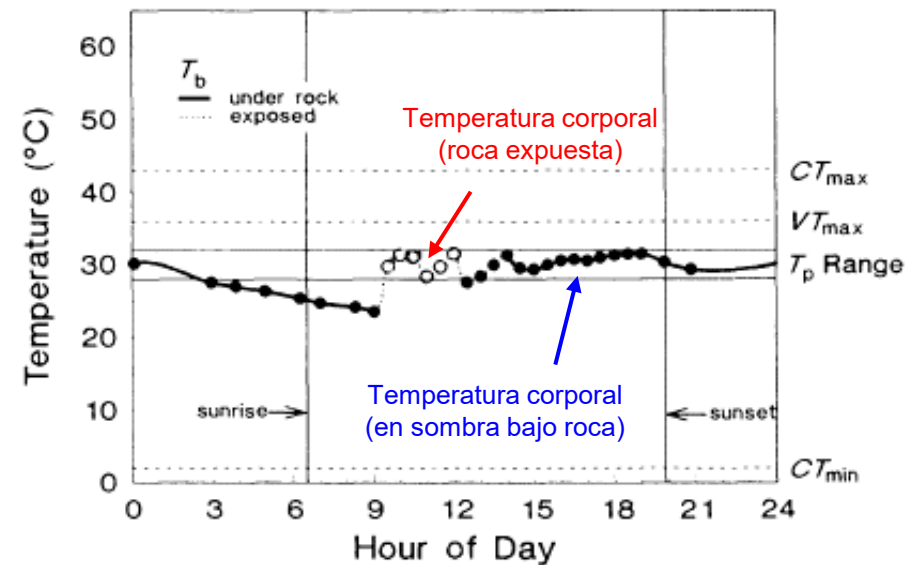


CT: temperatura critica T_p : temperatura preferida

VT: temperatura voluntaria T_b : temperatura corporal

a) *Thamnophis elegans* gravida

a)

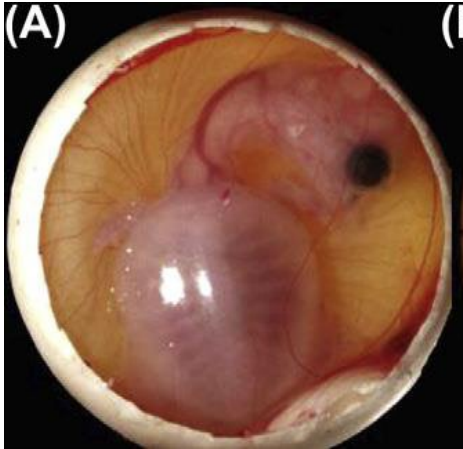


O: temperatura corporal al exponerse en la superficie

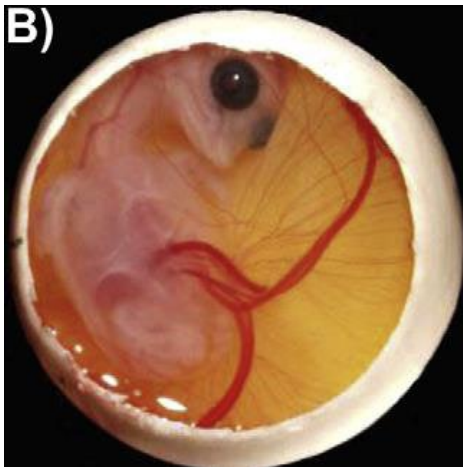
●: temperatura corporal bajo una roca

Movimiento en embriones de reptiles

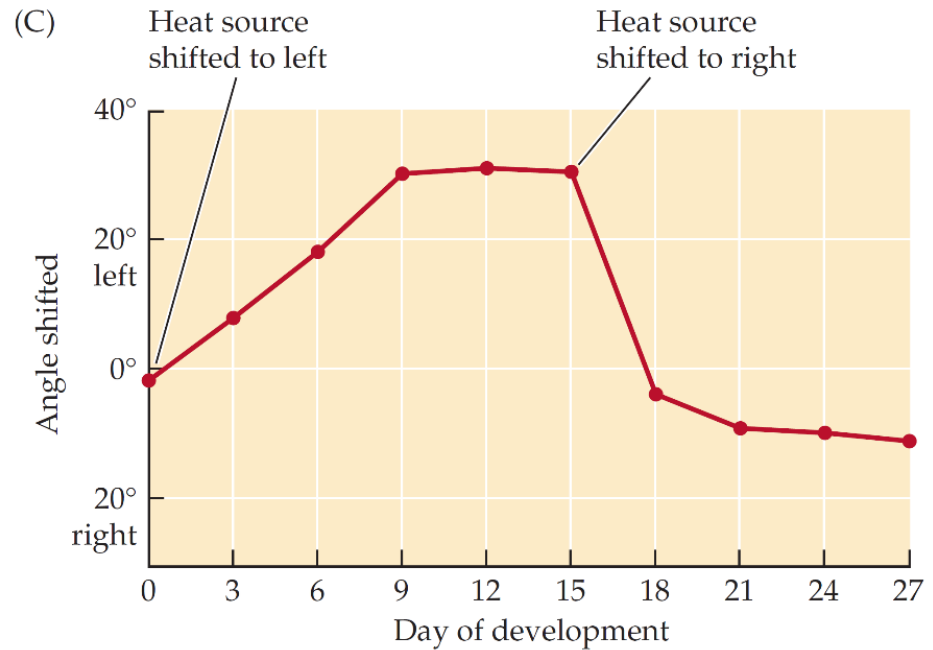
Pelodiscus sinensis



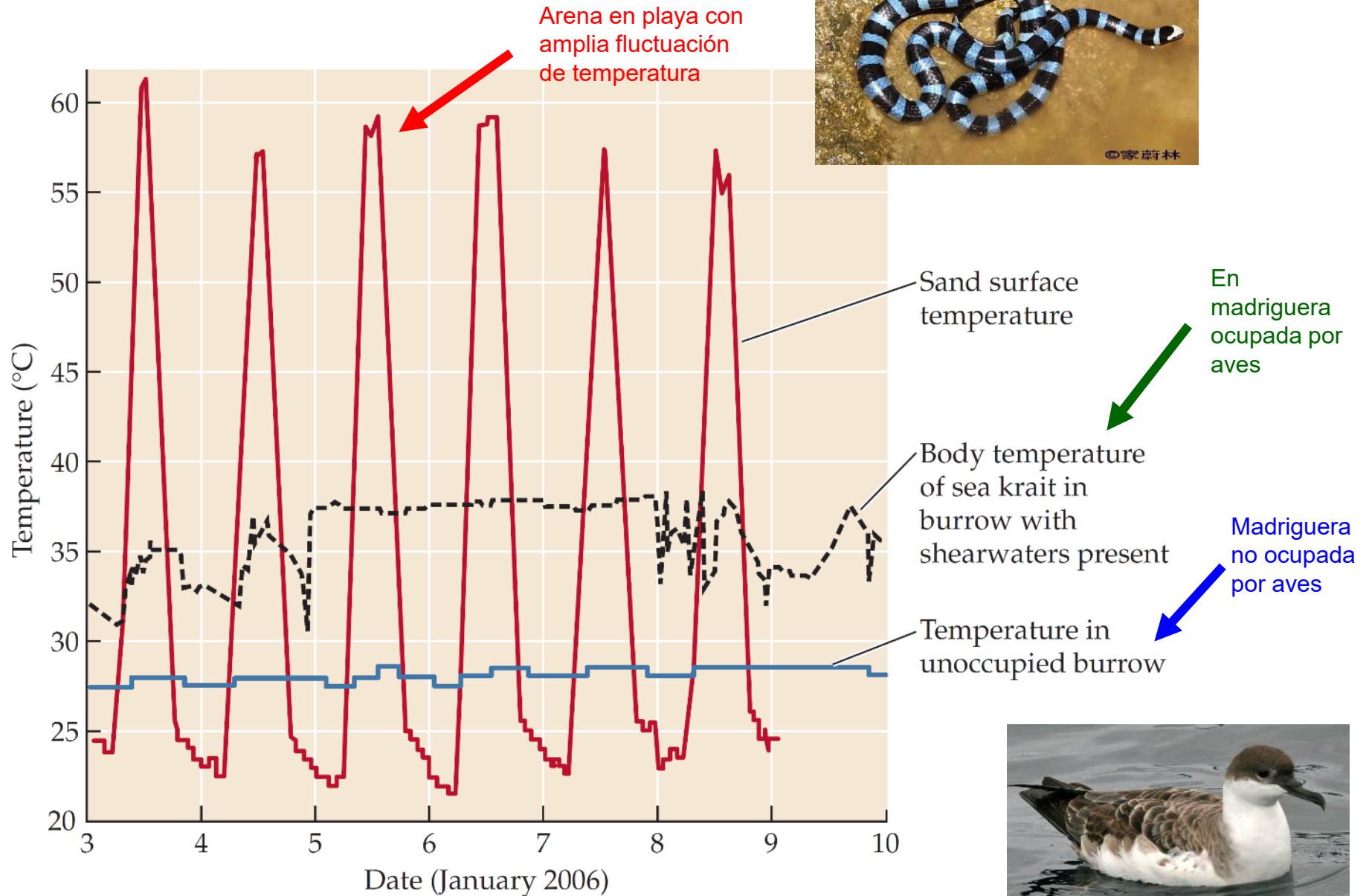
Embrión direccionado hacia arriba cuando la fuente de calor viene desde arriba



