

Influencia de las fluctuaciones térmicas sobre las características morfológicas postmetamórficas de *Rhinella diptycha*

José L. Martínez ZUZA^{1*}, Marta I. DURÉ¹ & Valeria I. GÓMEZ¹

¹Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), Ruta 5 km 2.5, 3400 Corrientes Capital, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (FACENA-UNNE), Av. Libertad 5470, 3400 Corrientes Capital, Argentina.

*Autor correspondal, jlucianomartinez@gmail.com

Resumen: Las fluctuaciones térmicas diarias (FTD) representan un desafío para los ectotermos, ya que la relación no lineal entre temperatura y procesos fisiológicos provoca un aumento en las demandas metabólicas a altas temperaturas. Estas condiciones pueden generar compensaciones energéticas afectando el crecimiento y desarrollo. Evaluamos experimentalmente el efecto de las FTD sobre la duración del periodo larval y la morfología de individuos metamórficos de *Rhinella diptycha*, comparando estos efectos con los observados bajo condiciones de temperatura constante. Se establecieron seis tratamientos: tres con temperaturas fluctuantes (24–26 °C, 24–30 °C y 24–34 °C) y tres constantes (26 °C, 30 °C y 34 °C). Se criaron 20 larvas por tratamiento, desde el estadio de desarrollo 26 hasta la metamorfosis, regulando la temperatura cada 12 horas mediante calentadores automáticos. Se registraron nueve variables morfológicas, además del peso y el tiempo requerido para alcanzar la metamorfosis. Los análisis incluyeron componentes principales para reducir la dimensionalidad, MANOVA para evaluar efectos sobre las variables morfológicas y el peso, y ANOVA para analizar el tiempo de desarrollo larval. Los resultados mostraron que las FTD tienen un efecto positivo sobre la morfología de los individuos metamórficos en comparación con temperaturas constantes. La longitud de los miembros anteriores y posteriores, así como la distancia radio-ulna, fueron mayores bajo condiciones fluctuantes. Estos hallazgos resaltan la relevancia de considerar tanto las fluctuaciones térmicas como los promedios de temperatura al estudiar los efectos del ambiente térmico sobre el desarrollo de anfibios, aportando evidencia para comprender las respuestas de los ectotermos frente a escenarios de cambio climático.

Palabras clave: Metamorfosis, morfología, anuros.

Influence of Thermal Fluctuations on the Post-Metamorphic Morphological Traits of *Rhinella diptycha*.

Abstract: Daily thermal fluctuations (DTF) represent a significant challenge for ectotherms, as the non-linear relationship between temperature and physiological processes leads to increased metabolic demands at higher temperatures. These conditions can result in energetic trade-offs that affect growth and development. This study experimentally evaluated the effect of DTF on the duration of the larval period and the morphology of metamorphic individuals of *Rhinella diptycha*, comparing these effects with those observed under constant temperature conditions. Six treatments were established: three with fluctuating temperatures (24–26 °C, 24–30 °C, and 24–34 °C) and three with constant temperatures (26 °C, 30 °C, and 34 °C). Twenty larvae were raised per treatment, from Gosner stage 26 to metamorphosis, with temperature regulated every 12 hours using automatic heaters. Nine morphological variables, body mass, and time to metamorphosis were recorded. Analyses included principal component analysis to reduce dimensionality, MANOVA to assess effects on morphological traits and body mass, and ANOVA to evaluate the effect of temperature on larval development time. Results showed that DTF had a positive effect on the morphology of metamorphic individuals compared to constant temperatures. Specifically, the lengths of forelimbs and hindlimbs, as well as radio-ulna distance, were greater under fluctuating conditions. These findings highlight the importance of considering both thermal fluctuations and average temperatures when assessing the effects of thermal environments on amphibian development, providing key insights into ectothermic responses to climate change scenarios.

Keywords: Metamorphosis, morphology, anuran.

DOI 10.22179/REVMACN.28.940

Recibido 2025-11-12 - Aceptado 2026-03-16

INTRODUCCIÓN

Para los organismos ectotérmicos, la temperatura es quizás el factor abiótico más importante, ya que afecta prácticamente todos sus procesos (Angilletta *et al.*, 2002; Hochachka & Somero, 2002). Se ha demostrado que la temperatura ejerce un impacto significativo en la fisiología, el rendimiento y el desempeño de los organismos, influyendo en su capacidad para sobrevivir y prosperar en diversos entornos (Huey & Berrigan, 2001; Kingsolver & Gomulkiewicz, 2003; Kingsolver & Huey, 2008).

