

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO



TESIS DOCTORAL

Respuestas fenotípicas en larvas de anuros a  
situaciones cambiantes en los factores bióticos y  
abióticos

Lic. Valeria I. Gómez

Director: Dr. Arturo I. Kehr

Codirectora: Dra. Estela C. Lopretto

2012

*A Ale*

*Mientras los hombres sean libres para preguntar lo que deben,  
libres para decir lo que piensan, libres para pensar lo que quieran,  
la libertad nunca se perderá y la ciencia nunca retrocederá.*

*Robert Oppenheimer*

## AGRADECIMIENTOS

*A veces sentimos que lo que hacemos es tan solo una gota en el mar,  
pero el mar sería menos si le faltara esa gota.*

A todas aquellas personas e instituciones que contribuyeron a la realización de este trabajo, aportando desde un mínimo detalle hasta una contención y apoyo total e incondicional. A todos ellos, cuando la gratitud es tan absoluta las palabras sobran.

A mis padres, María Cristina y José, entre tantas cosas, por haberme enseñado desde el ejemplo, a trabajar con responsabilidad, dedicación y vocación.

A mis hermanos, Marita y Luis, por todo el cariño, el apoyo constante sin condiciones, por tantos momentos compartidos a lo largo de toda una vida. A Natalia, hermana de corazón, por regalarme junto a Luis, los dos soles de mi vida, Santy y Tomy.

A mi director Dr. Arturo Kehr, porque me acepto como integrante de su equipo de trabajo, dándome la posibilidad de iniciarme en la investigación. Por el apoyo y estímulo constante, por su enseñanza sin mezquindades. Las correcciones oportunas acompañadas de paciencia. Por sus preocupaciones y consejos a nivel profesional y en aspectos no relacionado al trabajo.

A mi codirectora la Dra. Estela Lopretto, en primer lugar porque aceptó codirigir este trabajo. Por su profesionalismo, compromiso, y por su gran predisposición para facilitarme la realización de tramites en la ciudad de La Plata. Porque sus correcciones y sugerencias me enriquecieron profesionalmente.

A Cynthia González, mi compañera de laboratorio, que desde el primer día me recibió en su pequeño lugar de trabajo con la mejor onda. Por estar siempre dispuesta ayudarme cada vez que necesite algo. Por su compañerismo, estímulo constante, comprensión, confianza. Por todos los momentos de alegrías y angustias compartidos a los largo de estos últimos años.

A mis compañeros de trabajo Marta Duré, Eduardo Schaefer, Rodrigo Cajade, Virginia Fernández y Monika Hamann, porque estuvieron presentes en todo momento, dispuestos a

brindarme su ayuda cuando la precisé. Por todo el buen humor y la buena onda que aportan a cada jornada haciendo que el trabajo sea más ameno.

A las autoridades del Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Dr. Juan J. Neiff y Oscar Orfeo, por permitirme desarrollar éste proyecto en la institución, brindándome el espacio físico y las condiciones necesarias para hacerlo.

A todo el personal del Centro de Ecología Aplicada del Litoral, investigadores, técnico y en especial a los becarios, con quienes compartimos las mismas sensaciones de inseguridad, ansiedad, dudas y certezas respecto a lo que hacemos. A todos por generar un agradable ambiente de trabajo, por la cordialidad y el respeto.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, por permitirme llevar adelante este proyecto y alcanzar la formación de posgrado.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por otorgarme las becas que permitieron financiar este trabajo.

A Analía, por su amistad de tantos años, por todo los momentos de distención y alegría compartidos.

A Fede, por brindarme su amistad, confianza, ánimo, tiempo.

**CONTENIDOS**

**Índice general**..... I  
**Índice de esquemas, figuras, fotografías y tablas**..... IV  
**Resumen**..... X  
**Summary**..... XIV

**Capítulo I: Introducción general:**

*Marco teórico*..... 1  
    Consideraciones adaptativas de la plasticidad fenotípica..... 3  
    La importancia de la plasticidad fenotípica en estudios ecológicos..... 5  
    Plasticidad fenotípica en larvas de anuros..... 6

*Hipótesis de estudio*..... 11  
*Objetivo general*..... 12  
*Objetivos particulares*..... 12  
*Metodología general*..... 13  
    Clasificación y descripción de las especies de anfibios..... 14  
    Clasificación y descripción de las especies de predadores..... 17  
    Recolección y mantenimiento de las posturas..... 18  
    Recolección y mantenimiento de los predadores..... 19  
    Experiencias en condiciones de laboratorio..... 20  
    Experiencias en condiciones de mesocosmo..... 21  
    Mediciones y análisis..... 22  
    Abreviaturas..... 24

*Bibliografía*..... 25

**Capítulo II: Efecto de los predadores sobre la morfología, crecimiento y desarrollo**

*Introducción*..... 32  
*Materiales y métodos*..... 34  
    Diseño experimental..... 34  
    Análisis estadístico..... 35

*Resultados*..... 36

*Physalaemus albonotatus*..... 36  
    Plasticidad morfológica con relación a los predadores..... 36  
    Plasticidad en la tasa de crecimiento y desarrollo con relación a los predadores..... 40

*Eclachistocleis bicolor*..... 42  
    Plasticidad morfológica con relación a los predadores..... 42

Plasticidad en la tasa de crecimiento y desarrollo con relación a los predadores.....	46
<i>Scinax nasicus</i> .....	48
Plasticidad morfológica con relación a los predadores.....	48
Plasticidad en la tasa de crecimiento y desarrollo con relación a los predadores.....	52
<i>Discusión</i> .....	54
Plasticidad morfológica con relación a los predadores.....	54
Plasticidad en el crecimiento y desarrollo.....	57
<i>Bibliografía</i> .....	60
 <b>Capítulo III: Efecto de la interacción entre la densidad y los predadores</b>	
<i>Introducción</i> .....	65
<i>Materiales y métodos</i> .....	67
Diseño experimental.....	67
Análisis estadístico.....	68
<i>Resultados</i> .....	69
<i>Physalaemus albonotatus</i> .....	69
Efecto de la densidad y señales de predadores sobre la morfología.....	69
Efecto de la densidad y los predadores sobre el crecimiento y desarrollo.....	71
<i>Rhinella schneideri</i> .....	75
Efecto de la densidad y señales de predadores sobre la morfología.....	75
Efecto de la densidad y los predadores sobre el crecimiento y desarrollo.....	76
<i>Scinax nasicus</i> .....	80
Efecto de la densidad y señales de predadores sobre la morfología.....	80
Efecto de la densidad y los predadores sobre el crecimiento y desarrollo.....	81
<i>Discusión</i> .....	91
<i>Bibliografía</i> .....	95
 <b>Capítulo IV: Rasgos de plasticidad en el comportamiento</b>	
<i>Introducción</i> .....	98
<i>Materiales y métodos</i> .....	100
Diseño experimental.....	100
Análisis estadístico.....	101
<i>Resultados</i> .....	102
<i>Physalaemus albonotatus</i> .....	102
Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la actividad y la ubicación.....	102
Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la actividad y la ubicación.....	108

<i>Rhinella schneideri</i> .....	113
Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichroua</i> sobre la actividad y la ubicación.....	113
<i>Scinax nasicus</i> .....	119
Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la actividad y la ubicación....	119
Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichroua</i> sobre la actividad y la ubicación.....	124
<i>Discusión</i> .....	130
Efecto de la densidad y señales de predadores y sobre la actividad.....	130
Efecto de la densidad y señales de predadores sobre la ubicación.....	132
<i>Bibliografía</i> .....	135
<b>Capítulo V: Efecto del hidroperiodo</b>	
<i>Introducción</i> .....	138
<i>Materiales y métodos</i> .....	140
Diseño experimental.....	140
Análisis estadístico.....	142
<i>Resultados</i> .....	143
<i>Physalaemus albonotatus</i> .....	143
Efecto de volumen de agua sobre la morfología, crecimiento y desarrollo.....	143
Efecto de la densidad sobre la morfología crecimiento y desarrollo.....	146
<i>Rhinella schneideri</i> .....	149
Efecto del volumen de agua sobre la morfología, crecimiento y desarrollo.....	149
Efecto de la densidad sobre la morfología, crecimiento y desarrollo.....	152
<i>Discusión</i> .....	155
<i>Bibliografía</i> .....	160
<b>Capítulo VI: Discusión general</b>	
<i>Discusión general</i> .....	163
<i>Bibliografía</i> .....	169
<b>Capítulo VII: Conclusiones</b>	
<i>Conclusiones</i> .....	170



## ÍNDICE DE ESQUEMAS, FIGURAS FOTOGRAFÍAS Y TABLAS

### Capítulo I: Introducción general

#### Fotografía N°

1.1: Ambiente típico de muestreo para todas las especies consideradas.....	18
1.2: Amplexo de <i>Rhinella schneideri</i> en un ambiente semipermanente.....	18
1.3: Posturas de <i>Physalaemus albonotatus</i> en un ambiente semipermanente.....	19
1.4: Posturas de <i>Rhinella schneideri</i> en un ambiente semipermanente.....	19
1.5: Posturas de <i>Scinax nasicus</i> en un ambiente semipermanente.....	19
1.6: Técnica de recolección de predadores en un ambiente semipermanente.....	20
1.7: Detalle de la distribución de los recipientes utilizados en el bioterio.....	21
1.8: Detalle de la ubicación de los recipientes puestos al azar para evitar el efecto de posición respecto a la luz recibida.....	21
1.9: Tanques utilizados para realizar experiencias en condiciones seminaturales.....	22
1.10: Larva de <i>Scinax nasicus</i> indicando las variables morfológicas consideradas.....	23

### Capítulo II: Efecto de los predadores

#### Esquema N°

2.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas.....	35
---	----

#### Figuras N°

2.1: Plasticidad en la morfología de las larvas de <i>Physalaemus albonotatus</i> .....	39
2.2: Plasticidad en el crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	41
2.3: Plasticidad en la morfología de las larvas de <i>Elachistocleis bicolor</i> .....	45
2.4: Plasticidad en el crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	47
2.5: Plasticidad en la morfología de las larvas de <i>Scinax nasicus</i> .....	51
2.6: Plasticidad en el crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	53

#### Tablas N°

2.1: ACP realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	37
2.2: MANCOVA realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	38
2.3: CV realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	38
2.4: MANOVA realizado con las variables tasa de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	41
2.5: CV realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	42
2.6: ACP realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	43