Embrión direccionado hacia la izquierda donde está la fuente de calor



Cleptothermia



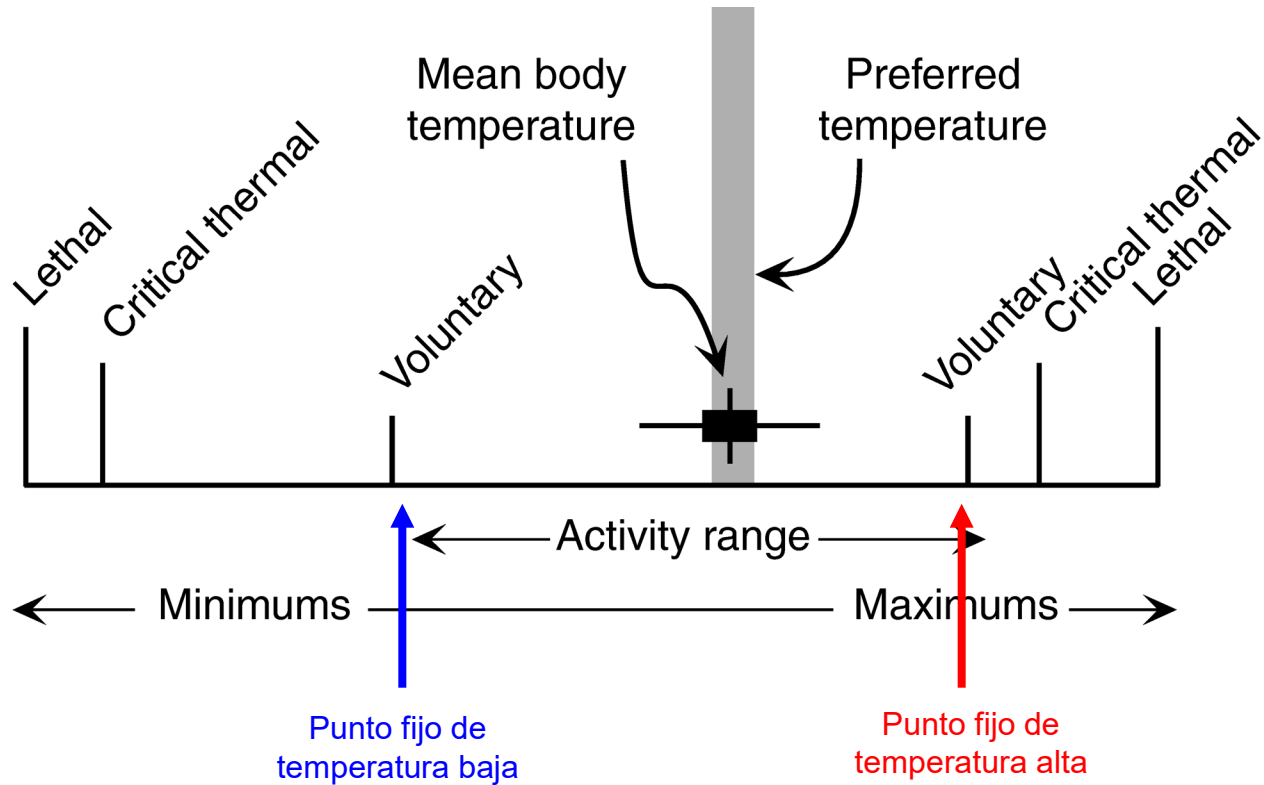
Laticauda laticauda



Todos los animales tienen un punto de ajuste (regulado por el hipotálamo –núcleo preóptico)

- Es un **termostato** que le dice al animal que debe comenzar a termorregular
 - En endotérmos: la respuesta es fisiológica y se inicia o se para la producción de calor metabólico
- En ectotérmos: la respuesta es comportamental (en menor grado es fisiológica)
 - El animal se mueve, cambia de orientación o de postura para ganar o perder calor
 - En anfibios, por medio de la evapotranspiración (perdida de agua) → enfriamiento del integumento
 - Solo si hay acceso fácil a fuentes hídricas para evitar la desecación

Hipotálamo determina los comportamientos



Temperatura del hipotálamo

Bajo punto fijo temp. baja

Sobre punto fijo temp. alta

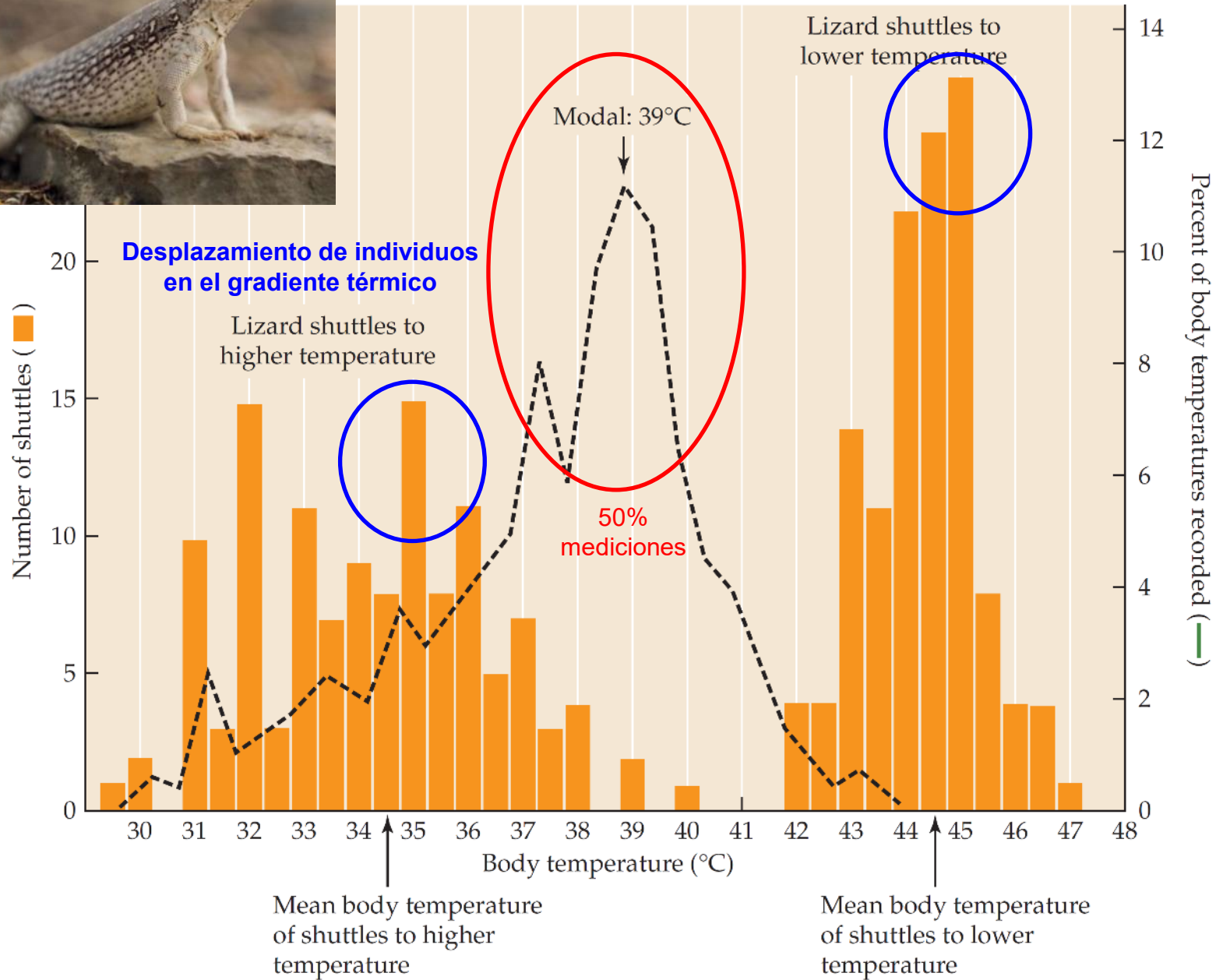
Ajustes
comportamiento
y fisiológico

Exponerse al sol; oscurecerse;
orientación positiva

Ocultarse; aclararse;
orientación negativa

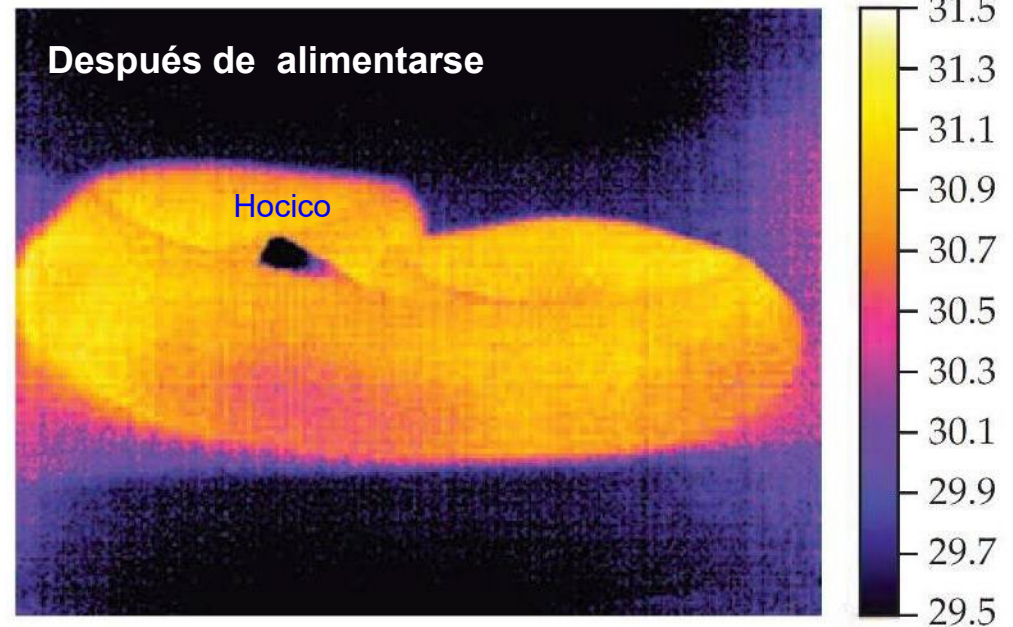
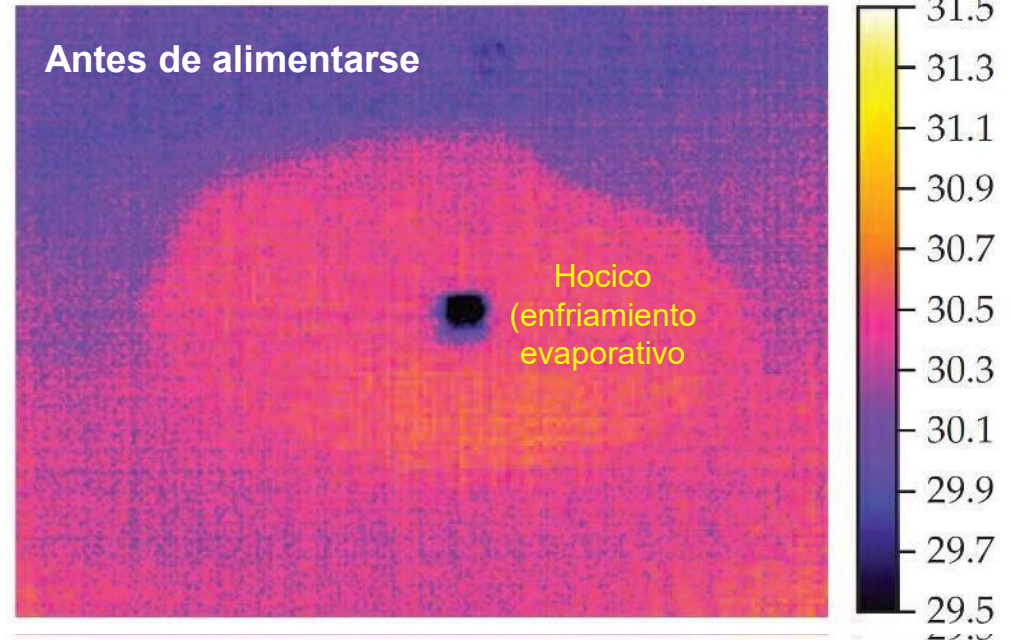