Las fluctuaciones térmicas diarias (FTD) representan un desafío particular para los ectotermos. Debido a la relación no lineal entre la temperatura y los procesos fisiológicos, las demandas metabólicas para el mantenimiento celular aumentan a altas temperaturas (Ruel & Ayres, 1999). Por lo tanto, las FTD incrementan las demandas metabólicas en comparación con condiciones de temperatura constante, provocando compensaciones energéticas que pueden afectar el crecimiento y el desarrollo (Niehaus *et al.*, 2012; Arrighi *et al.*, 2013; Colinet *et al.*, 2015).

Hasta el momento, la mayoría de los estudios que analizaron los efectos de la temperatura se han enfocado en considerar cambios bajo condiciones de temperatura media constante, utilizando el enfoque clásico de comparar tratamientos “fríos” y “cálidos”. No obstante, la evidencia actual indica que tanto el incremento en la temperatura media como en su variabilidad podrían interactuar de forma sinérgica, intensificando los impactos negativos del calentamiento global y afectando características vinculadas al desempeño y la aptitud de los organismos ectotermos. Durante el desarrollo, las FTD pueden aumentar las demandas energéticas, lo que resulta en una disminución en las tasas de desarrollo (Niehaus *et al.*, 2006; Dhillon & Fox, 2007; Les *et al.*, 2007), y en un menor tamaño corporal al alcanzar la madurez en comparación con animales que se desarrollan a una temperatura media equivalente (Dong *et al.*, 2006; Niehaus *et al.*, 2006; Dhillon & Fox, 2007). En particular, se ha observado que las fluctuaciones térmicas diarias aumentan las demandas metabólicas, en comparación con condiciones térmicas constantes, induciendo compensaciones energéticas que pueden afectar la supervivencia, la condición corporal, el crecimiento, el desarrollo, la actividad enzimática metabólica y el rendimiento (Dong *et al.*, 2006; Du & Feng, 2008; Folguera *et al.*, 2011; Niehaus *et al.*, 2012; Arrighi *et al.*, 2013; Colinet *et al.*, 2015; Kern *et al.*, 2015).

En este contexto, *Rhinella diptycha* constituye un modelo adecuado para explorar los efectos de la variabilidad térmica, dado que presenta una amplia distribución geográfica, abarcando desde el noreste al sur de Brasil, atravesando Paraguay hasta Bolivia, y suroeste hasta el noreste y centro de Argentina y norte de Uruguay (Frost, 2025). En lo que respecta a su reproducción, los huevos son depositados en cordones gelatinosos en cuerpos de aguas lénticos y adheridos a la vegetación acuática (Crump, 2015). Dichas posturas se pueden encontrar tanto en charcas temporarias como en lagunas semipermanentes y permanentes que sufren importantes variaciones estacionales en sus volúmenes de agua. Esta fluctuación en el nivel del agua condiciona directamente la temperatura del ambiente. En cuerpos de agua someros, las puestas y larvas de especies como *R. diptycha* quedan expuestas a una mayor radiación solar y a amplitudes térmicas diarias más marcadas. Estos anuros de hábitos bentónicos poseen adaptaciones fisiológicas y comportamentales que les permiten no solo tolerar, sino explotar estas variaciones para acelerar su desarrollo embrionario y larval ante el riesgo de desecación del hábitat (Sanabria *et al.*, 2012).

Los estadios larvales se caracterizan por formar agregaciones compactas, perteneciendo todos los individuos a una misma camada o postura. El ciclo larval de las agregaciones en condiciones naturales, dura aproximadamente de 37 a 42 días (Kehr & Marangoni, 1999).

El objetivo de este trabajo fue evaluar, de manera experimental, el efecto de las fluctuaciones diarias de temperatura sobre la duración del periodo larval y la morfología de individuos metamórficos de *Rhinella diptycha*, comparando estos resultados con condiciones de temperatura constante. Hipotetizamos que las fluctuaciones térmicas diarias extienden la duración del periodo larval de *Rhinella diptycha* al reducir la tasa de desarrollo, en comparación con condiciones de temperatura media constante. Este retraso ontogénico respondería a un aumento en las demandas metabólicas durante los picos térmicos, lo que disminuye la eficiencia en la conversión de energía para la diferenciación celular. Por otro lado, los individuos criados bajo fluctuaciones térmicas alcanzarán la metamorfosis con un menor tamaño corporal en comparación con aquellos en temperaturas constantes. Esta respuesta sugiere un compromiso energético (trade-off) donde el incremento en los costos metabólicos de mantenimiento durante las oscilaciones térmicas reduce recursos de la tasa de crecimiento corporal, resultando en una menor acumulación de biomasa al momento de completar la diferenciación ontogénica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los renacuajos utilizados en este estudio se obtuvieron a partir de dos puestas recolectadas en un estanque temporal situado a 15 km de la ciudad de Corrientes, Argentina (27°29'33"S; 58°43'45"O), y posteriormente trasladadas al laboratorio para su eclosión. El sitio de muestreo se localiza en un área perteneciente a las denominadas "lomadas arenosas y planicies embutidas", que conforman parte del abanico aluvial asociado al sistema del río Paraná. Este paisaje se caracteriza por la presencia de pastizales e isletas boscosas, junto con un gran número de pequeñas lagunas circulares, tanto temporales como permanentes, distribuidas en toda la región (Contreras & Contreras, 2017; Contreras, 2019). Desde el punto de vista biogeográfico, el área corresponde a la Región Neotropical, eco-región Chaco Húmedo (Morello *et al.*, 2012).