2.7: MANCOVA realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	44
2.8: CV realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	46
2.9: Kruskal-Wallis realizado sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	46
2.10: CV realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>E. bicolor</i> .....	48
2.11: ACP realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	49
2.12: MANCOVA realizado con las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	50
2.13: CV realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	50
2.14: Kruskal-Wallis realizado con las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	52
2.15: CV realizado sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	53

### Capítulo III: Efecto de la densidad

#### Esquema N<sup>o</sup>

3.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas.....	68
---	----

#### Figuras N<sup>o</sup>

3.1: Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la morfología de las larvas de <i>Physalaemus albonotatus</i> .....	73
3.2: Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>Physalaemus albonotatus</i> .....	74
3.3: Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichoura</i> sobre la morfología de las larvas de <i>R. schneideri</i> .....	78
3.4: Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>R. schneideri</i> .....	79
3.5: Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la morfología de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	84
3.6: Efecto de la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	85
3.7: Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la morfología de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	86
3.8: Efecto de la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre las tasas de crecimiento	

y desarrollo de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	87
<i>Tablas N°</i>	
3.1: Resultados del ACP realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> .....	72
3.2: Resultados de los Coeficientes de Variación realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> ..	74
3.3: Resultados de ACP realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> .....	77
3.4: Resultados de los Coeficientes de Variación realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> .....	79
3.5: Resultados de ACP realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> .....	83
3.6: Resultados de los Coeficientes de Variación realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> .....	83
3.7: Resultados de los Coeficientes de Variación realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> .....	85
3.8: Resultados de los Coeficientes de Variación realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> .....	87
3.9: Resultados de los ANOVAS realizados sobre las variables morfológicas de tres especies de larvas de anuros expuestas a señales de predadores.....	88
3.10: Resultados de los ANOVAS realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de larvas de anuros expuestas a señales de predadores.....	90
<b>Capítulo IV: Rasgos de plasticidad en el comportamiento</b>	
<i>Esquemas N°</i>	
4.1: Diseño experimental básico para todas la experiencias realizadas.....	101
4.2: Diseño del recipiente utilizado indicando los cuadrantes establecidos y el lugar de introducción de la señal de los predadores.....	101
<i>Figuras N°</i>	
4.1: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la actividad de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	103
4.2: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la ubicación de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	107
4.3: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la actividad de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	108

4.4: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la ubicación de las larvas de <i>P. albonotatus</i> .....	112
4.5: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la actividad de las larvas de <i>R. schneideri</i> .....	114
4.6: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la ubicación de las larvas de <i>R. schneideri</i> .....	118
4.7: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la actividad de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	120
4.8: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>B. elongatum</i> sobre la ubicación de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	123
4.9: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la actividad de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	125
4.10: Efecto de la interacción entre la densidad y señales de <i>M. dichrourea</i> sobre la ubicación de las larvas de <i>S. nasicus</i> .....	129

*Tablas N°*

4.1: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 1 -baja densidad).....	104
4.2: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 1 - baja densidad).....	105
4.3: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 2 - alta densidad).....	106
4.4: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 2 - alta densidad).....	106
4.5: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 4 - alta densidad).....	107
4.6: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> (tratamiento 1 - baja densidad).....	109
4.7: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> (tratamiento 1 - alta densidad).....	110
4.8: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>P. albonotatus</i> expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> (tratamiento 3 - alta densidad).....	111
4.9: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>R. schneideri</i> (alta densidad) expuestas a señales de <i>M. dichrourea</i> .....	114
4.10: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de	

<i>M. dichroua</i> (tratamiento 2 - baja densidad).....	115
4.11: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 3 - baja densidad).....	115
4.12: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 2 - alta densidad).....	116
4.13: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>R. schneideri</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 3 - alta densidad).....	117
4.14: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 1 - baja densidad).....	121
4.15: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 2 - baja densidad).....	121
4.16: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 3 - baja densidad).....	121
4.17: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>B. elongatum</i> (tratamiento 1 - alta densidad).....	122
4.18: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> (alta densidad) expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> .....	125
4.19: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 2 - baja densidad).....	126
4.20: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 3 - baja densidad).....	126
4.21: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 4 - baja densidad).....	127
4.22: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 1 - alta densidad).....	128
4.23: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 2 - alta densidad).....	128
4.24: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 3 - alta densidad).....	128
4.25: Test de Tukey realizado en las larvas de <i>S. nasicus</i> expuestas a señales de <i>M. dichroua</i> (tratamiento 4 - alta densidad).....	129

**Capítulo V: Efecto del hidroperiodo**

*Esquemas Nº*

5.1: Diseño experimental básico para todas la experiencias realizadas.....	141
--	-----

*Figuras Nº*

5.1: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre la morfología de las larvas de *P. albonotatus*..... 147

5.2: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *P. albonotatus*..... 148

5.3: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre la morfología de las larvas de *R. schneideri*..... 153

5.4: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *Rhinella schneideri*..... 154

*Tablas Nº*

5.1: Resultado del MANOVA realizado sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *P. albonotatus*..... 144

5.2: Resultado del MANOVA realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de *P. albonotatus*..... 144

5.3: Resultados de los Coeficientes de Variación realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de *P. albonotatus*..... 145

5.4: Resultados de los Coeficientes de Variación realizado sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *P. albonotatus*..... 145

5.5: Resultado de los test aleatorios (ANOVAS) realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de *P. albonotatus*..... 146

5.6: Resultado de los test aleatorios (ANOVAS) realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *P. albonotatus*..... 146

5.7: Resultado del MANOVA realizado sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *R. schneideri*..... 150

5.8: Resultado del MANOVA realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de *R. schneideri*..... 150

5.9: Resultados de los Coeficientes de Variación realizado sobre las variables morfológicas de las larvas de *R. schneideri*..... 151

5.10: Resultados de los Coeficientes de Variación realizado sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *R. schneideri*..... 151

5.11: Resultado de los test aleatorios (ANOVAS) realizados sobre las variables morfológicas de las larvas de *R. schneideri*..... 152

5.12: Resultado de los test aleatorios (ANOVAS) realizados sobre las variables tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas de *R. schneideri*..... 152

# RESUMEN

---

Las respuestas fenotípicas son, comúnmente, respuestas adaptativas de los organismos que por lo general se mantienen por selección natural. Por lo tanto, el conocimiento de la estructura de una población exige saber cómo influyen los diferentes factores bióticos y abióticos -grado de cambio ambiental, presencia de predadores y competidores- sobre los organismos, teniendo en cuenta sus ciclos de vida y las estrategias evolutivas involucradas.

Las larvas de anfibios son organismos muy interesantes para explorar la ecología de la plasticidad fenotípica ya que son capaces de ajustar su fenotipo a diferentes combinaciones de factores ambientales -por ejemplo presencia de predadores, competencia intraespecífica- y balancear estas fuerzas inductivas opuestas.

## HIPOTESIS DE ESTUDIO

**(1)** Las larvas responden a los predadores en función del riesgo de predación que cada uno representa, es decir presentan respuestas de tipo generalizadas ante predadores que comparten el hábitat, o tiene la misma probabilidad de captura y responden de manera específica ante predadores mas eficaces en cuanto a la tasa de ataque y consumición, lo cual está relacionado con el modo de vida de las larvas.

**(2)** Cuando la densidad de competidores es baja, los predadores inducen cambios en el comportamiento, morfología y crecimiento, en cambio cuando la densidad de competidores es alta, los cambios en comportamiento, morfología y crecimiento están dados por la presencia de competidores.

**(3)** Las larvas responden a cambios en el volumen de agua, acelerando el desarrollo y la tasa de crecimiento (cuando el volumen de agua disminuye) y retrasándolo cuando el volumen de agua se vuelve a restituir.

## OBJETIVO GENERAL

Analizar las respuestas fenotípicas manifestadas por larvas de anuros con distintas estrategias evolutivas ante factores bióticos y abióticos mediante el registro tanto de variaciones observadas en las tasas de crecimiento y desarrollo, así como en la actividad, y las variables morfológicas.

## OBJETIVOS PARTICULARES

**1)** Examinar los efectos de los predadores, larvas competidoras y factores abióticos - por ejemplo, diferencias en el volumen de agua- sobre las características morfológicas (longitud del cuerpo, longitud de la cola, altura del cuerpo, altura de la cola, altura de la musculatura caudal) de las larvas.

**2)** Evaluar cómo influyen sobre el crecimiento y desarrollo la presencia de diferentes tipos de predadores, distintas densidades de larvas competidoras y el efecto de las condiciones del hábitat (profundidad del cuerpo de agua, temperatura).

**3)** Observar la actividad y comportamiento de las larvas ante las diferentes combinaciones en los tratamientos.

## METODOLOGIA GENERAL

Para alcanzar estos objetivos se diseñaron cuatro modelos de experiencias a fin de corroborar las hipótesis propuestas. Los resultados de cada una de las experiencias fueron presentados en capítulos independientes.

En el capítulo 2, se analizó la influencias de las señales químicas de diferentes predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroua*) sobre la morfología, crecimiento y desarrollo en larvas pertenecientes a 3 especies de anuros (*Physalaemus albonotatus*, *Elachistocleis bicolor* y *Scinax nasicus*). Las mismas se realizaron en condiciones de laboratorio, las larvas fueron expuestas a señales químicas de los predadores y a un tratamiento de control. Los resultados mostraron que las larvas de anfibios responden de diferente manera ante la presencia de distintos tipos de predadores, observándose respuestas específicas -cualitativas- o generalizadas -cuantitativas- en diferentes especies, las cuales estarían en función del riesgo de predación percibido.

En el capítulo 3 se analizó la influencia de la densidad y la presencia de señales químicas de predadores sobre la morfología, crecimiento y desarrollo en larvas de *Rhinella schneideri*, *Physalaemus albonotatus* y *Scinax nasicus*. Las larvas estuvieron expuestas a cuatro tratamientos (grupos de cuatro y ocho individuos, con señales y sin señales químicas de los predadores). Los resultados mostraron que la densidad es un factor determinante en la dinámica poblacional de las larvas, observándose alteraciones tanto en la morfología, como en la tasa de crecimiento y desarrollo.