Dipsosaurus dorsalis (Iguanidae)

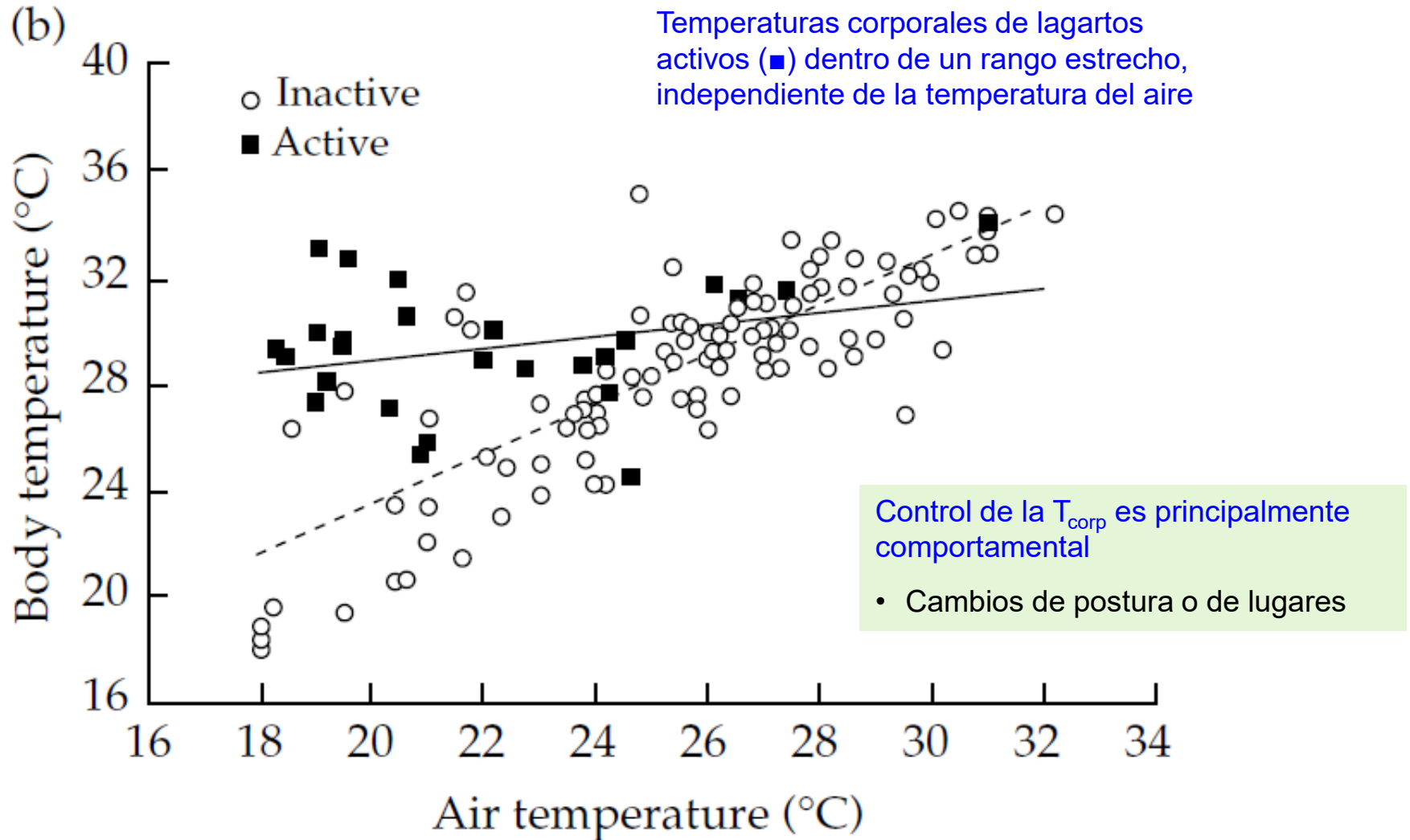


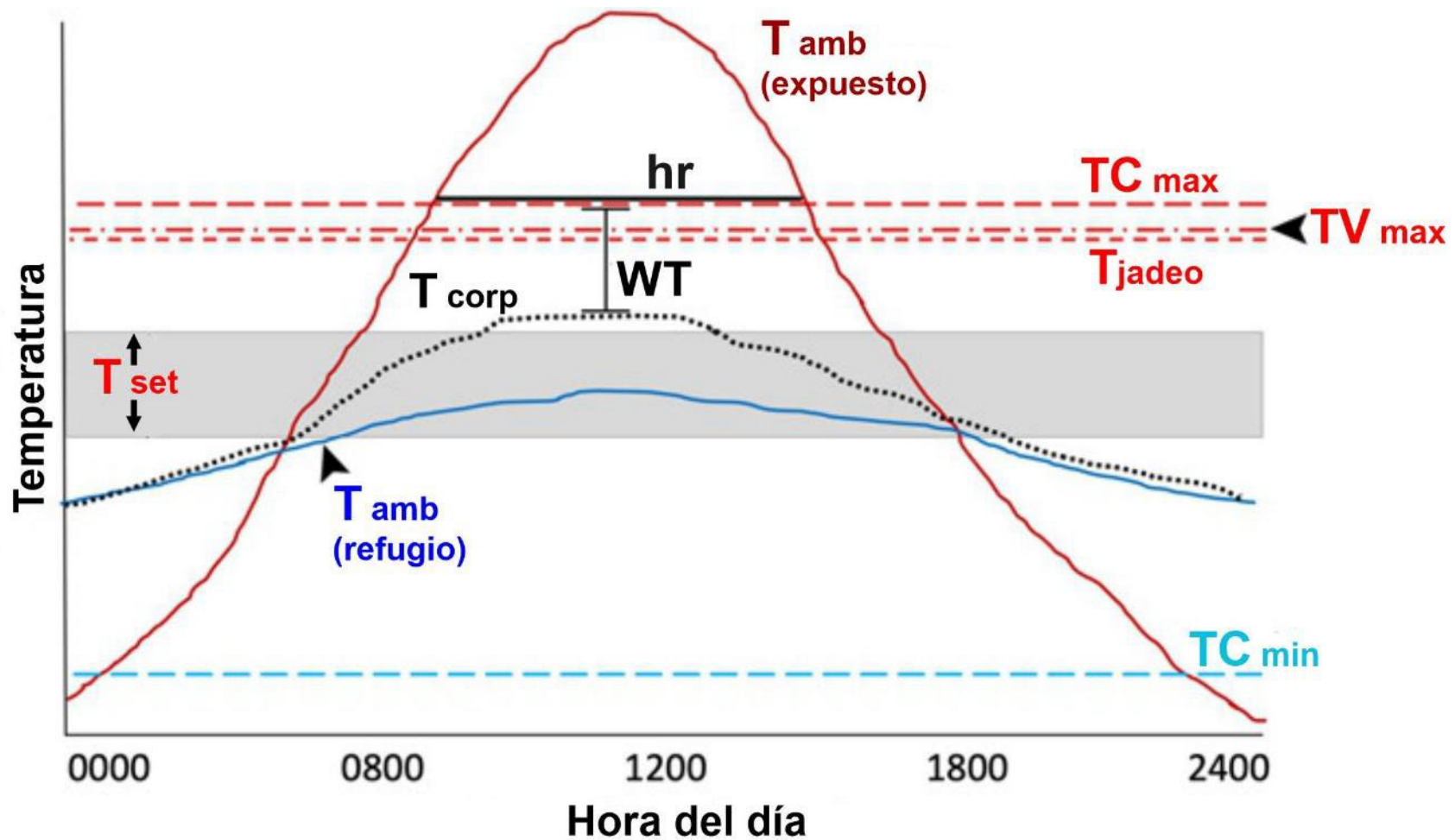
Termogénesis digestiva

Serpiente cascabel (*Crotalus*): aumento de la temperatura corporal después de alimentarse



Mayoría de especies controlan su temperatura corporal dentro de **rangos** relativamente estrechos mientras están activos



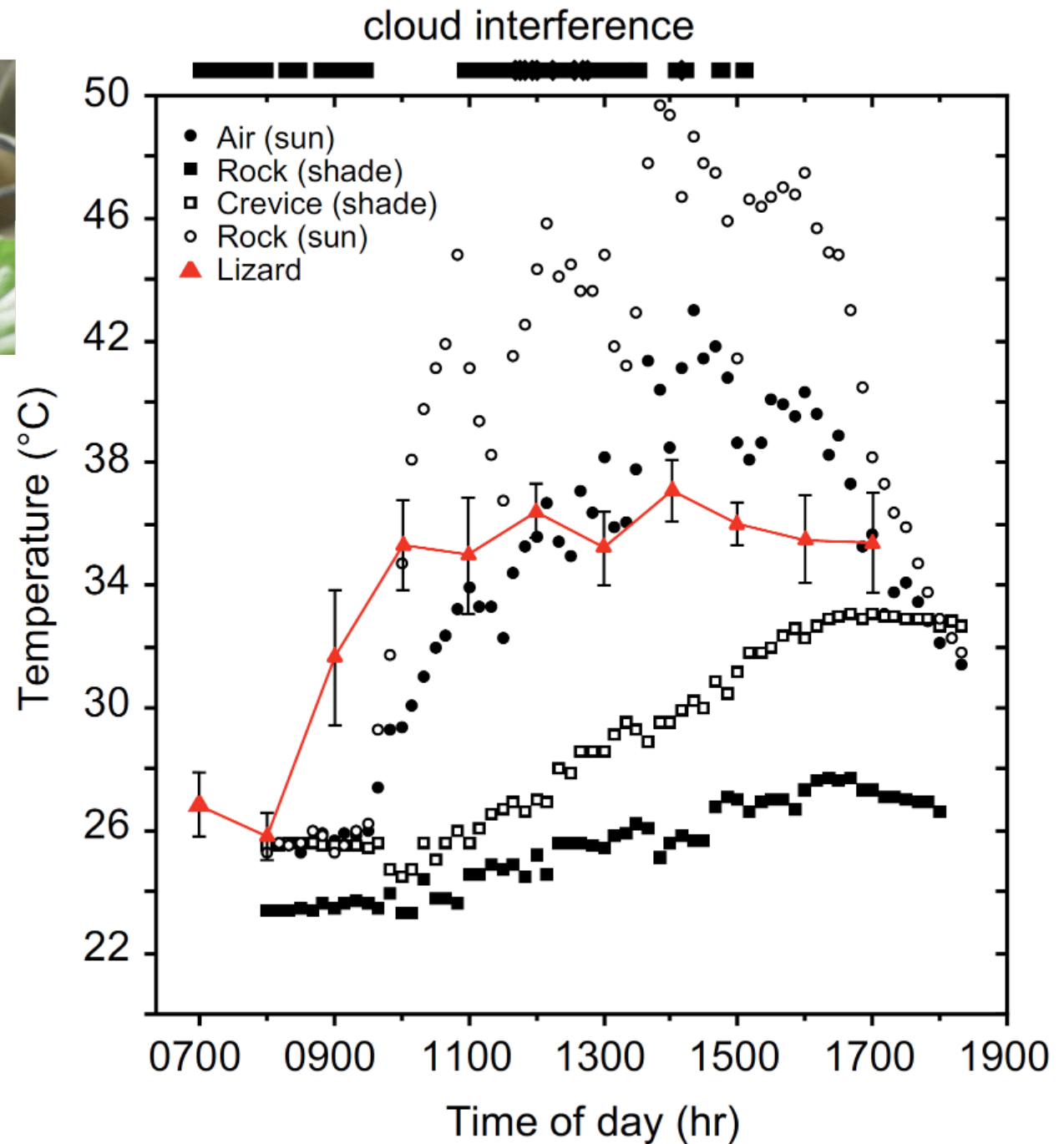


- **T_{corp}** : temperatura corporal
- **TC_{max} / min** : temperatura crítica máxima y mínima
- **TV_{max}** : temperatura máxima voluntaria