Diseño experimental

La experiencia se desarrolló en condiciones de laboratorio. El fotoperíodo fue de 13 h de luz y 11 h de oscuridad. Las larvas, 20 por tratamiento, fueron criadas en recipientes individuales de 400 ml, en acuarios de 60x40 cm. Cada uno de estos acuarios representó un tratamiento (Fig. 1). El diseño experimental consistió de seis tratamientos, tres condiciones de temperaturas fluctuantes (24–26 °C; 24–30 °C; 24–34 °C) y tres condiciones de temperatura constantes (26 °C, 30 °C y 34 °C). Se utilizaron calentadores eléctricos automáticos Atman de 300 W. Para los tratamientos de temperatura fluctuante, se usaron temporizadores automáticos para encender (8am) y apagar los calentadores (8pm) de manera de lograr la fluctuación térmica. El tiempo promedio para alcanzar las temperaturas máximas y mínimas de cada tratamiento fue de aproximadamente 30 minutos. Los rangos de temperatura se seleccionaron en base a los valores promedio máximo (37.8 °C) y medio (25.8 °C) registrados en la región durante los meses de mayor actividad reproductiva de *R. diptycha*. Aunque no se dispone de información específica sobre la temperatura que alcanzan las charcas en la zona de estudio, registros personales indican que, en al menos una charca temporal, la temperatura puede superar los 35 °C durante el día en las estaciones más cálidas. El experimento inició con larvas en el estadio de desarrollo 26 (Gosner, 1960) y finalizó al alcanzar la metamorfosis.

Previo al inicio de las experiencias, las larvas de diferentes posturas fueron homogeneizadas en un mismo recipiente y asignadas al azar a cada tratamiento. Las larvas fueron alimentadas con 0.2 gr de alimento para peces (Sera Micron®) cada dos días. El agua fue renovada parcialmente una vez por semana. Las variables registradas fueron: peso (g), tiempo en alcanzar la metamorfosis (días) y nueve variables morfológicas (mm): longitud hocico-cloaca (LHC), ancho de la cabeza (AC), longitud del miembro anterior (LMA), longitud del humero (LHu), longitud radio-ulna (LRU), longitud de la mano (LMA), longitud del miembro posterior (LMP), longitud del fémur (LF), y longitud tibia-fibula (LTF). Las variables morfológicas fueron registradas con calibre digital. Se incluyeron tanto la longitud total, como sus segmentos individuales, porque de esa manera el test de comparación de medias permite identificar en qué nivel anatómico exacto ocurren las diferencias entre los grupos estudiados. Esto indicaría si una diferencia significativa en el tamaño total del miembro se debe a un alargamiento generalizado o a una modificación específica de un segmento.

Análisis estadístico

Para explorar las relaciones entre las variables y detectar posibles patrones de colinealidad, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Este análisis se utilizó como herramienta exploratoria con el fin de identificar asociaciones entre variables, y así seleccionar un subconjunto de aquellas menos correlacionadas entre sí para los análisis estadísticos sucesivos. Se realizó un Análisis de la Multivarianza (MANOVA) para evaluar de manera conjunta las variables respuestas. Posteriormente se realizaron los ANOVas correspondientes para cada variable dependiente, a fin de identificar las que contribuyen a las diferencias observadas. Se incluyó la temperatura como factor, y las variables morfológicas seleccionadas a partir del ACP y el peso como variables dependientes. Finalmente, mediante Análisis de la Varianza (ANOVA) se evaluó el efecto de la temperatura sobre el tiempo hasta la metamorfosis. Los análisis se realizaron con el software Past 3.11 (Hammer *et al.*, 2001) e InfoStat (Di Rienzo, 2020).



Fig. 1. Esquema del diseño experimental. Cada acuario corresponde a un tratamiento. Las larvas de *Rhinella diptycha* se criaron de manera individual en recipientes de 400 ml. Esto se repitió para cada tratamiento. Se usaron calentadores automáticos para mantener la temperatura.

RESULTADOS

El PCA mostró que cinco (AC, LRU, LMA, LTF, LMP) de las nueve variables son las menos correlacionadas, siendo clave para distinguir diferencias entre los tratamientos (Tabla 1).