En el capítulo 4 se analizó el comportamiento en larvas de *Rhinella schneideri*, *Physalaemus albonotatus* y *Scinax nasicus* ante la presencia de señales químicas de predadores y diferentes densidades de larvas, siguiendo el diseño realizado en el capítulo anterior. Los resultados indicaron que la densidad promueve diferentes niveles de actividad en las larvas, observándose un incremento en la actividad cuando la densidad es alta. A su vez en la mayoría de las especies se observó una tendencia a alejarse de la zona de riesgo, indicando un comportamiento antipredador en las larvas, cuya intensidad varió entre las diferentes especies de presas y el tipo de predador al que fueron expuestas.

En el capítulo 5 se analizó el efecto de la variación en el volumen de agua sobre la morfología, crecimiento, y desarrollo en larvas de *Rhinella schneideri* y *Physalaemus albonotatus*. Las larvas de anfibios estuvieron expuestas a una constante reducción y aumento del volumen de agua, a fin de determinar la influencia del hidroperiodo sobre las mismas. En estas experiencias no se observaron diferencias en las variables consideradas, indicando que el hidroperiodo no tuvo una influencia significativa sobre las mismas. Sin embargo se observó que larvas características de ambientes semipermanentes presentaron mayores tiempos de desarrollo que aquellas que habitan ambientes más temporarios.

## CONCLUSIONES

- ✓ Todas las especies de larvas de anuros estudiadas presentaron respuestas plásticas ante cambios en los factores bióticos, sin observarse en este trabajo influencias de los factores abióticos sobre ellas.
- ✓ Todas las especies de larvas de anuros estudiadas fueron capaces de reconocer señales químicas de predadores específicos.
- ✓ Se observaron respuestas específicas y generalizadas en las larvas ante la presencia de señales químicas de predadores, las cuales estuvieron en función del tipo de predador.
- ✓ La presencia de señales químicas de predadores no tuvo influencia sobre la tasa de desarrollo de las larvas.
- ✓ No se observó una relación entre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo, indicando que son variables que se comportan de manera independiente.

- ✓ Se observó un comportamiento diferencial en las larvas respecto a la disposición que adoptan frente a la presencia de señales químicas de predadores, el cual varió de acuerdo al tipo de predador y la densidad.
- ✓ La actividad de las larvas fue influenciada por el efecto de la densidad. Se observó que a altas densidades la proporción de larvas activas fue mayor en *Physalaemus albonotatus* y en *Scinax nasicus*.
- ✓ La presencia de señales químicas de predadores produjo una tendencia al agrupamiento en todas las especies de larvas de anfibios.
- ✓ Las larvas de *Physalaemus albonotatus* invirtieron principalmente en respuestas morfológicas, observándose una baja respuesta en el comportamiento ante la presencia de señales químicas de predadores.
- ✓ Las larvas de *Scinax nasicus* respondieron a las señales de predadores con cambios en el comportamiento sin observarse modificaciones evidentes en la morfología.
- ✓ En todas las especies de larvas de anuros se observó una tendencia al alejamiento de la zona de riesgo; sin embargo, el tiempo que los individuos se mantuvieron alejados varió entre especies y en función del predador al cual estuvieron expuestos.
- ✓ Las larvas expuestas a bajas densidades invirtieron principalmente en crecimiento, probablemente debido a una abundante disponibilidad de recursos.
- ✓ En las especies estudiadas los cambios en el volumen de agua no tuvieron influencia sobre la morfología, crecimiento o desarrollo de las larvas.
- ✓ Se observó que larvas con mayor flexibilidad en lo que a selección de hábitats se refiere (*Rhinella schneideri*), necesitaron un periodo de tiempo igual al doble que las larvas de ambientes temporarios (*Physalaemus albonotatus*) para alcanzar el mismo estadio de desarrollo, probablemente debido al ciclo de vida de las larvas y las diferencias en las tasas de crecimiento observadas.

# SUMMARY

---

Phenotypic responses are usually adaptive responses of the organisms that usually are preserved by natural selection. Therefore, the knowledge of the structure of a population requires to know how the different biotic and abiotic factors have influence on the organism (degree of environmental change, presence of predators and competitors), considering its cycles of life and evolutionary strategy.

The anuran tadpoles are very interesting organisms to explore the ecology of the phenotypic plasticity because they are able to adjust their phenotype to different combinations from environmental factors (for example presence of predators, intraspecific competition) and to balance these opposite inductive forces.

## HYPOTHESIS

- 1)** The anuran larvae present generalized responses to predators that share the habitat, or has the same probability of capture, and respond specifically to predators more effective with regard to the rate of attack and consumption.
- 2)** When the density of competitors is low, the predators induce changes in the behavior, morphology and growth; however when the density of co-specific is high, the competitors induced responses in behavior, morphology and growth.
- 3)** The anuran larvae respond to changes in the volume of water, accelerating the development and growth rate (when the volume of water is decreasing) and delaying when the volume of water becomes to restore.

## GENERAL GOAL

Analyze phenotypic responses expressed by anurans larvae with different evolutionary strategies against biotic and abiotic factors through the registry of variations observed in growth rate, activity and morphological variables.

## SPECIFIC GOALS

- 1)** Examine the effects of chemical cues of predators, presence of co-specific and abiotic factors (for example, differences in the volume of water) on the morphological

characteristics of the larvae (body length, tail length, body depth, tail depth, tail muscle depth).

**2)** Evaluate how influence the presence of different type of predators, the habitat condition (different water volume, temperature), and density of co-specific on the growth and development rate of the larvae.

**3)** Observe the activity and behavior of the larvae through the different combinations in the treatments.

## GENERAL METHODOLOGY

It was designed four experiences to corroborate the hypothesis. The results were exposed in different chapter.

Chapter 2: It was analyzed the influence of chemical cues of predators (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*) on morphology, growth and development rate in three species of anuran tadpoles (*Physalaemus albonotatus*, *Elachistocleis bicolor* y *Scinax nasicus*). The experiments were performing in laboratory conditions, it were realized three treatment: chemical cues of each predator and a control group. The results showed that tadpoles exhibit different responses to diverse predators; it was observed that the larvae were able to display specific responses (qualitative) or generalized responses (quantitative) which were in relation to the type of predator.

Chapter 3: It was analyzed the influence of density and chemical cues of predators on morphology, growth and development rate in tadpoles of *Rhinella schneideri*, *Physalaemus albonotatus* y *Scinax nasicus*. It were realized four experiment (group of 4 and 8 individuals, with and without chemical cues of predators). The results showed that density was an important factor in population dynamic of tadpoles, it was observed changed in morphology growth and developmental rate.

Chapter 4: It was analyzed the behavior of the tadpoles of *Rhinella schneideri*, *Physalaemus albonotatus* and *Scinax nasicus* exposed to chemical cues of predators and different larval densities, the experimental followed the designed performed in previous studies (Chapter 3). The results showed that density promoted different level of activity in tadpoles, it was observed an increased in activity when density was high. In the majority of species was observed a tendency to move away of the risk zone (zone of the aquarium

where it was introduced the chemical cues of predators), which is indicated an antipredator behavior in the larvae. The intensity of the responses varied in relation to the type of predator.

Chapter 5: It was analyzed the effect on the variation in the volume of water on the morphology, growth and development of the tadpoles of *Rhinella schneideri* and *Physalaemus albonotatus*. The anuran tadpoles were exposed to a constant reduction and a constant increase in water volume with the goal to determine the influence of hydroperiod. In these experiences was not observed difference in the considered variables, which indicated that hydroperiod did not have influence in the studied variables. However, it was observed that larvae that occur in habitats more flexible showed more time of development in relation to the tadpoles that occur in temporary ponds.

## CONCLUSIONS

- ✓ All the species studied of anuran larvae displayed plastic responses to changes in the biotic factors, without being observed in this study, influences of the abiotic factors on the tadpoles.
- ✓ All the species studied of anuran larvae were able to recognize chemical signals of specific predators.
- ✓ It was observed specific and generalized responses in tadpoles faced to chemical cues of predators. These responses were in relation to the type of the predator.
- ✓ Tadpoles that were maintained to low density invest principally in growth, probably due to abundant resource availability.
- ✓ Chemical cues of predators did not influence development rate of tadpoles.
- ✓ It was not observed a relation between growth and development rate of tadpoles. Suggest that these variables are independent between them.
- ✓ A different behavior was observed in the larvae in relation to the disposition that they adopt where are in presence of chemical cues of predators. The observed responses vary according to the type of predator and the density.

- ✓ Tadpoles activity was influenced by the density. It was observed that when density was high, the proportion of active larvae was superior in individuals of *Physalaemus albonotatus* y *Scinax nasicus*.
- ✓ The presence of chemical signals of predators produced a tendency to grouping in all the species of anuran larvae.
- ✓ It was observed in all the species of anurans larvae a tendency to distance of the zone of risk, nevertheless the time that the individuals stayed remote varied between species and in relation to the predator which they were exposed.
- ✓ In the studied species, changes in the volume of water did not have influence on the morphology, growth or development of the larvae.
- ✓ It was observed that larvae with greater flexibility in relation to selection of habitats (*Rhinella schneideri*) need a period of time equal to the double that the temporary larvae (*Physalaemus albonotatus*) to reach the same stage of development, probably due to the cycle of life of the larvae and to the differences observed in rates of growth.

## Capítulo I: Introducción general



### MARCO TEÓRICO

Si se enmarca en el contexto de una síntesis moderna, el rol del ambiente en la evolución de los organismos puede ser más o menos resumido en la frase “el ambiente propone, la selección natural dispone”, lo cual expresa la relación unilateral entre el ambiente y la adaptación, en la orientación de la dirección de los cambios evolutivos.

El organismo es visto como un “objeto pasivo” sobre el que actúan fuerzas evolutivas. Mientras por un lado está el ambiente generando problemas al azar, respecto a la organización y funcionamiento del organismo, por el otro está la maquinaria genética interna del organismo, buscando soluciones al azar a los problemas propuestos por el ambiente (Lewontin 2000).