- **T_{set}** : rango de temperaturas corporales preferidas
- **$T_{amb} \text{ (expuesto/refugio)}$** : **temperaturas ambientales operativas** en ambientes expuestos y en refugio
- **T_{jadeo}** : umbral de jadeo
- **hr** : horas de restricción (momento en el cual un animal no puede mantenerse en un determinado microhábitat; e.g. expuesto)
- **WT** : tolerancia al calentamiento ($TC_{max} - T_{corp}$)



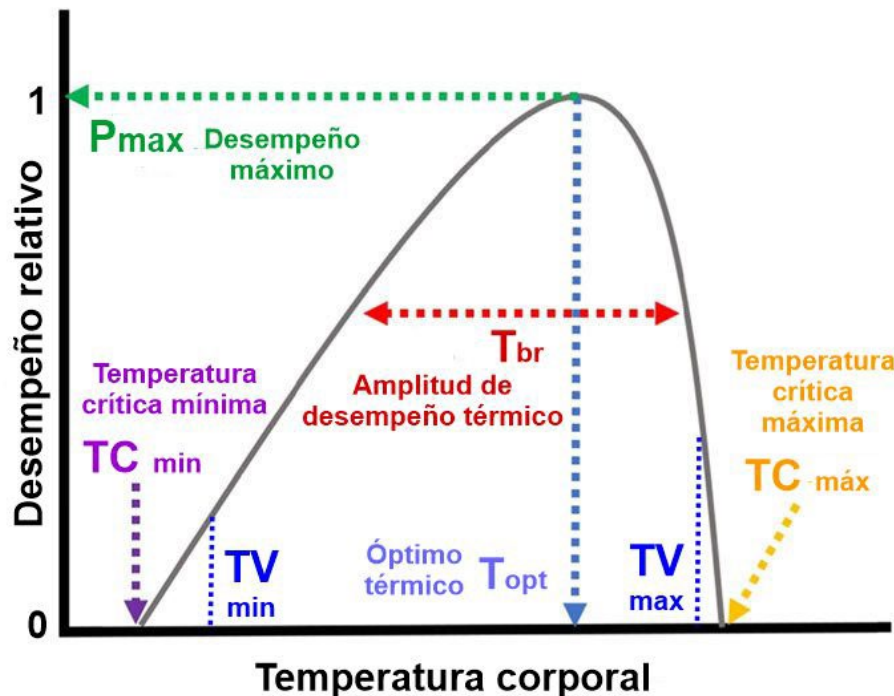
Vitt et al. 1996. Behavioural ecology of *Tropidurus hispidus* on isolated rock outcrops in Amazonia. J. Trop. Ecol. 12: 81-101



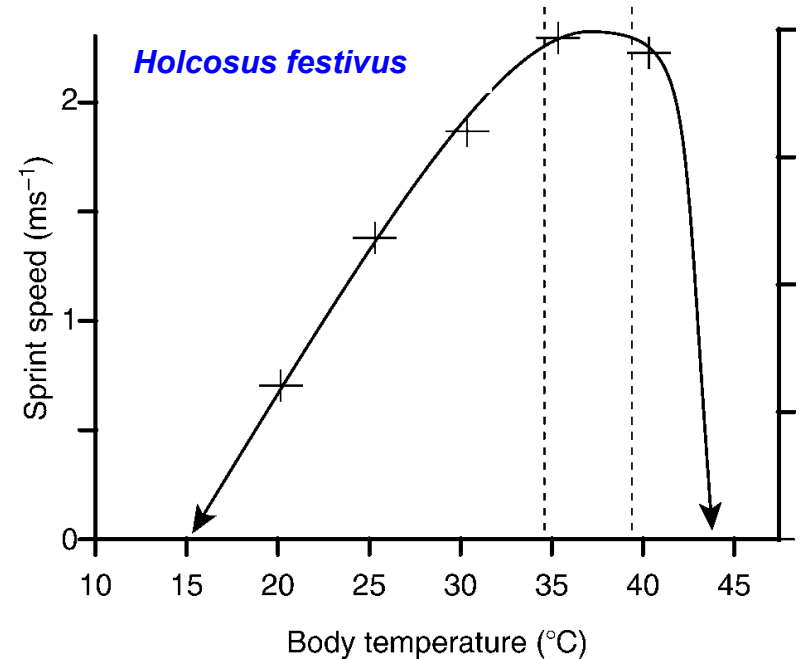
Temperatura y desempeño

Mayoría de anfibios y reptiles: control de la temperatura corporal, cuando es posible, porque mayoría de procesos vitales* varían con la temperatura

* Procesos afinados por selección natural a un optimo dentro del **rango** de actividad de una especie



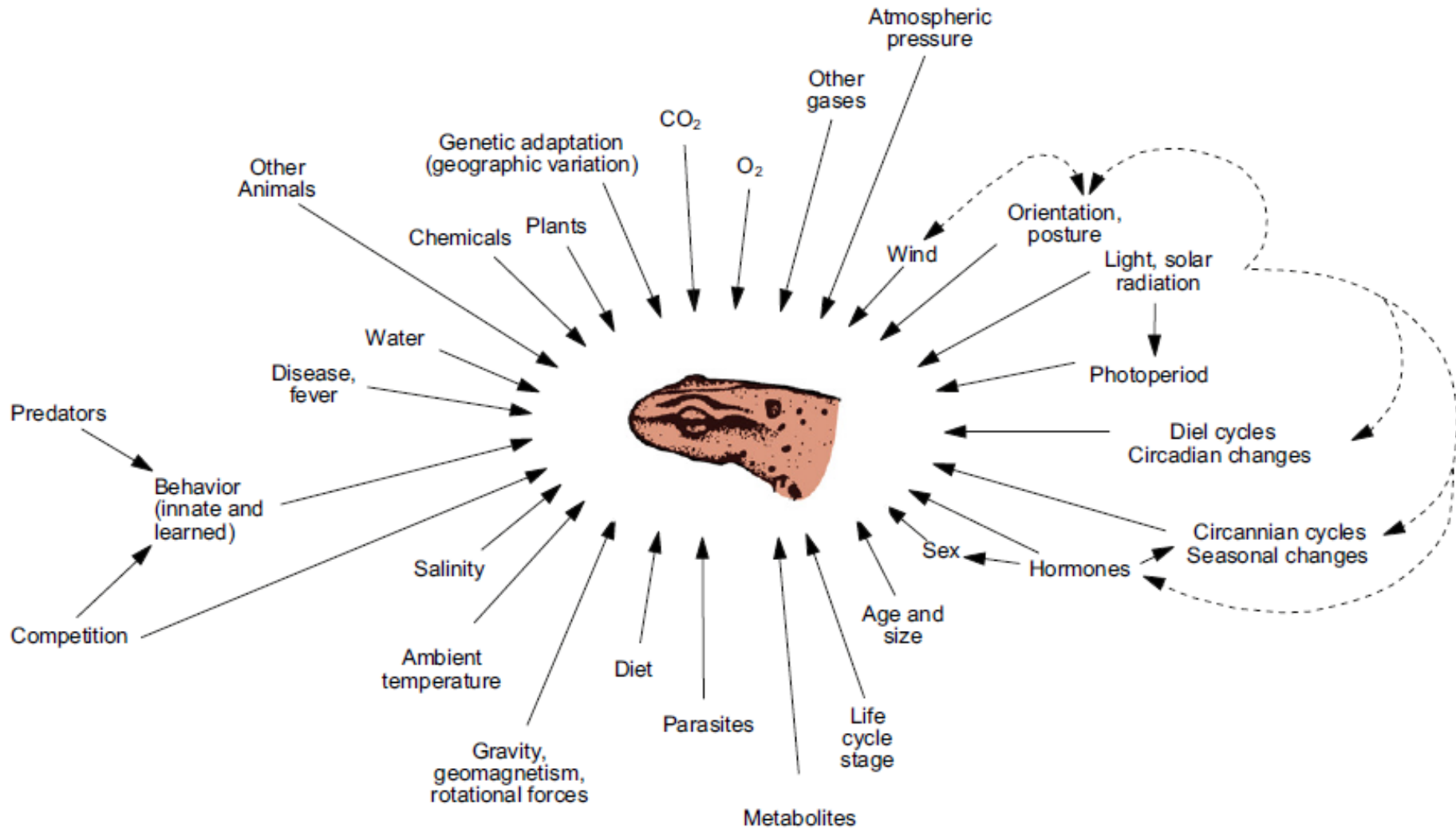
Curva de desempeño térmico en ectotermos (valores combinados de 5 características de desempeño térmico)



Datos empíricos en *Holcosus festivus* demuestra que el desempeño está limitado por la temperatura