Los principales resultados muestran que las fluctuaciones de temperatura tienen un efecto significativo tanto en la morfología de los individuos metamórficos (Manova Wilk Lamda $F_{25, 195} = 5.37$; $P < 0.001$), como en la duración del período larval (Anova $F_{5,63} = 2.94$; $P = 0.0189$). El tiempo promedio +1DS en alcanzar la metamorfosis para cada tratamiento fue: 1 = 31 ± 4 días; 2 = 25 ± 3 días; 3 = 23 ± 5 días; 4 = 26 ± 4 días; 5 = 25 ± 6 días; 6 = 27 ± 2 días. El test de Tukey mostró diferencias significativas entre los tratamientos 1vs 3 ($P = 0.009$), 1vs 6 ($P = 0.03$) y 3 vs 6 ($P = 0.005$). Se observó que las larvas criadas a fluctuaciones más amplias de temperatura ($24\text{--}34^\circ\text{C}$) mostraron una disminución en la duración del período larval respecto a las condiciones donde las temperaturas se mantienen altas y constantes (34°C) y a fluctuaciones más bajas ($24\text{--}26^\circ\text{C}$) (Fig. 2). Respecto a las variables morfológicas se observaron diferencias significativas en la LRU (Anova $F_{5,56} = 19.26$; $P < 0.0001$), LMA (Anova $F_{5,56} = 5.83$; $P = 0.0002$) y LMP (Anova $F_{5,56} = 3.69$; $P = 0.0059$). No se observaron diferencias significativas en el AC (Anova $F_{5,56} = 1.5$; $P = 0.203$), LTF (Anova $F_{5,56} = 1.14$; $P = 0.34$) ni el Peso (Anova $F_{5,56} = 2.14$; $P = 0.07$). El valor promedio +1DS de LRU para cada tratamiento fue: 1 = 2.0 ± 0.1 ; 2 = 2.1 ± 0.1 ; 3 = 1.8 ± 0.1 ; 4 = 1.5 ± 0.2 ; 5 = 1.6 ± 0.2 ; 6 = 1.3 ± 0.1 . El test de Tukey mostró diferencias significativas entre los tratamientos 2 vs 4 ($P = 0.01$), 3 vs 4 ($P = 0.04$) y 1 vs 6 ($P = 0.001$), 2 vs 6 ($P = 0.001$), 3 vs 6 ($P = 0.01$) y 4 vs 6 ($P = 0.02$). Se observó que las larvas criadas a temperaturas altas y constantes (34°C) mostraron una disminución en la longitud radio ulna. El valor promedio +1DS de LMA para cada tratamiento fue: 1 = 6.9 ± 0.4 ; 2 = 6.81 ± 0.5 ; 3 = 6.3 ± 0.4 ; 4 = 5.9 ± 0.8 ; 5 = 6.4 ± 0.7 ; 6 = 5.7 ± 0.5 . El test de Tukey mostró diferencias significativas entre los tratamientos 1 vs 6 ($P = 0.005$), 2 vs 6 ($P = 0.02$) y 3 vs 6 ($P = 0.02$). Se observó que las larvas criadas a temperaturas altas y constantes (34°C) mostraron una disminución en la longitud del miembro anterior, respecto a las larvas criadas a condiciones fluctuantes de temperatura. El valor promedio +1DS de LMP para cada tratamiento fue: 1 = 10.41 ± 0.6 ; 2 = 10.2 ± 0.7 ; 3 = 9.7 ± 0.7 ; 4 = 9.8 ± 1.1 ; 5 = 9.5 ± 1.6 ; 6 = 8.8 ± 0.8 . El test de Tukey mostró diferencias significativas entre los tratamientos 1 vs 6 ($P = 0.02$). Se observó que las larvas criadas a temperaturas altas y constantes (34°C) mostraron una disminución en la longitud del miembro posterior, respecto a las larvas criadas a condiciones fluctuantes bajas ($24\text{--}26^\circ\text{C}$).

DISCUSIÓN

La temperatura desempeña un papel crucial en la vida de los organismos ectotérmicos, modulando la mayoría de sus procesos fisiológicos y bioquímicos. En este contexto, el teorema de Jensen adquiere particular relevancia al proponer que la variabilidad térmica puede alterar sistemáticamente el rendimiento biológico, en contraste con lo que cabría esperar bajo condiciones térmicas constantes (Ruel & Ayres, 1999). La dirección de este efecto —ya sea una mejora o un detrimento en el desempeño— no es arbitraria, sino que está determinada por la forma de la curva que relaciona temperatura y