En este contexto, la plasticidad fenotípica suele ser definida como la formación de múltiples fenotipos a partir de un solo genotipo, dependiendo de las condiciones ambientales (Pigliucci *et al.* 2006). En la actualidad, existe gran cantidad de evidencias que muestra cómo una extensa variedad de organismos expresan una amplia plasticidad fenotípica en respuesta a aspectos bióticos y abióticos de sus ambientes (Karban y Baldwin 1997, DeWitt y Scheiner 2004). Estas respuestas plásticas incluyen cambios en el comportamiento, fisiología, morfología, crecimiento, historias de vida, demografía y pueden ser expresadas ya sea dentro de la vida de un solo individuo (Young *et al.* 2003), como a través de generaciones (Agrawal *et al.* 1999).

También existen diferentes formas en las que el fenómeno de plasticidad puede ser clasificado, basado en la naturaleza del rasgo de interés (morfológicos, fisiológicos, y de comportamiento), o en la naturaleza de la señal que produce el ambiente (dieta, densidad poblacional, temperatura y fotoperíodo), y esto es interpretado por un sistema

de desarrollo plástico o el rendimiento relevante del organismo (evitar al predador - dispersión de defensas - explotación de recursos) en el contexto ecológico (Fusco y Minelli 2010).

Los estudios que analizan cómo afecta la plasticidad la interacción de los organismos con su ambiente típicamente se enfocan en: I) factores ambientales bióticos y abióticos (temperatura o predación) y II) aspectos ecológicamente relevantes de respuestas fenotípicas a un factor, ya que frecuentemente el fenotipo alterado afecta subsecuentes interacciones. Por ejemplo, los moluscos, expuestos a fuertes corrientes de agua producen apéndices de alimentación cortos (Marchinko 2003), lo cual afecta la obtención del alimento; de manera similar, las plantas alteran el crecimiento y estructura de las raíces en respuesta a diferentes concentraciones de nutrientes, maximizando la toma de nutrientes en suelos áridos e incrementando la captura de nutrientes esenciales, tales como fosfatos, afectando por lo tanto, las interacciones competitivas entre especies de plantas (Hodge 2004).

Numerosos estudios han demostrado que la plasticidad afecta las interacciones directas entre los individuos con su ambiente biótico (predación, herbivoría y competencia) y abiótico (temperatura, luz, hidroperiodo) en una variedad de formas y en un amplio rango de taxones (Karban y Baldwin 1997, DeWitt y Scheiner 2004). No obstante, la mayoría de las investigaciones realizadas hasta el momento sobre interacciones indirectas vía plasticidad han examinado el comportamiento antipredador. Sin embargo, la plasticidad morfológica también puede causar interacciones indirectas (Raimondi *et al.* 2000), y es probable que cualquier tipo de plasticidad pueda alterar la dirección y la fuerza de estas interacciones. Aunque la mayoría de los trabajos se han enfocado en respuestas plásticas a condiciones bióticas, las respuestas plásticas a factores abióticos también pueden resultar en efectos indirectos. Por ejemplo, las plantas pueden responder fenotípicamente cuando “predicen” un cambio atmosférico. Éstas responden elevando el CO<sub>2</sub> por un cambio químico en las hojas, lo cual reduce la calidad del tejido nutricional para los herbívoros. Esto afecta el comportamiento de alimentación, el tiempo de desarrollo y riesgo de predación (Stiling *et al.* 2003), lo que conlleva un gran efecto sobre la dinámica de la comunidad (Korner 2000).



Por otro lado, muchos organismos tienen la habilidad de modificar el ambiente que ellos experimentan. En efecto; trabajos recientes han demostrado que la plasticidad puede tener implicancias en la construcción del nicho y esto es especialmente interesante cuando las condiciones ambientales conducen a mejoras (Donohue 2005). Por ejemplo, en respuesta a las sombras producidas por plantas vecinas, muchas plantas alargan los internodos para frenar la competencia, la respuesta fotosintética que atrae a los órganos fotosintéticos de estos individuos, es una luz más favorable en el ambiente. La construcción del nicho también puede introducir modificaciones que crean subsecuentes interacciones entre los individuos y su ambiente.

### **Consideraciones adaptativas de la plasticidad fenotípica**

El reconocimiento de que la plasticidad pueda ser adaptativa ha estimulado una amplia variedad de estudios respecto a cómo altera las interacciones entre individuos y su ambiente (Karban y Baldwin 1997, Pigliucci 2001). Aunque estos programas de investigación han sido ampliamente motivados por cuestiones evolutivas, los estudios de plasticidad adaptativa tales como defensas y ofensas inducidas (Karban y Agrawal 2002, Schmitz *et al.* 2003) han tenido también claras implicancias ecológicas. Por ejemplo, en el este de África, la herbivoría por elefantes y jirafas ha inducido que las espinas de protección en los árboles de *Acacia drepanolobium* sean mayores y más numerosas (Young *et al.* 2003), lo cual enfatiza las habilidades de competencia y supervivencia de *A. drepanolobium* cuando arriban subsecuentemente los herbívoros.

En los últimos años, ha crecido una sensación de insatisfacción con respecto a la imagen de las descripciones de cambios evolutivos que han ido emergiendo. Éstos pareciera que reducen el origen de la variación a mutación y recombinación genética, no solo pasando por alto el crecimiento en masa de los datos de variación epigenética heredable (Jablonka y Lamb 2005, Gilbert y Epel 2009), sino también fallando en explicar las rutas evolutivas de los cambios, las que pueden ser muy bien entendidas solo con tomar en cuenta la influencia ambiental del fenotipo a través de los procesos ambientales (Minelli y Fusco 2008).

La evolución fenotípica depende de la variación en el fenotipo, y en metazoos y otros organismos multicelulares, la variación fenotípica -cuando no está explícitamente

restringida a un estado de desarrollo dado- es un cambio en estadios de desarrollo a través de trayectorias en la ontogenia (Fusco 2001). El trayecto de un organismo es el resultado de una única interacción entre su genoma, la secuencia temporal de variación externa a la cual es expuesta durante su vida a eventos al azar, y el nivel de interacción molecular en sus tejidos (Lewontin 2000). Así el proceso de desarrollo es más largo y complejo que el sólo desarrollo genético y hay una plétora de componentes, inducidos ambientalmente, de variación en el desarrollo que son relevantes tanto para la ecología como para la evolución de las especies (Gilbert *et al.* 2010); de modo que en los procesos de variación fenotípica, los genes y el ambiente están conectados de manera compleja (Crispo 2007). Además, la capacidad de expresar el uso de recursos morfológicos facultativos en respuesta a diferentes condiciones ambientales, puede representar para sí mismo una innovación dominante que accione una radiación adaptativa (West-Eberhard 2003). Esta plasticidad fenotípica puede facilitar cambios máximos en el paisaje adaptativo que no sería posible vía la acumulación de cambios genéticos (Price *et al.* 2003, Schlichting 2004, Pfennig *et al.* 2006). Si esta plasticidad es acompañada por asimilación genética o acomodación genética, puede resultar una radiación o especiación adaptativa (West-Eberhard 2003).

Como con cualquier rasgo del organismo, la forma en la cual un individuo responde a la influencia ambiental está sujeta a cambios evolutivos. El rol ecológico de la evolución de la plasticidad fenotípica provoca actualmente un debate intenso en los estudios evolutivos. Aunque es universalmente conocido que la plasticidad fenotípica es una propiedad importante del sistema de desarrollo que permite a los organismos enfrentarse a un ambiente impredecible y/o heterogéneo, su rol en la evolución adaptativa permanece polémico. Por ejemplo, aunque es ampliamente conocido que la plasticidad fenotípica puede incrementar la supervivencia de un organismo ante una condición específica, no hay un acuerdo general en si la plasticidad puede conducir a la evolución de rasgos “nobles” y promover la diversidad taxonómica, o si produce algún efecto de aceleración o retardo de los cambios evolutivos (Price *et al.* 2003, West-Eberhard 2003).

### **La importancia de la plasticidad fenotípica en estudios ecológicos**

Existe un gran número de investigaciones recientes que demuestran cómo la plasticidad altera las interacciones entre los individuos y su ambiente, de tal forma que influencia la estabilidad y la biodiversidad local de las poblaciones y comunidades. En dichos estudios se propone que, como la plasticidad puede alterar directa e indirectamente la interacción entre los individuos con el ambiente, en última instancia éstos pueden afectar muchos procesos ecológicos, tales como la dinámica de poblaciones y comunidades, y aspectos de la comunidad en el funcionamiento del ecosistema (Miner *et al.* 2005). Hay un gran número de trabajos sobre plasticidad en el comportamiento de los animales y sus efectos a nivel de poblaciones y comunidades, los cuales se han enfocado en distintas áreas del “comportamiento ecológico”.

Recientemente, muchos investigadores han comenzado a considerar cómo la plasticidad afecta las interacciones indirectas en ensamblajes de múltiples especies. Desde décadas pasadas, los ecólogos están interesados en las interacciones indirectas, que fueron referidas primariamente, a los efectos indirectos de la consumición (Wootton 1994). Un predador decrece la densidad de su presa, lo cual en forma alternada cambia la fuerza de la interacción entre la presa y su especie. Consecuentemente el predador, por consumir la presa, afecta a una tercera especie, produciendo cambios en la densidad a través de interacciones indirectas. Por ejemplo, las larvas de odonatos del género *Anax*, a través de su consumo de larvas de anfibios, indirectamente interactúan con las comunidades del perifiton (Peacor y Werner 2001). Cuando las larvas de *Anax* están presentes, consumen renacuajos (reduciendo su densidad), y a su vez inducen a las larvas a forrajear menos, lo cual decrece la presión de forrajeo de los renacuajos sobre las algas, incrementando la densidad de las mismas.

Este campo de investigación se está incrementando rápidamente (Werner y Peacor 2003, Preissier *et al.* 2005) y demuestra que la plasticidad, por alteración de las interacciones indirectas, puede influenciar la fuerza de la competencia (Relyea 2000), facilitación (Sih *et al.* 1998) y cascadas tróficas (Trussell *et al.* 2002), así como causar efectos múltiples que son dependientes de los predadores (Vonesh y Osenberg 2003).