El **rango** es a su vez influenciado por muchos factores biológicos y físicos

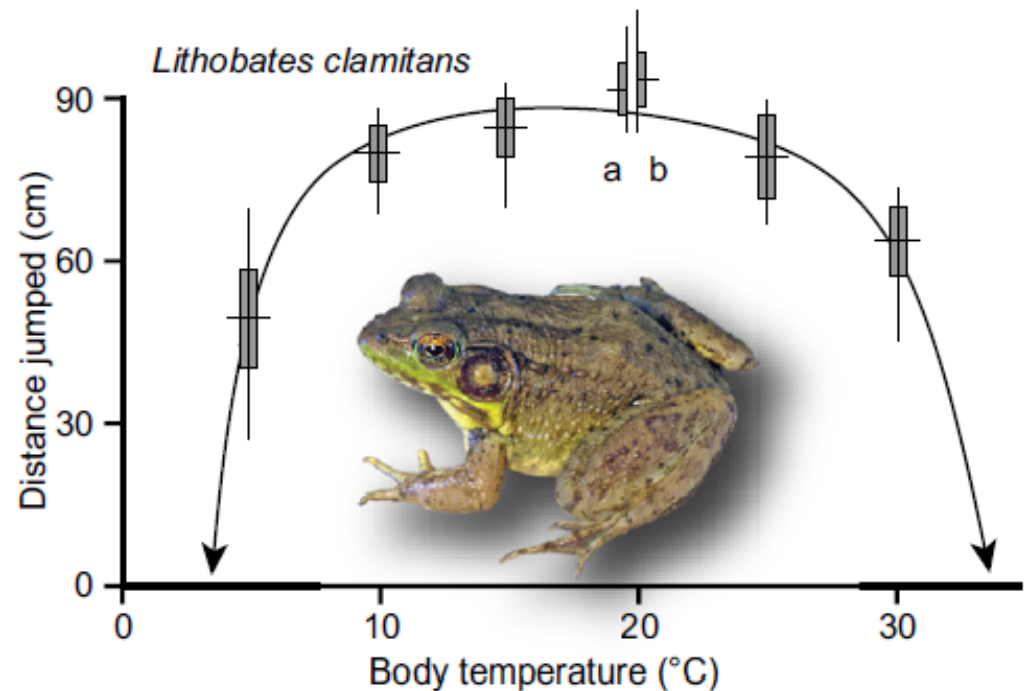
- Difiere inter- e intraespecíficamente



En ranas, la habilidad para saltar es critica para escapar de los depredadores terrestres

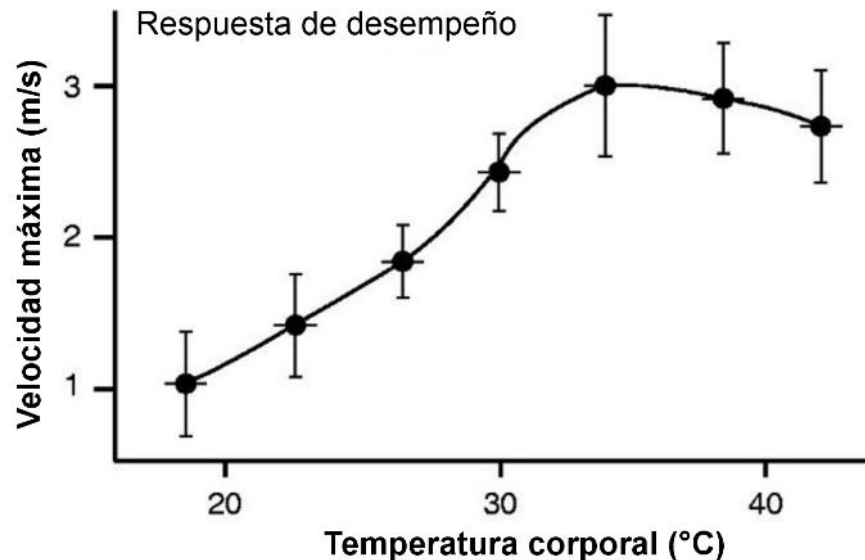
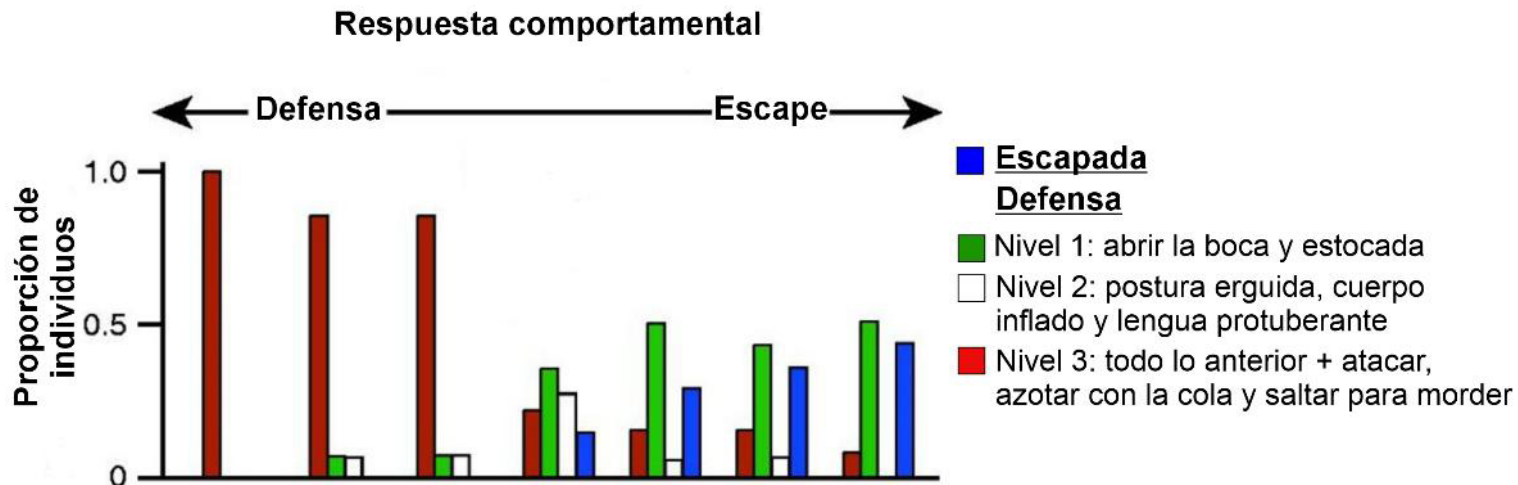
- Un escape efectivo involucra una trayectoria y una distancia de escape
 - Distancia de escape es una función de la distancia recorrida con cada salto y el numero consecutivo de saltos
 - **La distancia recorrida es dependiente de la temperatura**

- Ranas mas frías tienen menor capacidad de escape



En lagartos:

Hay cambios en el comportamiento de escape activo para contrarrestar los efectos de la temperatura sobre comportamientos específicos de escape

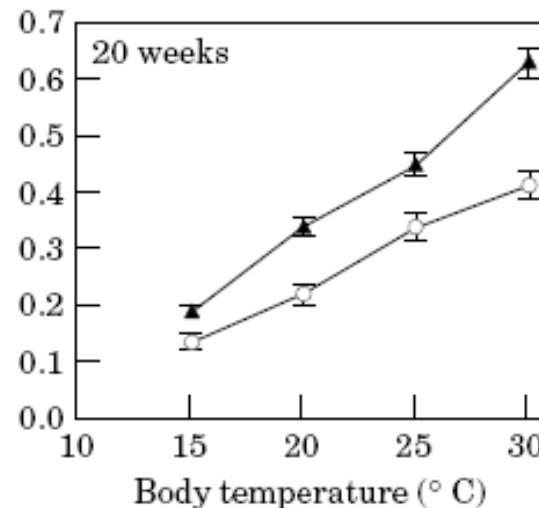
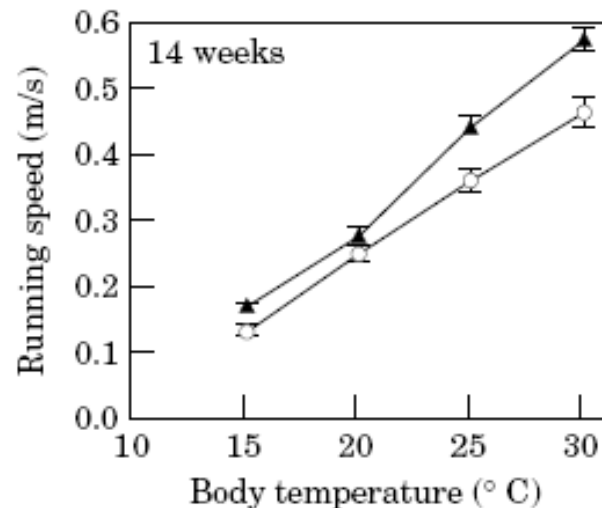
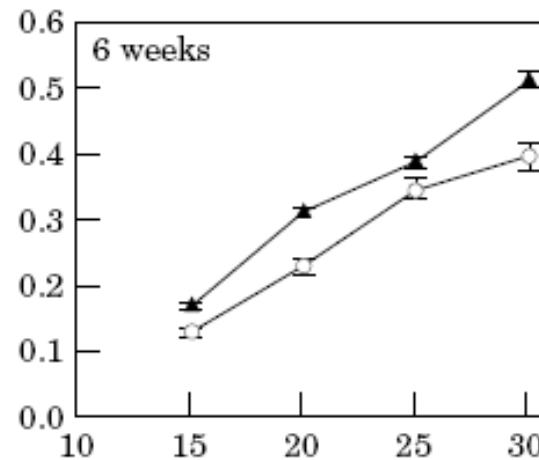
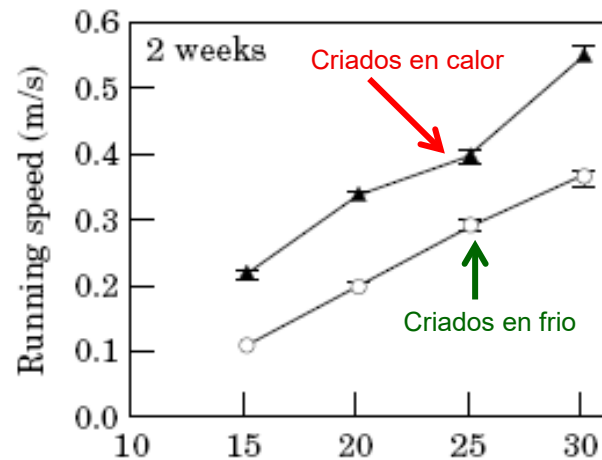


Respuesta a depredadores dependiendo de la temperatura corporal

- **Alta temperatura:** escapar
- **Baja temperatura:** defenderse y amenazar
- Los comportamientos varían en la amenaza dependiendo de la T_{corp}

Las temperaturas experimentadas por los ectotérmos pueden tener efectos en cascada sobre los individuos

- Además de afectar tasas de desarrollo, también afecta:
 - El tamaño relativo al nacimiento y ontogenia
 - Desempeño de los neonatos



Bassiana duperreyi
(Scincidae; Australia)