rendimiento: si esta relación es convexa o cóncava, es decir, si la respuesta funcional es acelerada o desacelerada (Bartheld *et al.*, 2017). En este trabajo evaluamos el efecto de las fluctuaciones térmicas versus condiciones de temperatura constante sobre la duración del periodo larval y la morfología de individuos postmetamórficos de *Rhinella diptycha*. En contraste a lo esperado, los principales resultados indican que las fluctuaciones amplias de temperatura producen un efecto en la morfología de los metamórficos, en comparación a lo que sucede bajo condiciones de temperatura constante. En este sentido, la longitud del miembro anterior, la del miembro posterior y la longitud de radio-ulna presentaron mayor longitud cuando las temperaturas fueron fluctuantes. En lo que respecta a la duración del período larval, los resultados muestran un efecto significativo de las fluctuaciones térmicas en comparación con condiciones de temperatura constante. Bajo regímenes fluctuantes, las larvas completaron su desarrollo en menos tiempo, alcanzando la metamorfosis en un número de días considerablemente menor. Estos hallazgos sugieren que la variabilidad térmica, lejos de ser una simple perturbación, puede acelerar el desarrollo de los organismos ectotérmicos.

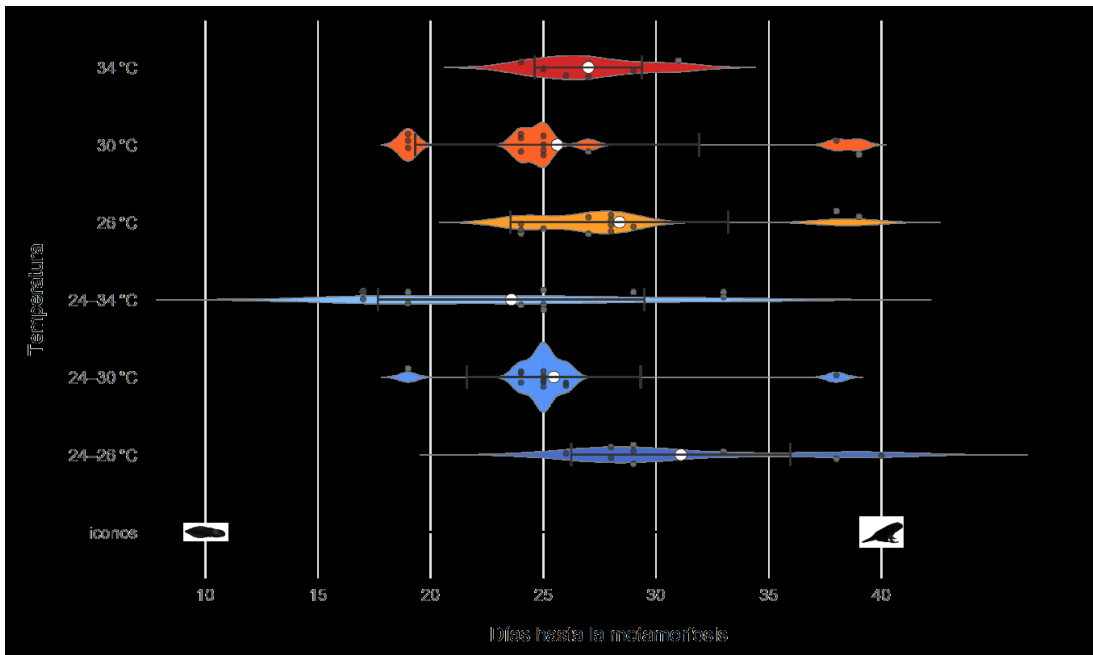


Fig. 2. Efecto de las condiciones de temperatura sobre la duración del periodo larval en larvas de *R. diptycha*. Se presentan distribuciones de días hasta la metamorfosis (DHM) bajo seis tratamientos térmicos (temperatura), mediante gráficos de violín con puntos individuales, media (círculo blanco) y desviación estándar (barra).

Estudios previos respecto al efecto de la variación térmica han reportado resultados contradictorios; por una lado se ha observado que las condiciones térmicas fluctuantes tienden a reducir el rendimiento biológico (medido a través de tasa de crecimiento, tasa de desarrollo y eficiencia metabólica) en comparación con condiciones constantes (Kingsolver *et al.*, 2004; Petavy *et al.*, 2004 Kjaersgaard *et al.*, 2012; Arrighi *et al.*, 2013; Bozinovic *et al.*, 2013), mientras que otros han reportado un aumento del rendimiento en condiciones térmicamente variables (Kingsolver *et al.*, 2009; Bozinovic *et al.*, 2011). Un ejemplo aporta el estudio de Kern *et al.* (2015), quienes analizaron la respuesta de distintas especies de anuros a regímenes térmicos variables. Observaron que los renacuajos de *Platyplectrum ornatum*, *Limnodynastes peronii* y *L. tasmaniensis* expuestos a fluctuaciones diarias de temperatura mostraron un crecimiento más lento en comparación con aquellos criados bajo condiciones térmicas constantes. No obstante, las respuestas en cuanto a la duración del desarrollo fueron especies-específicas: en *L. peronii* y *L. tasmaniensis*, las fluctuaciones térmicas pequeñas prolongaron el tiempo hasta la metamorfosis, mientras que en *P. ornatum* ocurrió lo contrario —estos renacuajos aceleraron su desarrollo tanto frente a fluctuaciones pequeñas como