Además de posiblemente promover la formación de nuevas especies, el recurso del polifenismo puede incrementar en forma indirecta la diversidad reduciendo el riesgo de

extinción. En otras palabras, puede mantener la existencia de las especies. Cualquier factor que reduce el riesgo de extinción puede tender a promover la riqueza de especies, ya que (I) direcciona mas especies en un clado, cada uno de los cuales provee una oportunidad adicional para la especiación, y (II) le da al clado mas tiempo para diversificarse. Así, una reducción de la extinción indirectamente conduce a una gran riqueza de especies a través de un gran número de linajes. El polifenismo puede jugar un rol poco valorado en la disminución de riesgo de extinción en un linaje dado, en particular porque desarrolla un mecanismo por el cual un organismo puede responder rápidamente y adaptarse a un cambio ambiental (West-Eberhard 1989); los organismos en los cuales el recurso del polifenismo se ha desarrollado deberían ser menos sensibles a los cambios ambientales que aquellos en los cuales no se ha desarrollado.

Por otra parte, como el polifenismo permite a organismos ajustarse rápidamente a los ambientes variables, tales organismos deben también poder ocupar una gama más amplia de tipos de hábitats. La capacidad de invadir diversos hábitats puede, de tal modo, reducir el riesgo de un linaje en extinción; los organismos que se distribuyen más extensamente parecen ser menos vulnerables a la extinción (Jablonski 1986), quizá porque son menos susceptibles al deterioro de cualquier hábitat o a la parte de su gama geográfica (Pfennig y McGee 2010).

### **Plasticidad fenotípica en larvas de anuros**

Los organismos que desarrollan la habilidad de responder a la variación ambiental deben reunir cierto número de condiciones (Schlichting y Pigliucci 1998), las cuales están ciertamente incluidas en la mayoría de las especies de larvas de anfibios que se enfrentan al riesgo de predación, por ejemplo, la utilización diferencial del espacio y el tiempo.

Cuando se considera cómo los predadores afectan la metamorfosis de los anfibios, se debe tener en cuenta, por un lado, el enunciado de los modelos versus la realidad de cómo la presa responde a los predadores en la naturaleza. Uno de los modelos clásicos planteado por Wilbur y Collins (1973) sugiere que existe cierta “decisión” por parte de las larvas respecto a metamorfosearse tempranamente, pero con un tamaño menor, versus metamorfosearse más tardíamente con mayor tamaño. Poco después Smith-Gill y Berven (1979), desde una visión más fisiológica, propusieron que el tiempo hasta la metamorfosis

es dependiente de la tasa de diferenciación, mientras que el tamaño del cuerpo en cualquier etapa de la metamorfosis es función de ambos, crecimiento y tasa de diferenciación. En la década de los '80, Warner y Gillian (1984) y Werner (1986) observaron que el riesgo de predación puede ser variable entre hábitats, y concluyeron que esta variación juega un rol importante en la "decisión" de metamorfosearse por parte de las larvas. En fecha mas reciente, Day y Rowe (2002) plantean que hay un tamaño mínimo y máximo de metamorfosis produciendo un rango de tamaño particular.

Si se examinan estos modelos se comprueba que los únicos factores que inducen cambios sobre estos rasgos son la tasa de crecimiento y que, en algunos casos, hay una evaluación por parte de la presa del riesgo de predación. Sin embargo, los rasgos que se asumen como fenotípicamente plásticos son aquellos dos rasgos correspondientes a la historia de vida (tamaño y tiempo a la metamorfosis). No obstante, los predadores tienen diversos efectos adicionales sobre las larvas que pueden jugar un importante rol en el tiempo de metamorfosis, incluyendo una reducción de la competencia por disminución de la población de la presa, selección de la variación fenotípica debido a la muerte no-azarosa de la presa, y por la inducción de rasgos morfológicos y de comportamiento que traen aparejado el costo de reducir el crecimiento y el desarrollo (Relyea 2007).

Debido al gran riesgo de mortalidad producido por los predadores, no sorprende que muchas larvas de anfibios hayan desarrollado la capacidad de ajustar la cantidad de tiempo que pasan en el estado larval cuando se encuentran en ambientes que presentan un alto o bajo riesgo de predación. En ambientes con predadores (Van Buskirk y Relyea 1998) existen señales ambientales confiables (típicamente señales químicas emitidas por los predadores) (Kats y Dill 1998) produciéndose un *trade off* (compromiso) entre el riesgo de metamorfosearse tempranamente con un tamaño corporal pequeño, versus metamorfosis tardías con tamaños más grandes (Smith 1987, Semlitsch *et al.* 1988).

Entre los rasgos del comportamiento, se ha observado que las especies con larvas mas activas son consumidas en mayor medida por los predadores (Skelly 1994, Relyea 2001b); en cuanto a los rasgos morfológicos, diversos estudios han señalado que las larvas sobreviven mejor a la predación cuando poseen una cola relativamente mas alta (Van Buskirk *et al.* 1997, Van Buskirk y Relyea 1998).

Existe gran cantidad de datos del efecto “miedo” producido por el predador sobre la metamorfosis de los anfibios. Esta abundancia de información ha ocurrido porque dos décadas atrás los investigadores descubrieron que las larvas de anfibios respondían a las señales químicas emitidas por los predadores acuáticos (Petranka *et al.* 1987), las cuales estaban compuestas tanto por señales de alarmas como por la liberación de hormonas al medio (Schoeppner y Relyea 2005). Durante décadas pasadas ha existido una explosión de estudios documentando cambios inducidos por el predador en el comportamiento y morfología de larvas de anfibios. En general muchas especies de larvas forrajean menos, usan mas el refugio y desarrollan relativamente colas mas altas y cuerpos mas pequeños (Lardner 2000, Relyea 2001a, Lane y Mahony 2002, Van Buskirk 2002); estas defensas parecen ser adaptativas porque hacen que la larva sea mas resistente a la predación (Van Buskirk *et al.* 1997, Van Buskirk y Relyea 1998), pero trae aparejado el costo de un menor crecimiento y desarrollo (Skelly 1992, Van Buskirk 2000, Relyea 2002a-b) ya que el predador induce a la larva a pasar menos tiempo alimentándose (forrajeando), lo cual produce que la zona bucal raspadora sea relativamente mas pequeña, y por lo tanto desarrollan un intestino relativamente más corto y, por ende, menos eficiente (Relyea y Auld 2005, Kehr y Gómez 2009).

Sin embargo, los individuos pueden metamorfosearse mas rápido ante la presencia de predadores solo si los rasgos de historia de vida son plásticos; la ocurrencia de una costosa plasticidad en el comportamiento y morfología puede causar que los individuos retrasen la metamorfosis hasta alcanzar un tamaño adecuado para la misma, aunque también se deben considerar los efectos positivos indirectos en los recursos de las larvas (Peacor 2002).

El costo de las defensas inducidas por el predador en las larvas puede ser expresada no solo a través de un menor desarrollo sino también de un menor crecimiento. Como fuera observado por Smith-Gill y Berven (1979), ambas variables están a menudo correlacionadas, pero la correlación no es perfecta, particularmente en estadios larvales tardíos (Leips y Travis 1994). Cuando el crecimiento y desarrollo están altamente correlacionados los anfibios que viven con predadores aislados (efectos no letales) pueden experimentar una menor tasa de crecimiento y desarrollo, y como resultado se metamorfosean mas tarde pero con un mismo tamaño que los coespecíficos que no

estuvieron expuestos a ambientes con predadores; ello obedece a que la menor tasa diaria de crecimiento es de algún modo compensada mediante un mayor número de días en estado larval. Este patrón en las tasas parece ser común ya que ha sido señalado por diferentes autores (Babbitt 2001, Van Buskirk y Saxe 2001, Altwegg 2002a, Relyea 2002c). Sin embargo, cuando el crecimiento y desarrollo no están altamente correlacionados, hay dos posibles resultados: **A)** si el desarrollo es negativamente afectado por la inducción de las defensas larvales pero la tasa de crecimiento no, es posible encontrar que los estados larvales de anfibios expuestos a predadores colocados en contenedores tarden más tiempo en metamorfosearse, y emergen a un mayor tamaño que las larvas que no estuvieron expuestas a las señales de predadores. Este tipo de respuestas ocurre normalmente y fue señalado en una gran cantidad de trabajos previos (Laurila y Kujasalo 1999, Nieceza 2000, Babbitt 2001, Altwegg 2002 a-b, Barnett y Richardson 2002, Vorndran *et al.* 2002). **B)** Alternativamente, si la tasa de crecimiento es afectada en forma negativa por la inducción de las defensas en las larvas pero no el desarrollo, es posible observar casos en los que los anfibios que viven en ambientes con predadores aislados se metamorfosean al mismo tamaño pero experimentan una tasa de crecimiento diaria menor y, como resultado, emergen con un menor tamaño. Este patrón parece ser menos común habiéndose observado solamente en los estudios de Skelly y Werner (1990) y de Lardner (2000).

La realidad es que las señales químicas de predadores pueden tener efectos negativos directos en el crecimiento de la presa por inducir costosamente las defensas morfológicas y de comportamiento. Por supuesto, bajo alta competencia, los predadores pueden tener efectos indirectos positivos en el crecimiento de la presa, por una reducción inicial del forrajeo de modo de estimular el incremento de recursos (Abrams y Rowe 1996, Peacor 2002). Sin embargo, es probable que ocurra una alta competencia cuando la presencia de predadores es letal.

Durante décadas pasadas numerosos estudios se han enfocado en el efecto de los predadores sobre los rasgos de anfibios con el objetivo de entender el mecanismo de la “decisión” de metamorfosearse. Mientras estudios recientes examinan cómo las señales de predadores afectan el resultado de la metamorfosis (Benard 2004), éstos no consideran el impacto de la real predación, la cual puede producir resultados diferentes.

Durante el último siglo los biólogos han explorado cómo los predadores afectan la supervivencia y el fenotipo de las larvas de anfibios (Wilbur 1972, Morin 1983, Werner 1986, Relyea 2001a, Van Buskirk 2002). Experimentos subsiguientes han confirmado que los predadores pueden tener un impacto negativo importante en la supervivencia de las larvas, tanto bajo condiciones naturales (Wilbur 1972, Smith 1983, Werner y McPeck 1994, Smith y Van Buskirk 1995, Relyea 2002c) como sobre condiciones artificiales (Morin 1983, Van Buskirk 1988, Wilbur y Fauth 1990, Semlitsch 1993, Relyea 2002d).