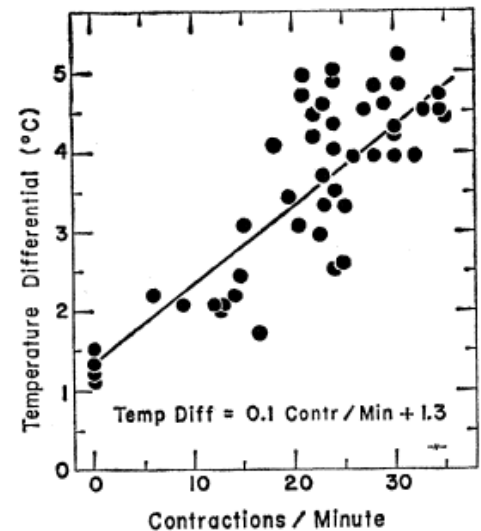
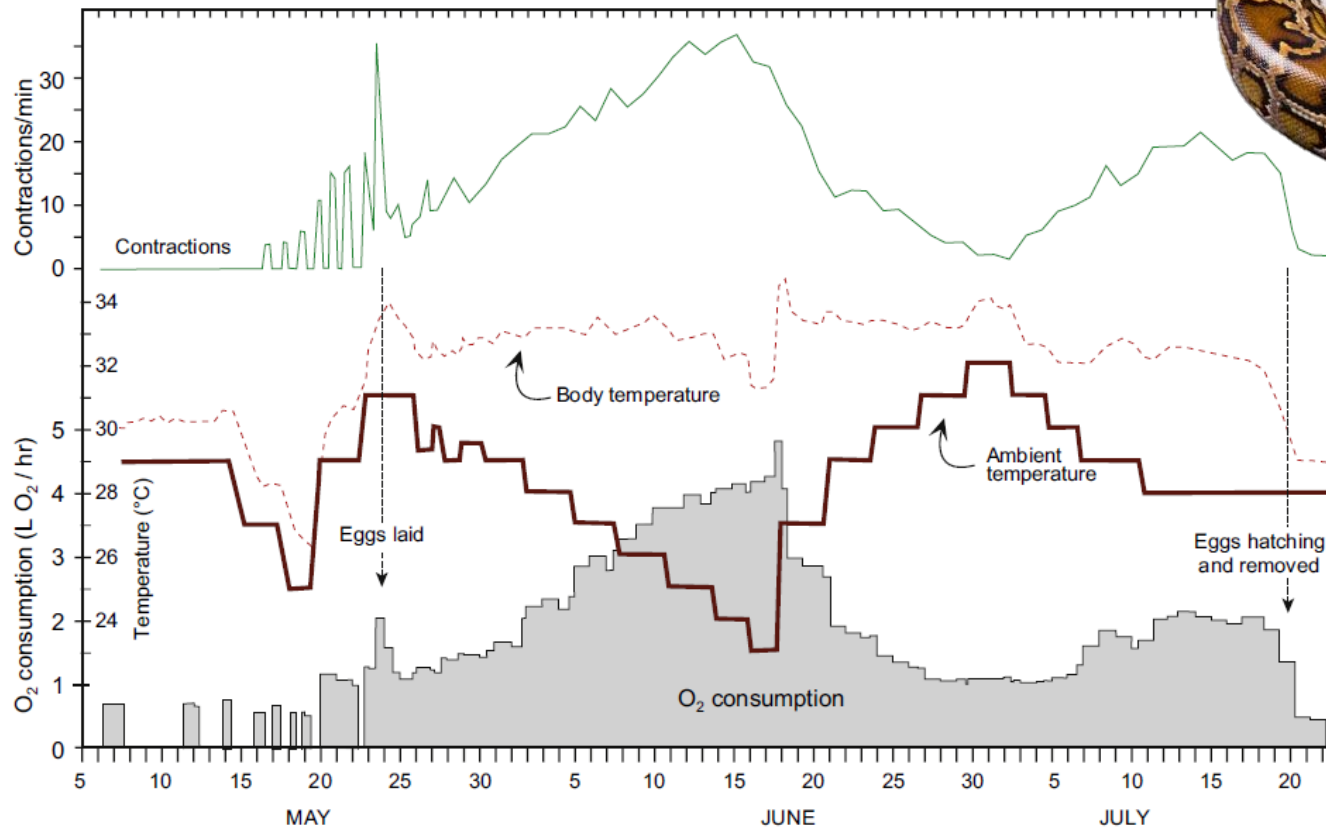
Elphick & Shine. 1998. Biol. J. Linn. Soc. 63: 429-447

Mecanismos fisiológicos de termorregulación

Termogénesis muscular: producción de calor metabólico (“endotermia”)



Python molurus



Brooding temperature in a python. *Python molurus bivittatus* generates heat by rapid contractions of skeletal muscle while brooding eggs. The rate of muscle contractions increases, oxygen intake increases, and CO₂ production increases during egg brooding. Adapted from van Mierop and Barnard, 1978.

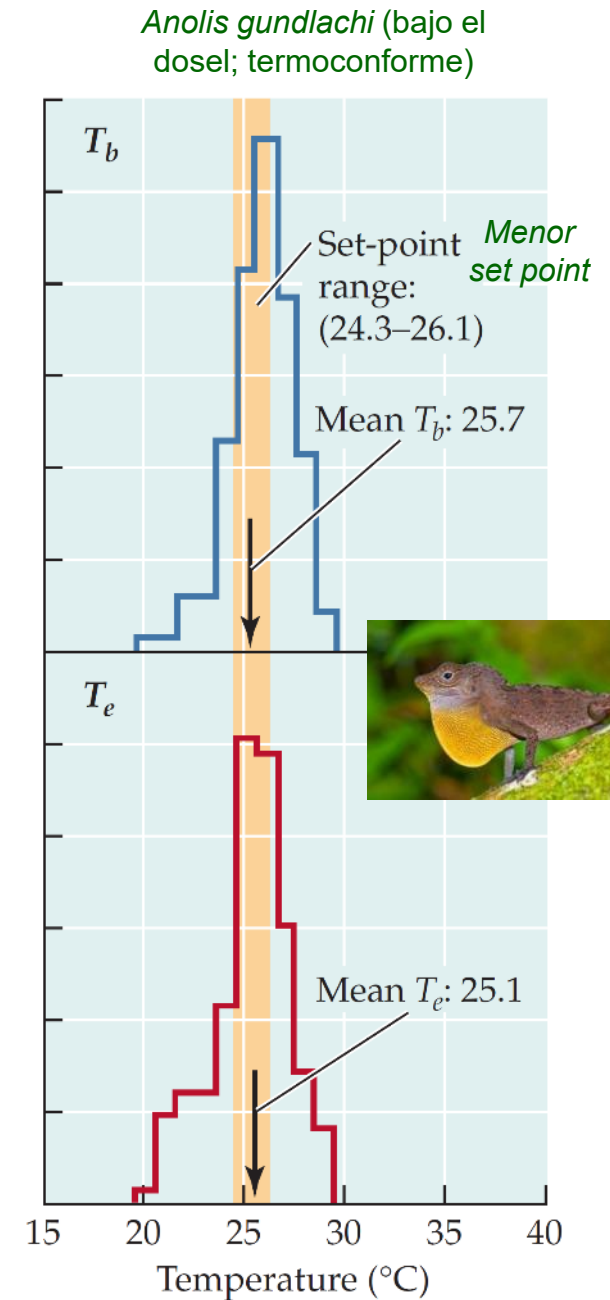
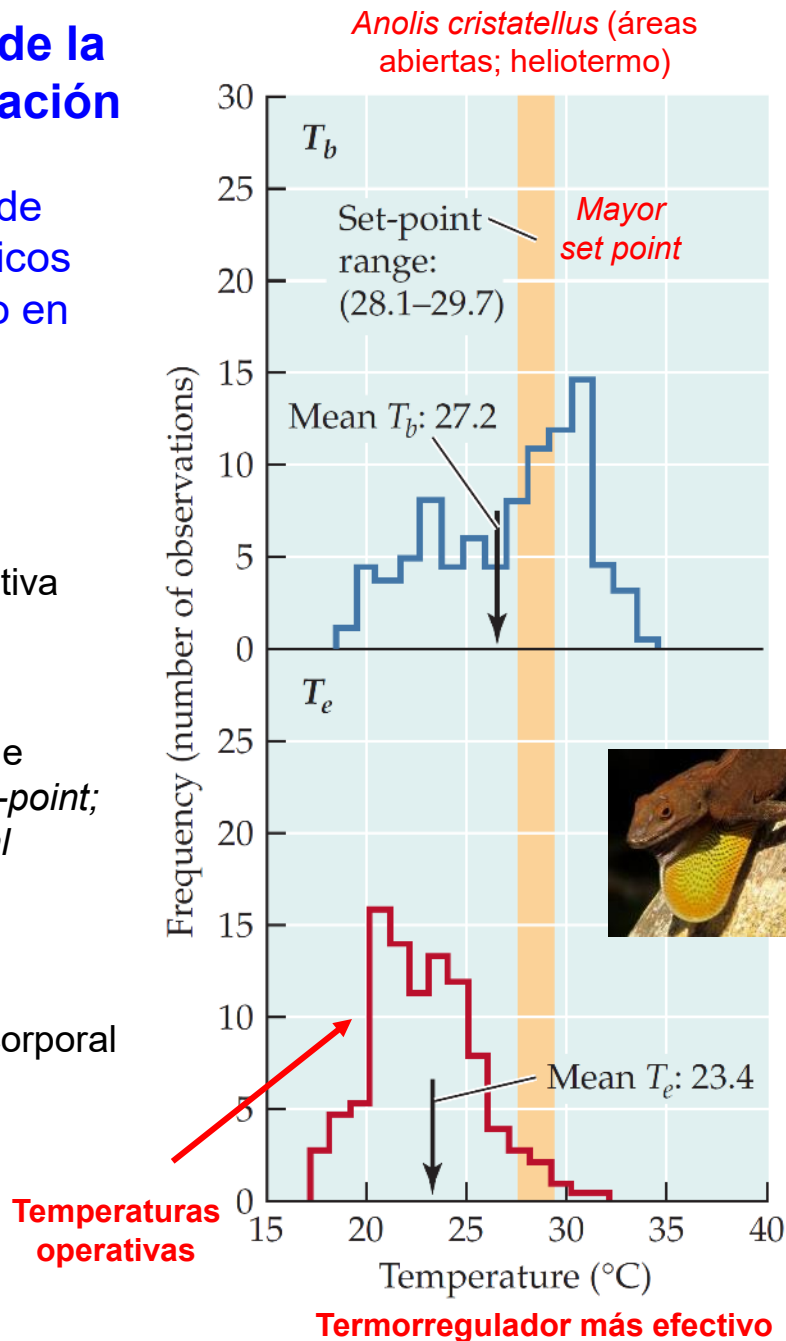
Fig. 3. Correlation of contraction rate with temperature differential in a brooding Indian python.