grandes. En otro estudio Bartheld *et al.* (2017) observaron que los renacuajos *Calyptocephalella gayi* expuestos a variaciones diarias de temperatura mostraron una reducción del rendimiento locomotor, presentando velocidades máximas de nado reducidas. Sin embargo, las fluctuaciones térmicas no ejercieron efectos detectables sobre parámetros fundamentales como la temperatura óptima, el rango de tolerancia térmica ni la amplitud de la curva de rendimiento.

Tabla 1. Resultados de un análisis de componentes principales (ACP) de nueve variables morfológicas de individuos postmetamórficos de *Rhinella diptycha*. Las cargas factoriales corresponden al primer y segundo componente (PC1 y PC2). Se consideraron variables relevantes aquellas con cargas factoriales > 0,1.

Variables	Cargas factoriales	
	PC 1	PC 2
Longitud cuerpo	0,035617	0,060345
Ancho de la cabeza	0,08711	0,18298
Longitud de Húmero	0,01346	0,096477
Longitud Radio-Ulna	0,13561	-0,22384
Longitud de la mano	0,01337	0,01851
Longitud Miembro Anterior	0,4097	0,056655
Longitud del Fémur	0,017805	0,066074
Longitud Tibio-Fíbula	0,22432	-0,57559
Longitud Miembro Posterior	0,68837	-0,32055
Varianza explicada	77,11	8,88

Asimismo, las variaciones diarias de temperatura, que se intensifican conforme el agua de los cuerpos temporales se evaporan, podrían funcionar como señales que aceleren la tasa de desarrollo. En consecuencia, si estas especies no responden aumentando su velocidad de desarrollo para completar la metamorfosis antes de que el hábitat se seque, una mayor variabilidad térmica pondría en riesgo su supervivencia (Kern *et al.*, 2015). En este contexto, las diferencias en el óptimo térmico de desarrollo entre las especies estudiadas podrían explicar los efectos contrastantes que las fluctuaciones térmicas ejercen sobre la duración del desarrollo. Cuando la temperatura media se aproxima al valor óptimo para una especie, las oscilaciones térmicas la obligan a pasar parte del tiempo a temperaturas subóptimas —ya sea por encima o por debajo del umbral ideal—, lo que resulta en una disminución en la tasa de desarrollo. Sin embargo, si la media de la fluctuación térmica está por debajo del óptimo térmico, las temperaturas altas experimentadas durante las fluctuaciones estarán más cercanas al óptimo y aumentarán la tasa media de desarrollo (Ruel & Ayres, 1999; Bozinovic *et al.*, 2011; Colinet *et al.*, 2015).

Esta relación con el óptimo térmico podría explicar los resultados obtenidos en el presente estudio para *R. diptycha*. De Sousa *et al.* (2015) analizaron el efecto de la temperatura en la cinemática de la alimentación y encontraron que, en agua fría, los renacuajos de *R. diptycha* logran una mayor y más rápida apertura máxima de la boca que en agua cálida. Esto indica que sus movimientos mandibulares no están restringidos por temperaturas bajas y que posiblemente funcionan mejor en estas condiciones. En cambio, en agua cálida, los renacuajos de esta especie cierran sus mandíbulas más rápido que en agua fría, mostrando una mayor velocidad en la fase de cierre. Debido a su hábito bentónico en cuerpos de agua poco profundos, como charcas estacionales, los renacuajos de *R. diptycha* están adaptados a experimentar grandes variaciones térmicas diurnas. Esto se refleja en su capacidad para mantener un desempeño “estable” en condiciones fluctuantes de temperatura. A diferencia de lo predicho por modelos generales, los individuos de *R. diptycha* expuestos a fluctuaciones térmicas no mostraron el retraso en el desarrollo ni la reducción de las variables morfológicas esperados. Por el contrario, las reducciones en la tasa de desarrollo y variables morfológicas se observaron en el tratamiento de temperatura constante.