Sin embargo, a pesar del gran número de trabajos realizados al respecto aun quedan muchos aspectos por dilucidar, especialmente debido al hecho que la mayoría de los estudios fueron realizados en pocas especies. De las 49 familias de anuros reportadas hasta el momento (Frost 2011), 85% de los estudios provienen solo de tres familias: Bufonidae, Hylidae y Ranidae. Los estudios no representan un amplio rango geográfico (49% proviene de Europa, 41% de América del Norte, 10% de Australia) y parece no haber estudios de este tipo en Asia, África y América del Sur. A su vez, los estudios realizados han utilizado una baja diversidad de predadores, a saber: 44% larvas de odonatos (principalmente del género *Anax*), 17% peces, 17% larvas de escarabajos, 5% salamandras y, en el caso del porcentaje restante (17%) se usaron distintos y variados predadores (Relyea 2007).

En Argentina los estudios ecológicos sobre larvas de anfibios se inician en la década de 1980 analizando la influencia de los factores denso-dependientes (Kehr 1985-1987, 1989-1994a, Kehr y Adema 1990) así como la dinámica poblacional en larvas de anuros (Basso y Kehr 1992, Kehr y Basso 1992, Kehr 1994b, Kehr y Marangoni 1999). En los últimos años han surgidos nuevos estudios los cuales se han enfocado en analizar diferentes aspectos de la plasticidad con relación al efecto de la predación (Jara y Perotti 2009), el comportamiento (Jara *et al.* 2006, Scarabotti *et al.* 2007, Jara y Perotti 2010) y distintos aspectos abióticos (Acosta 2010, Navas *et al.* 2010), siendo la mayoría de ellos realizados con larvas de especies distribuidas en la región patagónica.

El presente estudio pretende generar una profundización del conocimiento de la plasticidad fenotípica en larvas de anuros, ya que proporciona datos sobre variaciones morfológicas, de comportamiento e historias de vida sufridas por larvas de anfibios de la región neotropical, ante la presencia de diferentes predadores y en diferentes contextos.



## HIPÓTESIS DE ESTUDIO

Las larvas de anfibios son organismos muy interesantes para explorar la ecología de la plasticidad fenotípica ya que, frecuentemente, los predadores inducen a los renacuajos a reducir su actividad de forrajeo, alargar la cola y acortar el cuerpo para disminuir el riesgo de captura por parte de los predadores; sin embargo, esto trae aparejado el costo de un menor crecimiento. Por otro lado, los competidores inducen los rasgos opuestos, permitiendo un rápido crecimiento, pero con el costo de incrementar la vulnerabilidad a la predación. Las larvas pueden ajustar su fenotipo a diferentes combinaciones de predadores y densidad de competidores y balancear estas fuerzas inductivas opuestas.

Como los anfibios viven en un paisaje heterogéneo de competencia y predación, los rasgos plásticos se favorecen debido a una compensación entre la resistencia a los predadores y el crecimiento. Esta compensación afecta no solamente a los individuos, sino también a las comunidades, vía rasgos mediados por efectos indirectos y es un ejemplo de por qué los anfibios son un excelente sistema modelo para usar en el estudio de plasticidad fenotípica en ecología.

En base a lo antes expuesto se considerarán las siguientes hipótesis de estudio: **(1)** las larvas responden a los predadores en función del riesgo de predación que cada uno representa, es decir, presentan respuestas de tipo generalizadas ante predadores que comparten el hábitat o tienen la misma probabilidad de captura y responden de manera específica ante predadores más eficaces en cuanto a la tasa de ataque y consumición, lo cual está relacionado con el modo de vida de las larvas; **(2)** cuando la densidad de competidores es baja, los predadores inducen cambios en el comportamiento, morfología y crecimiento; cuando la densidad de competidores es alta, los cambios en comportamiento, morfología y crecimiento están dados por la presencia de competidores, y **(3)** las larvas responden a cambios en el volumen de agua, acelerando el desarrollo y la tasa de crecimiento (cuando el volumen de agua disminuye) y retrasándolo cuando el volumen de agua se vuelve a restituir.

## OBJETIVOS

Para el logro de los objetivos se han utilizado larvas de anfibios de distintas especies que, por su ciclo de vida, pueden ser considerados “estrategas r” o bien “estrategas K”. La importancia de tener en cuenta tales estrategias radica en que los “estrategas r” priorizan la productividad y se desarrollan en ambientes inestables, en tanto los “estrategas K” basan su dinámica poblacional en la eficacia, desarrollándose en ambientes más estables.

### Objetivo general

Analizar las respuestas fenotípicas manifestadas en larvas de anuros con distintas estrategias evolutivas ante factores bióticos y abióticos mediante el registro tanto de variaciones observadas en la tasa de crecimiento, tasa de desarrollo y actividad, así como en distintas variables morfológicas.

### Objetivos particulares

1) Examinar los efectos de los predadores, larvas competidoras y factores abióticos (por ejemplo, diferencias en el volumen de agua) sobre las características morfológicas (longitud del cuerpo, longitud de la cola, altura del cuerpo, altura de la cola, altura de la musculatura caudal) de las larvas.

2) Evaluar cómo influyen sobre el crecimiento y desarrollo la presencia de diferentes tipos de predadores, distintas densidades de larvas competidoras y el efecto de las condiciones del hábitat (profundidad del cuerpo de agua y la temperatura).

3) Observar la actividad y comportamiento de las larvas ante las diferentes combinaciones en los tratamientos.

## METODOLOGÍA GENERAL

Para alcanzar estos objetivos se diseñaron cuatro modelos de experiencias teniendo en consideración los objetivos ya propuestos y las premisas que a continuación se detallan: 1) si las variables morfológicas de las larvas respondían de manera generalizada o específica ante diferentes predadores; 2) considerar la influencia de los predadores en función de la densidad y sus efectos sobre el crecimiento, desarrollo y morfología de las larvas; 3) estudiar la influencia de los predadores y la densidad de las larvas sobre el comportamiento (actividad) de las mismas; y 4) observar la influencia del hidroperiodo sobre el crecimiento, desarrollo y morfología de las larvas.

Cada experiencia se realizó con diferentes especies de larvas de anfibios, habiendo sido seleccionadas en función de la representatividad y abundancia en la zona de estudio, modos reproductivos y estrategias de vida. Asimismo, se trabajó también con dos especies de predadores, teniendo en consideración que ambos pertenecen a ambientes contrastantes (hemípteros característicos de ambientes temporarios y peces típicos de ambientes permanentes), con diferentes estrategias de captura (*site-and-wait* -o acecho-versus predadores activos) y distintas tasas de consumición.

## Clasificación y descripción de las especies de anfibios con cuyas larvas fueron realizadas las distintas experiencias

**Clase:** Amphibia

**Orden:** Anura

**Familia:** Bufonidae

**Género:** *Rhinella*

**Especie:** *Rhinella schneideri* (Werner 1894)

**Familia:** Leiuperidae

**Género:** *Physalaemus*

**Especie:** *Physalaemus albonotatus* (Steindachner 1864)

**Familia:** Hylidae

**Género:** *Scinax*

**Especie:** *Scinax nasicus* (Cope 1862)

**Familia:** Microhylidae

**Género:** *Elachistocleis*

**Especie:** *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838)

### *Rhinella schneideri* (Werner 1894)

Esta especie, endémica de América del Sur, se distribuye desde la costa atlántica de Brasil (desde el sur de Ceará hasta Rio Grande do Sul) a través de Paraguay, a la costa este de Bolivia, suroeste al centro y norte de Argentina y norte de Uruguay (Frost 2011). En Argentina se extiende a lo largo de la región fitogeográfica chaqueña, desde Jujuy hasta Córdoba y Santa Fe, Corrientes, Entre Ríos y Misiones. *Rhinella schneideri* se encuentra en ambientes xerófilos. El periodo reproductivo se extiende desde principios de la primavera hasta finales de verano, no se encuentran en estación seca de invierno (Ceï 1980). La reproducción ocurre después de fuertes lluvias y no se prolonga por más de una semana, por lo que se considera a esta especie un reproductor explosivo. Los huevos son depositados en cordones gelatinosos (de 3-4 m de longitud) en cuerpos de aguas lénticos y adheridos a la vegetación acuática (Schaefer 2007). El diámetro de los huevos es de aproximadamente 1,8 mm. 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. Los estadios larvales de *Rhinella schneideri* 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 y Marangoni 1999).

*Physalaemus albonotatus* (Steindachner 1864)

Esta especie se encuentra distribuida desde Mato Grosso y Mato Grosso do Sul (Brasil), Paraguay, la región chaqueña de Bolivia y Argentina (Frost 2011). En Argentina se la ha registrado en las provincias de Corrientes, Chaco, Formosa y Santa Fe (Lobo 1993, Kehr *et al.* 2004). La actividad reproductiva se extiende entre los meses de agosto y abril, encontrándose posturas durante los meses de septiembre a marzo. *Physalaemus albonotatus* es considerada un reproductor prolongado (la reproducción se extiende durante mas de tres meses consecutivos). El modo reproductivo de la especie consiste en una masa de espuma que flota en la superficie del agua. El diámetro de los nidos puede variar entre 40 a 56 mm, en tanto que el número de huevos en las mismas oscila entre 245 a 850 (Schaefer 2007). Las larvas se desarrollan tanto en ambientes temporarios como semipermanentes y permanentes (en este último caso se ubican cerca de la costa entre la vegetación). En general, las larvas de esta especie viven en sitios que no superan los 50 cm de profundidad (Schaefer 2007).

*Scinax nasicus* (Cope 1862)

Esta especie se distribuye desde Paraguay por el norte y centro de Argentina, Uruguay, este de Bolivia y sureste de Brasil (Frost 2011). En Argentina presenta una amplia distribución encontrándose las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Chaco, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santiago del Estero, Santa Fe y Tucumán. La actividad reproductiva se extiende desde agosto a mayo, considerándose a esta especie un reproductor prolongado. El modo reproductivo consiste en huevos puestos en una masa globosa que se adhiere a la vegetación sumergida (Schaefer 2007). Las posturas pueden contener, en promedio, 1.500 huevos (Perotti 1997). Los estadios

larvales pueden encontrarse en ambientes temporarios, semipermanentes y permanentes.

*Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838)

Esta especie se distribuye desde el centro de Argentina y Uruguay a través de Paraguay hasta el sudeste de Bolivia y zona amazónica de Brasil (Frost 2011). En la Argentina presenta una amplia distribución que incluye las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Corrientes, Chaco, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santiago del Estero y Santa Fe. La actividad reproductiva se extiende desde agosto a marzo, encontrándose posturas entre septiembre y octubre (Schaefer 2007). Las posturas pueden contener en promedio 550 huevos (Perotti 1997). Esta especie es considerada un reproductor explosivo, ya que la reproducción se produce días después de lluvias torrenciales y no se extiende por más de dos o tres días. El modo reproductivo consiste en huevos depositados formando una capa gelatinosa continua flotando en la superficie del agua (Schaefer 2007). Las larvas se pueden encontrar en ambientes temporarios, semipermanentes y permanentes. Las larvas de *Elachistocleis bicolor* presentan características particulares, ya que carecen de dentículos queratinizados en la boca y se alimentan por succión oral mientras se mantienen casi inmóviles en la columna de agua (Echeverría *et al.* 2007).

## Clasificación y descripción de las especies de predadores

**Clase:** Actinopterygii

**Orden:** Characiformes

**Familia:** Characidae

**Género:** *Moenkausia*

**Especie:** *Moenkausia dichroura* (Kner 1858)

Esta especie se encuentra distribuida en la cuenca de los ríos Amazonas y Paraguay; en la Argentina en la cuenca del Paraná, Esteros del Iberá, río Paraná, río Paraguay, Embalse Itaipú, Yacyretá y planicies de inundación (López *et al.* 1987). El largo máximo que alcanzan los individuos es de 10 cm SL (longitud estándar) (Lima *et al.* 2003). Son organismos bentopelágicos de agua continental de clima tropical (22°C a 26°C) y predadores activos, con una tasa de consumición alta, pudiendo llegar consumir de 5 a 10 larvas en cuestión de minutos (observación personal). El tiempo de manipuleo de la presa es de segundos.

**Clase:** Insecta

**Orden:** Hemiptera

**Familia:** Belostomatidae

**Género:** *Belostoma*

**Especie:** *Belostoma elongatum* (Montandon 1908)

Estos organismos son exclusivos del continente americano. Su distribución en Argentina ocurre principalmente en las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa siendo comunes y abundantes. Los hábitats en los que se encuentran son lagunas, charcos, pantanos y arroyos de clima templado a cálido. La longitud del cuerpo oscila entre 26 y 50 mm (Armúa de Reyes y Estévez 2005). Son predadores tipo *sit-and-wait* que se mantienen inmóviles con la cabeza hacia abajo, apoyados en la vegetación y se abalanzan con rapidez y destreza sobre la presa desprevenida que pasa a su lado. Si bien son

predadores voraces, su tasa de consumición es baja, pudiendo alimentarse de dos a cuatro larvas por semana.

### Recolección y mantenimiento de las posturas

Para la realización de las experiencias se trabajó con larvas provenientes de varias posturas para evitar introducir en el estudio sesgos producidos por causas genéticas. Se recolectaron posturas recientes (Fotografías 1.2, 1.3, 1.4, 1.5) halladas en charcas, lagunas temporarias, semipermanentes o permanentes ubicadas en los alrededores de la ciudad de Corrientes (Fotografía 1.1). Cada una de las experiencias se realizó con posturas recolectadas en un mismo sitio. Las puestas fueron llevadas al laboratorio, donde se las colocó en recipientes plásticos y, dependiendo de la especie, el tiempo de eclosión fue de 3 a 5 días. Aquellas larvas de las mismas especies y que pertenecían a posturas diferentes fueron colocadas en un mismo acuario al momento de nacer, con el fin de que se produjera la mezcla de las mismas y no hubiera un sesgo antes de la selección de éstas para cada experiencia. Los renacuajos se mantuvieron en condiciones de laboratorio a una temperatura y fotoperiodo relativamente constante. Una vez que las larvas alcanzaron el estadio 26 de Gosner (1960), fueron seleccionadas al azar para luego comenzar con las distintas experiencias.



Fotografía 1.1: Ambiente típico de muestreo para todas las especies consideradas en este estudio. La fotografía corresponde a un ambiente semipermanente que se encuentra ubicado a 10 km de la ciudad de Corrientes (27° 29'06.33" S 58° 43'45.73" O).



Fotografía 1.2: Amplexo de *Rhinella schneideri* observado en un ambiente semipermanente ubicado a 12 km de la ciudad de Corrientes.

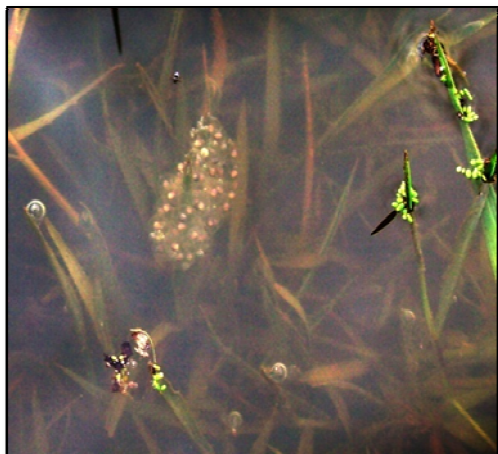




Fotografía 1.3: Posturas de *Physalaemus albonotatus* encontradas en un ambiente semipermanente ubicado a 10 km de la ciudad de Corrientes.



Fotografía 1.4: Postura de *Rhinella schneideri* encontradas en un ambiente semipermanente ubicado a 12 km de la ciudad de Corrientes.



Fotografía 1.5: Postura de *Scinax nasicus* encontradas en un ambiente semipermanente situado a 10 km de la ciudad de Corrientes.

### Recolección y mantenimiento de los predadores

Los predadores se recolectaron de diferentes charcas, lagunas y zanjas, ubicadas alrededor de la ciudad de Corrientes cercanas a los sitios de postura, y en algunos casos en los mismos lugares donde se recolectaron los huevos (Fotografía 1.6). En el caso de los peces (*Moenkausia dichroua*), una vez capturados en el campo, se trasladaron al laboratorio y fueron colocados en un acuario (17 cm de altura x 18,5 cm de diámetro) con

cuatro litros de agua declorinada. En ese acuario se colocaron 15 individuos de *Moenkausia dichroura* (cuatro días antes del inicio de cada experiencia) con el objeto de que produjeran señales químicas para ser utilizadas en las experiencias. Los peces fueron alimentados con alimento balanceado en forma de escamas cada dos días; el agua del acuario se renovó parcialmente una vez por semana con agua previamente declorinada. En otros dos recipientes con 3,5 litros de agua (uno para alimentación y otro para producir señales químicas) se colocaron cuatro individuos de *Belostomas elongatum*, los cuales fueron alimentados con larvas de anfibios de las posturas usadas para las experiencias. En todos los casos el protocolo para la alimentación de los predadores consistió en colocarlos en un recipiente separado del que contenían las señales químicas para las experiencias, a fin de evitar la introducción de señales químicas de coespecíficos por parte de las larvas al ser consumidas por los predadores. El agua también fue renovada parcialmente una vez por semana por agua previamente declorinada.



Fotografía 1.6: Técnica de recolección de predadores. El ambiente de muestreo observado se encuentra situado a 12 km de la ciudad de Corrientes (27° 28' 26.63" S 58° 43' 35.22" O).

### **Experiencias en condiciones de laboratorio**

Las experiencias de laboratorio se realizaron en un bioterio, en donde la temperatura se mantuvo permanentemente entre 26 y 29 °C, con un fotoperiodo de 10 horas con luz y 14 horas de oscuridad. Cada experiencia tuvo una duración aproximada de 30 a 60 días desde su inicio hasta la metamorfosis de los individuos. En las experiencias,

los recipientes que se utilizaron se coloraron sobre una estantería metálica y fueron rotados semanalmente de estantes para que todos recibieran las mismas cantidades de luz y temperatura (Fotografías 1.7, 1.8). Previo al inicio de cada experiencia se preparaban los recipientes con agua declorinada y se dejaba reposar durante 24 horas. Una vez por semana, el agua fue renovada parcialmente, para mantener las señales químicas introducidas. En todos los casos, las larvas fueron alimentadas con lechuga hervida *ad libitum* cada tres días.



Fotografía 1.7: Detalle de la distribución de los recipientes sobre las estanterías usadas para realizar las experiencias. Las mismas se encontraban ubicadas en el bioterio del Centro de Ecología Aplicada de Litoral.



Fotografía 1.8: Los recipientes con larvas expuestas a tratamientos diferentes se ubicaron al azar para evitar el efecto de la posición respecto a la luz recibida.

### Experiencias en condiciones de mesocosmos

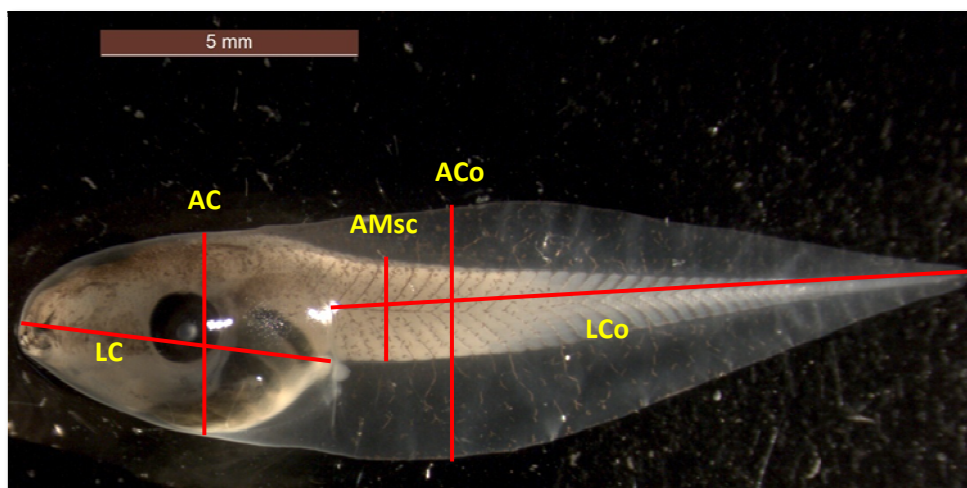
Estas experiencias se realizaron en condiciones seminaturales, utilizando tanques de 500 litros de capacidad cuyas dimensiones eran de 90 cm de alto y 88 cm de diámetro. Esto tanques se encontraban semienterrados, ubicados dentro del predio del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) (Fotografía 1.9). La temperatura del agua se registró mediante el uso de *data logger* colocados en los tanques y programados para registrar la temperatura cada hora. También se registraron las condiciones fisicoquímicas del agua (conductividad, pH y oxígeno disuelto), así como la composición de algas que coloniza los tanques.