Efectividad de la termorregulación

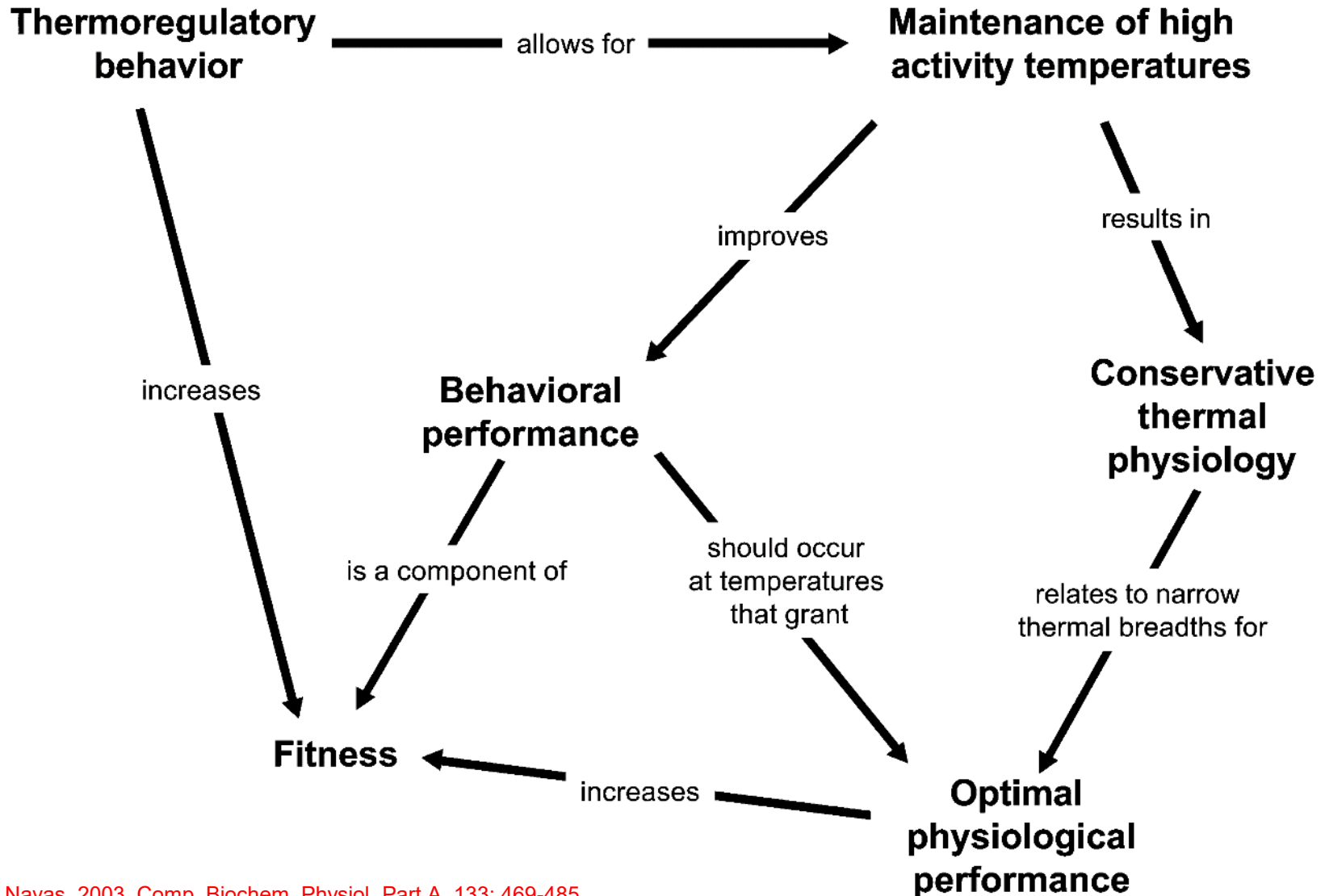
Dos especies de *Anolis* simpátricos en Puerto Rico en agosto

Respecto a la temperatura ambiental/operativa (T_e)

- Variación en temperatura de punto fijo (*set-point*; temp. corporal preferida)
- Variación en temperatura corporal (T_b)



Mapa conceptual del paradigma mas tradicional en la fisiología térmica (= termorregulación) evolutiva



Termorregulación es ventajosa

Temperaturas calientes y constantes de actividad

- Permiten especialización del desempeño fisiológico
- Será mas optimo el desarrollo comportamental dentro de un determinado rango de temperaturas
- **Entonces...** Se espera una correspondencia entre temperaturas corporales y el optimo termal para el desempeño fisiológico
- Consecuencias en el *fitness*

Dormancia

Si las condiciones ambientales exceden la capacidad del individuo para la homeostasis

Entrar en receso e inactividad es la forma de sobrevivir

- Los anfibios y reptiles tienen ciclos regulares de dormancia
- Fluctuaciones climáticas son la fuerza que controla la dormancia cíclica
 - Calor y sequedad en ambientes calientes y/o áridos
 - Temperaturas bajas en zonas templadas

QUIZÁS, variaciones en el alimento en relación con la estacionalidad en regiones tropicales????

Tipos de dormancia

Hibernación

- Escape del frío de invierno

Estivación

- Escape de condiciones en stress hídrico

Dependiendo de la región

- Longitud de la dormancia es mayor que el periodo de actividad
- Ranas *Scaphiopus* (Arizona –sur de EEUU) solo 1 mes activa en el año
- Serpientes *Thamnophis* (Manitoba –norte de EEUU) solo activas ≤ 4 meses en el año



Fisiología de la dormancia

- **Alteración de funciones cardiovasculares**
- **Supresión de actividades metabólicas**
 - Conservación de energía
 - Reducir gasto de energía (solo para órganos y funciones vitales)
- Con la dormancia es mas “**económico**” bajar las tasas metabólicas que hacerlo termorregulando
 - Sobre la estivación: poco se conoce
 - Tasas metabólicas no caen tanto como en la hibernación
 - Pero el objetivo es reducir las perdidas de agua corporal

Hibernación

Respuesta comportamental a un cambio estacional

- En **mamíferos (endotermos)**: debido a reducción disponibilidad de alimento por bajas temperaturas
 - **Primariamente**: respuesta a temperaturas frías
 - **Secundariamente**: por reducción en la disponibilidad de alimento (e.g., insectos)
- En **anfibios/reptiles (ectotermos, poiquilotermos)**

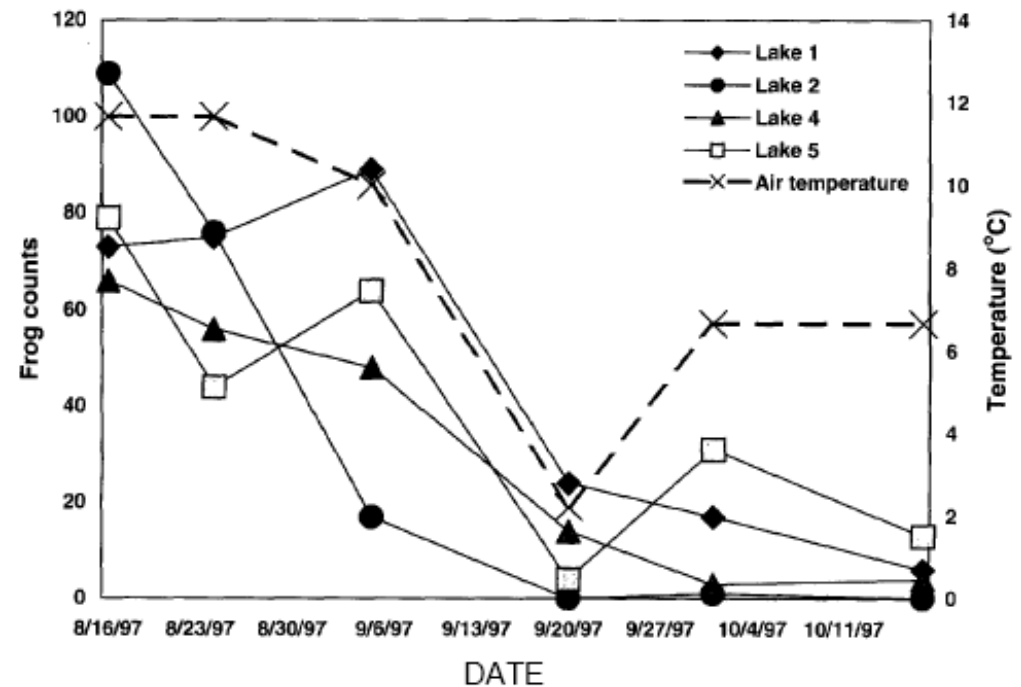


Actividad se reduce

Rana muscosa en California



Matthews & Pope. 1999. J. Herpetol. 33: 615-624

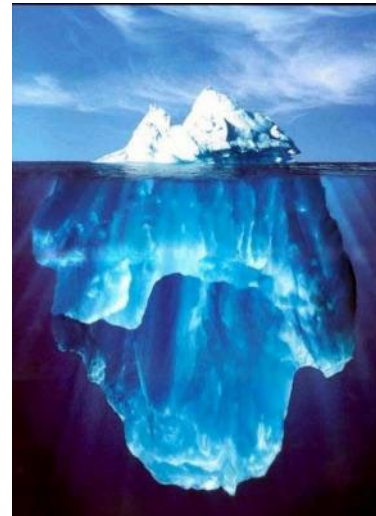
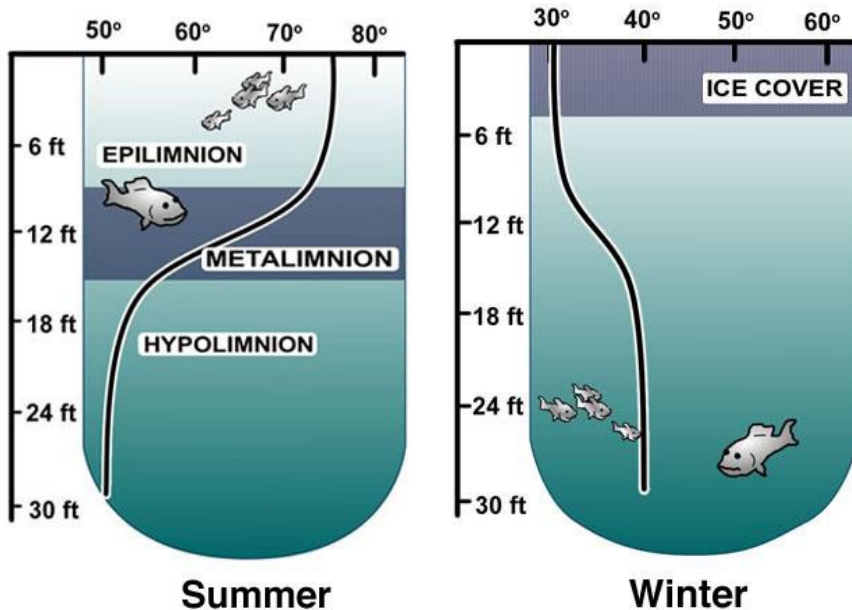


- Temperatura corporal determinada por la temperatura del sitio de hibernación
- Procesos fisiológicos se reducen a niveles iguales o menores que los predichos con base en la temperatura
- En algunos ejemplos hay una limitada actividad
 - Alimentación, apareamiento, gestación y otros procesos vitales importantes

Al acercarse el invierno...