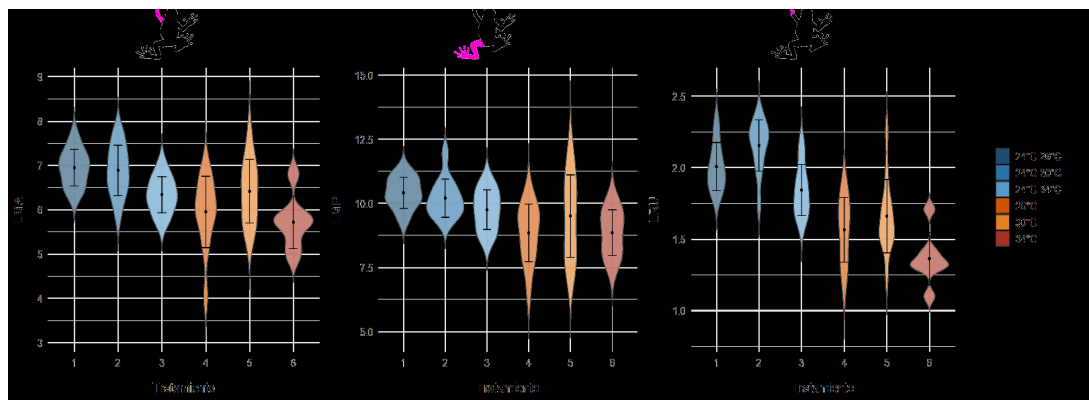


Fig. 3. Efecto de la temperatura sobre la morfología de individuos postmetamórficos en *Rhinella diptycha*. Se presentan distribuciones de las variables que mostraron diferencias significativas: longitud del miembro anterior (LMA), longitud del miembro posterior (LMP) y longitud radio-ulna (LRU) bajo seis tratamientos térmicos, mediante gráficos de violín con puntos individuales, media (círculo) y desviación estándar (barra).

En conjunto, nuestros resultados subrayan la necesidad de considerar no solo los promedios térmicos, sino también la variabilidad diaria de la temperatura al evaluar los efectos del ambiente sobre los ciclos de vida de los anuros. Las respuestas observadas en *Rhinella diptycha* revelan una notable capacidad de adaptación a condiciones térmicamente fluctuantes, lo que sugiere que esta especie ha evolucionado mecanismos que le permiten aprovechar, e incluso beneficiarse, de la variabilidad térmica propia de los cuerpos de agua temporarios. Este hallazgo desafía la noción generalizada de que las fluctuaciones térmicas son necesariamente perjudiciales y pone de relieve la importancia de incorporar escenarios térmicamente realistas —y no solo condiciones constantes— en los estudios experimentales. Comprender cómo las especies responden a patrones térmicos más complejos es fundamental en un contexto de cambio climático, donde no solo aumentan las temperaturas medias, sino también la frecuencia e intensidad de las variaciones térmicas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha contado con el financiamiento de la Secretaría General de Ciencia y Técnica-Universidad Nacional del Nordeste (SGCyT-UNNE) (PI-22Q001).

REFERENCIAS

- Angilletta, M. J., Niewiarowski, P. H., & Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 27, 249–268.
- Arrighi, J. M., Lencer, E. S., Jukar, A., Park, D., Phillips, P. C., & Kaplan, R. H. (2013). Daily temperature fluctuations unpredictably influence developmental rate and morphology at a critical early larval stage in a frog. *BMC Ecology*, 13, 1–11.
- Bartheld, J. L., Artacho, P., & Basigalupe, L. (2017). Thermal performance curves under daily thermal fluctuation: A study in helmeted water toad tadpoles. *Journal of Thermal Biology*, 70, 80–85.
- Bozinovic, F., Bastías, D. A., Boher, F., Clavijo-Baquet, S., Estay, S. A., & Angilletta, M. J., Jr. (2011). The mean and variance of environmental temperature interact to determine physiological tolerance and fitness. *Physiological and Biochemical Zoology*, 84, 543–552.
- Bozinovic, F., Catalan, T. P., Estay, S. A., & Sabat, P. (2013). Acclimation to daily thermal variability drives the metabolic performance curve. *Evolutionary Ecology Research*, 15, 579–587.
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60, 123–140.
- Contreras, F. I. (2019). Las lagunas y sus dinámicas geomorfológicas en la transformación de los paisajes de lomas arenosas de la Provincia de Corrientes (Argentina). *Huellas*, 23, 117–121.
- Contreras, F. I., & Contreras, S. A. (2017). La incidencia de la pendiente en la distribución de las morfologías de las lagunas sobre lomas arenosas (Corrientes, Argentina). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 40, 15–25.

- Crump, M. L. (2015). Anuran reproductive modes: Evolving perspectives. *Journal of Herpetology*, 49, 1–16.
- De Sousa, V. T., Nomura, F., Rossa-Feres, D. C., Andrade, G. V., Pezzuti, T. L., Wassersug, R. J., & Venesky, M. D. (2015). Differential effects of temperature on the feeding kinematics of the tadpoles of two sympatric anuran species. *Journal of Experimental Zoology*, 323, 456–465.
- Dhillon, R. S., & Fox, M. G. (2007). Growth-independent effects of a fluctuating thermal regime on the life-history traits of the Japanese medaka (*Oryzias latipes*). *Ecology of Freshwater Fish*, 16, 425–431.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., & Robledo, C. W. (2020). *InfoStat*. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Dong, Y., Dong, S., Tian, X., Wang, F., & Zhang, M. (2006). Effects of diel temperature fluctuations on growth, oxygen consumption and proximate body composition in the sea cucumber *Apostichopus japonicus* Selenka. *Aquaculture*, 255, 514–521.
- Du, W. G., & Feng, J. H. (2008). Phenotypic effects of thermal mean and fluctuations on embryonic development and hatching traits in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Experimental Zoology*, 309A, 138–146.
- Folguera, G., Bastías, D. A., Caers, J., Rojas, J. M., Piulachs, M. D., Bellés, X., & Bozinovic, F. (2011). An experimental test of the role of environmental temperature variability on ectotherm molecular, physiological and life-history traits: Implications for global warming. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 159A, 242–246.
- Frost, D. R. (2025). *Amphibian species of the world: An online reference* (Version 6.2). American Museum of Natural History.
- Gosner, K. L. (1960). A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16, 183–190.
- Hochachka, P. W., & Somero, G. N. (2002). *Biochemical adaptation: Mechanism and process in physiological evolution*. Oxford University Press.
- Huey, R. B., & Berrigan, D. (2001). Temperature, demography, and ectotherm fitness. *The American Naturalist*, 158, 204–210.
- Kehr, A. I., & Marangoni, F. (1999). Variación intrapoblacional en el crecimiento y tamaño en la metamorfosis de *Bufo paracnemis*, bajo condiciones naturales. *Neotrópica*, 45, 63–68.
- Kern, P., Cramp, R. L., & Franklin, C. E. (2015). Physiological responses of ectotherms to daily temperature variation. *The Journal of Experimental Biology*, 218, 3068–3076.
- Kingsolver, J. G., & Gomulkiewicz, R. (2003). Environmental variation and selection on performance curves. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 470–477.
- Kingsolver, J. G., Izem, R., & Ragland, G. J. (2004). Plasticity of size and growth in fluctuating thermal environments: Comparing reaction norms and performance curves. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 450–460.
- Kingsolver, J. G., & Huey, R. B. (2008). Size, temperature, and fitness: Three rules. *Evolutionary Ecology Research*, 10, 251–268.
- Kingsolver, J. G., Ragland, G. J., & Diamond, S. E. (2009). Evolution in a constant environment: Thermal fluctuations and thermal sensitivity of laboratory and field populations of *Manduca sexta*. *Evolution*, 63, 537–541.
- Kjaersgaard, A., Le, N., Demontis, D., Novicic, Z. K., Loeschcke, V., & Pertoldi, C. (2012). The effect of developmental temperature fluctuation on wing traits and stressed locomotor performance in *Drosophila melanogaster*, and its dependence on heterozygosity. *Evolutionary Ecology Research*, 14, 803–819.
- Les, H. L., Paitz, R. T., & Bowden, R. M. (2007). Experimental test of the effects of fluctuating incubation temperatures on hatching phenotype. *Journal of Experimental Zoology*, 307A, 274–280.
- Morello, J., Matteucci, S. D., Rodríguez, A. F., & Silva, M. E. (2012). *Ecorregiones y complejos ecosistémicos de Argentina*. Ediciones FADU.
- Niehaus, A. C., Wilson, R. S., & Franklin, C. E. (2006). Short- and long-term consequences of thermal variation in the larval environment of anurans. *Journal of Animal Ecology*, 75, 686–692.
- Niehaus, A. C., Angilletta, M. J., Sears, M. W., Franklin, C. E., & Wilson, R. S. (2012). Predicting the physiological performance of ectotherms in fluctuating thermal environments. *Journal of Experimental Biology*, 215, 694–701.
- Petavy, G., David, J. R., Debat, V., Gibert, P., & Moreteau, B. (2004). Specific effects of cycling stressful temperatures upon phenotypic and genetic variability of size traits in *Drosophila melanogaster*. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 873–890.
- Ruel, J. J., & Ayres, M. P. (1999). Jensen's inequality predicts effects of environmental variation. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 361–366.
- Sanabria, E. A., Quiroga, L. B., & Martino, A. L. (2012). Seasonal changes in the thermal tolerances of the toad *Rhinella arenarum* (Bufonidae) in the Monte Desert of Argentina. *Journal of Thermal Biology*, 37, 409–412.