Búsqueda de refugios (**hibernáculos**) con temperaturas >> temp. congelamiento

- Evitar el congelamiento
 - Hibernando en el fondo de los cuerpos de agua
 - El agua se congela a $\leq 4^{\circ}\text{C}$ (en el fondo hay el aislamiento)
 - Agua alcanza su mayor densidad a 4°C : se hunde
 - Animales que descansan en el agua por debajo del hielo no experimentarán temperaturas inferiores a 4°C .



En tierra → menor aislamiento

- Búsqueda de sitios por debajo de la línea de congelamiento
- Capaces de moverse a medida que el hielo se aproxima al sitio donde están descansando
 - Búsqueda de sitios mas calientes



Anaxyrus americanus activo e hibernando



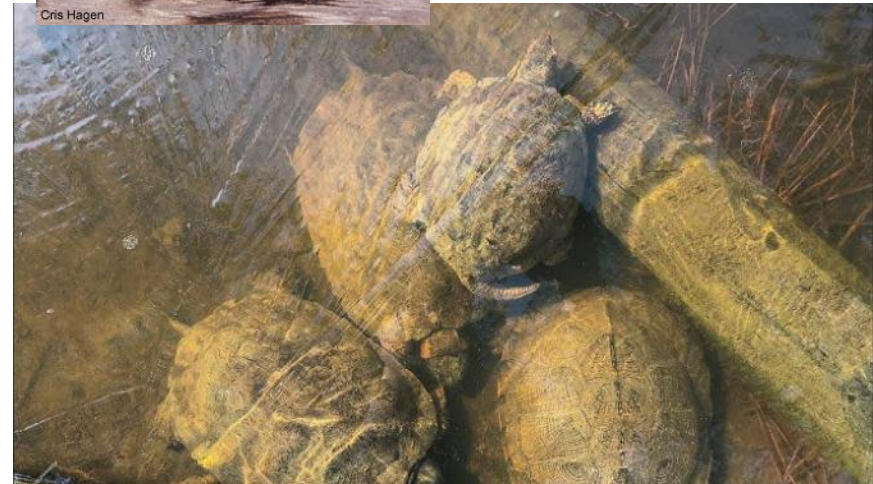
Hibernadores acuáticos

Hibernan sumergidos en el agua y no enterrados ¿Por qué?

- Aunque pueden estar expuestos a depredadores
- Poder respirar extra-pulmonarmente (llena los requisitos metabólicos)
- Vía cutánea (también en algunos reptiles, especialmente tortugas)
 - Metabolismo aeróbico en aguas oxigenadas
 - Metabolismo anaeróbico en aguas anóxicas e hipóxicas
 - Tolerancia de altos niveles de ácido láctico (producto del metabolismo anaeróbico)



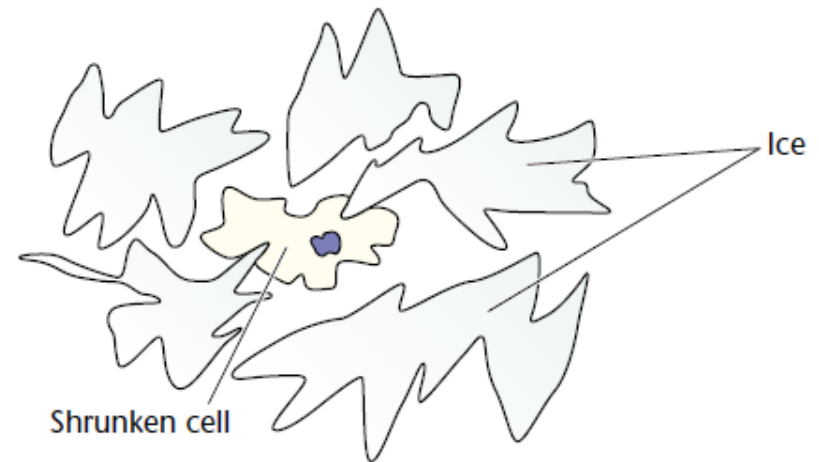
Alligator mississippiensis



Graptemys geographica (Emydidae)

Tolerancia al frío

- En zonas templadas
 - Anfibios y reptiles sobreviven a periodos cortos de “súper-congelamiento”
- No hay congelamiento del animal. ¿Por qué?
 - Congelamiento intracelular destruye estructuras citoplasmáticas y el metabolismo celular
 - Congelamiento extracelular daña tejidos y rompe balance osmótico
 - El hielo extracelular también puede causar daño físico al apretar o cortar las células, perforar membranas o reventar microcapilares de modo que, al descongelarse, se destruya la integridad de las células y los órganos



Tolerancia a congelamiento extracelular (no al intracelular)

Principalmente **ranas** (e.g. *Pseudacris crucifer*, *Dryophytes versicolor*, *Pseudacris triseriata*; *Lithobates sylvaticus*)

- 35-45% del cuerpo se congela: cristales de hielo dispersos entre los músculos
 - Liberación de crio-protectores: **glicerol** (*D. versicolor*), **glucosa** (otras especies), **urea**
 - Liberación no anticipada, sino activada por la congelación progresiva del cuerpo



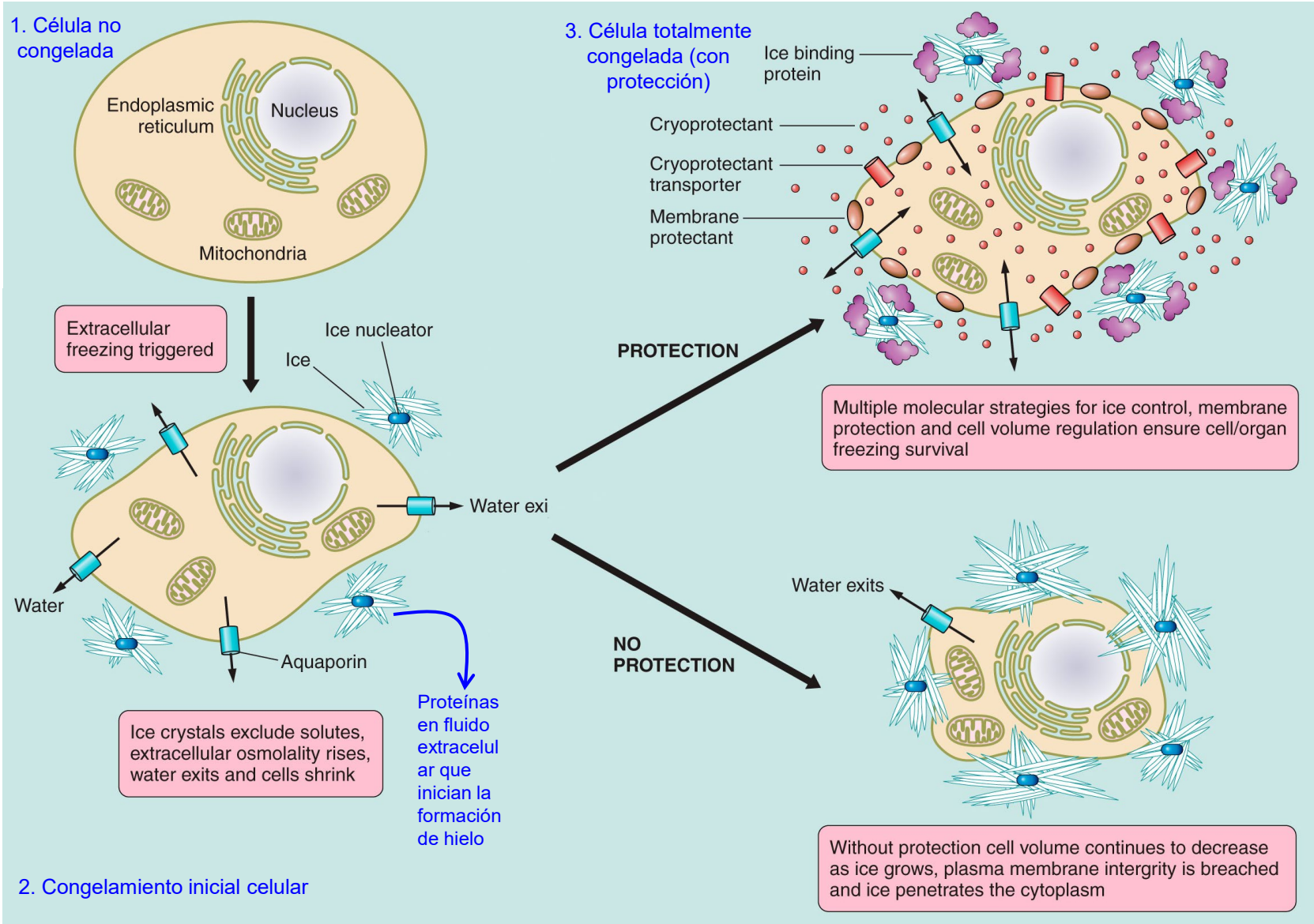
Congelamiento celular

Piel permeable de ranas: no impide propagación del hielo

- Dado que las ranas necesitan hibernar en la hojarasca húmeda para evitar la desecación, prácticamente no tienen posibilidades de evitar la congelación si el hielo penetra en su microambiente.
- Ranas enfriadas a -2°C pueden permanecer sobreenfriadas: si están sobre un sustrato seco, comienzan a congelarse en menos de 30 segundos si tocan cristales de hielo



¿Cómo los animales tolerantes a la congelación toman precauciones para limitar la formación de hielo en los espacios extracelulares?



Estivación

En desiertos y semi-desiertos: hay periodos de baja humedad y no lluvias

- Si hay actividad (algunas especies toleran esas condiciones): muerte por deshidratación

Estrategias:

- Enterrarse e inactividad
- Reducción de metabolismo (no se alimentan)

Spea multiplicata (Pelobatidae; desiertos suroeste de EEUU)

- 90% de la vida inactiva
- Cuando llueve, reproducción explosiva y alimentación durante 2-3 semanas

- Formación de capullos (muda del estrato corneo) para evitar deshidratación