Fotografía 1.9: Tanques utilizados para realizar las experiencias sobre el efecto del volumen de agua en condiciones seminaturales. Los mismos se encuentran ubicados en el predio del Centro de Ecología Aplicada del Litoral.

### Mediciones y análisis

Las mediciones de todas las experiencias, se realizaron aproximadamente a los 20 (en el laboratorio) o 30 (en condiciones de mesocosmos) días de iniciada las mismas. Para medir las variables morfológicas, las larvas fueron fotografiadas en una lupa (®LEICA M60) equipada con un sistema computarizado para captura (cámara ®LEICA DFC 295) y medición de imágenes (LAS V3.7). Las variables morfológicas analizadas fueron: longitud de la cola, longitud del cuerpo, altura de la cola, altura del cuerpo y altura de la musculatura caudal (Fotografía 1.10).



Fotografía 1.10: Larva de *Scinax nasicus* en vista lateral, indicando las variables morfológicas consideradas: **LC** longitud del cuerpo, **LCo** longitud de la cola, **AC** altura del cuerpo, **ACo** altura de la cola, **AMsc** altura de la musculatura caudal. La larva fue fotografiada con cámara <sup>®</sup>LEICA DFC 295 provista en la lupa (<sup>®</sup>LEICA M60). El individuo fotografiado se encuentra en un estadio de desarrollo 30.

El peso del cuerpo se registró con balanza analítica Adventure <sup>®</sup>OHAUS, con una precisión de 0,001 g. Para identificar los estadios de desarrollo, las larvas se colocaron bajo la lupa y se utilizó la tabla de Gosner (1960). La tasa de crecimiento se calculó como el Ln (logaritmo natural) del peso final / Ln días (Kehr 1994a) y la tasa de desarrollo como el (Ln del estadio final – Ln del estadio inicial) / Ln días (Acosta 2010). También se calculó el coeficiente de variación ( $s/\bar{x}$ , expresado en porcentaje) para determinar la variabilidad interna de cada una de las variable para cada tratamiento.

Para el análisis de los datos se utilizaron los siguientes software: XLSTAT (Addinsoft 2006) para realizar los Test de Normalidad (Shapiro-Wilk) a fin de determinar si los datos se ajustaban a una distribución normal; Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado en cada tratamiento para determinar cuáles variables fueron más importantes con relación a la varianza total explicada por el componente; Análisis de la Varianza (ANOVAs) se realizaron *a posteriori* cuando los valores de Wilk de los MANCOVA o MANOVA fueron significativos; y test no-paramétricos (Kruskal-Wallis) cuando los datos no se ajustaron a una distribución normal para determinar diferencias entre tratamientos. El software SYSTAT (SPSS 1997) se utilizó para realizar los Análisis Multivariados de la Varianza y de la Covarianza (MANOVA y MANCOVA). En el caso de los MANCOVAS, los mismos se utilizaron para eliminar el efecto del tamaño de las larvas, en

cuyo caso el peso corporal fue incluido como covariable, los factores (tratamientos) como variables independientes y las variables morfológicas como dependientes.

### **Abreviaturas**

Con el propósito de evitar repeticiones, se indican las abreviaturas utilizadas para las variables que se mencionan a continuación:

Longitud del cuerpo: **LC**, distancia desde el extremo del hocico hasta el comienzo de la cloaca.

Longitud de la cola: **LCo**, distancia desde el inicio de la cloaca hasta el extremo de la aleta caudal.

Altura del cuerpo: **AC**, altura máxima del cuerpo.

Altura de la cola: **ACo**, altura máxima de la aleta.

Altura de la musculatura caudal: **AMsc**, altura máxima de la musculatura cercana al cuerpo.

Peso del cuerpo: **PC**, masa corporal (en mg).

Estadio de desarrollo: **ED**, propuesto por Gosner (1960).

Tasa de crecimiento: **TCr**,  $\ln$  del peso al finalizar la experiencia /  $\ln$  de los días de duración la experiencia (Kehr 1994a).

Tasa de desarrollo: **TDs**,  $(\ln$  del estadio alcanzado al finalizar la experiencia –  $\ln$  del estadio al inicio de la misma (estadio 26 de Gosner)) /  $\ln$  de los días de duración de la experiencia (Acosta 2010).

## BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMS P.A. y L. ROWE. 1996. The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50: 1052–1061.
- ACOSTA N.R. 2010. Plasticidad fenotípica en la metamorfosis de larvas de *Rhinella arenarum* del Valle de Lerma, Salta. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata. 172 pp.
- ADDINSOFT. 2006. XLSTAT Versión 7.5 para Excel interface. Addinsoft U.K.
- AGRAWAL A.A., C. LAFORSCH y R. TOLLRIAN. 1999. Transgenerational induction of defenses in plants and animals. *Nature* 401: 60–63.
- ALTWEGG R. 2002a. Predator-induced life-history plasticity under time constraints in pool frogs. *Ecology* 83: 2542–2551.
- ALTWEGG R. 2002b. Trait-mediated indirect effects and complex lifecycles in two European frogs. *Evol. Ecol. Res.* 4: 519–536.
- ARMÚA DE REYES C. y A. L. ESTÉVEZ. 2005. Diversidad de heterópteros acuáticos, con especial referencia a las Belostoma (Heteroptera; Belostomatidae), pp. 281–292. En: ACEÑOLAZA F.G. (Ed.). Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. INSUGEO, San Miguel de Tucumán.
- BABBIT K.J. 2001. Behavior and growth of southern leopard frog (*Rana sphenoccephala*) tadpoles: effects of food and predation risk. *Can. J. Zool.* 79: 809–814.
- BARNETT H.K. y J.S. RICHARDSON. 2002. Predation risk and competition effects on the life-history characteristics of larval Oregon spotted frog and larval red-legged frog. *Oecologia* 132: 436–444.
- BASSO N.G. y A.I. KEHR. 1992. Estructura poblacional y crecimiento de *Hyla pulchella pulchella* (Anura: Hylidae). *Acta Zool. Lilloana* 41: 143–148.
- BENARD M.F. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life cycles. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 651–673.
- CEI J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zool. Ital.* (N.S.). Monogr. 2:XII + 609 pp.
- CRISPO E. 2007. The Baldwin effect and genetic assimilation: revisiting two mechanisms of evolutionary change mediated by phenotypic plasticity. *Evolution* 61: 2469–2479.
- DAY T. y L. ROWE. 2002. Developmental thresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions. *Am. Nat.* 159: 338–350.
- DeWITT T.J. y S.M. SCHEINER (Eds.). 2004. Phenotypic Plasticity: functional and conceptual approaches. Oxford University Press, New York. 272 pp.
- DONOHUE K. 2005. Niche construction through phenological plasticity: life history dynamics and ecological consequences. *New Phytol.* 166: 83–92.
- ECHEVERRÍA D.D., A.V. VOLPEDO y V.I. MASCITTI. 2007. Diet of tadpoles from a pond in Iguazú National Park, Argentina. *Gayana* 71: 8–14.

- FROST D.R. 2011. Amphibian Species of the World: an online reference. Version 5.4 (19 diciembre, 2011). Electronic Database accessible en <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> American Museum of Natural History, New York, USA.
- FUSCO G. 2001. How many processes are responsible for phenotypic evolution? *Evol. Dev.* 3: 279–286.
- FUSCO G. y A. MINELLI. 2010. Phenotypic plasticity in developmental and evolution: facts and concepts. *Phil. Trans. R. Soc.* 365: 547–556.
- GILBERT S.F. y D. EPEL. 2009. Ecological developmental biology: integrating epigenetics, medicine, and evolution. Sinauer, Sunderland: Massachusetts. 480 pp.
- GILBERT S.F., E. MCDONALD, N. BOYLE, N. BUTTINO, L. GYI, M. MAI, N. PRAKASH y J. ROBINSON. 2010. Symbiosis as a source of selectable epigenetic variation: taking the heat for the big guy. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 671–678.
- GOSNER K.L. 1960. A simplified table for staging anurans embryos and larvae with notes of identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- HODGE A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol.* 162: 9–24.
- JABLONKA E. y M. LAMB. 2005. Evolution in four dimensions: genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life (life and mind: philosophical issues in biology and psychology). MIT Press, Cambridge. 480 pp.
- JABLONSKI D. 1986. Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes. *Science* 231: 129–133.
- JARA F.G., M. LOZADA y C.A. ÚBEDA. 2006. *Bufo spinulosus papillosus*. Tadpole behavior. *Herpetol. Rev.* 37: 201.
- JARA F.G. y M.G. PEROTTI. 2009. Tadpoles responses to predation risk. Ontogenetic change between constitutive and inducible defenses. *J. Herpetol.* 43: 82–88.
- JARA F.G. y M.G. PEROTTI. 2010. Risk of predation and behavioral responses in three anuran species: influence of tadpole size and predator type. *Hydrobiologia* 1: 313–324.
- KARBAN R. y A.A. AGRAWAL. 2002. Herbivore offense. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33: 641–664.
- KARBAN R. y I.T. BALDWIN (Eds.). 1997. Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago. 330 pp.
- KATS L.B. y L.M. DILL. 1998. The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals. *Ecoscience* 5: 361–394.
- KEHR A.I. 1985. Estudios experimentales en larvas de *Bufo fernandezae* Gallardo. Crecimiento longitudinal y su relación con el alimento, concentración de oxígeno y densidad (Amphibia: Anura). *Cuad. Herpetol.* 1: 1–14.
- KEHR A.I. 1987. Crecimiento individual en larvas de *Hyla pulchella pulchella* y *Bufo fernandezae* en condiciones controladas de coexistencia y densidad (Amphibia: Anura). *Cuad. Herpetol.* 3: 1–6.



- KEHR A.I. 1989. Factores dependientes de la densidad y su influencia sobre el crecimiento individual de los estados larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Amphibia: Anura). *Limnobiós* 2: 757–761.
- KEHR A.I. 1994a. Density-dependent responses in tadpoles of *Bufo arenarum*. *Physis* 49: 31–36.
- KEHR A.I. 1994b. Patrones de dispersión espacio-temporales y su influencia en la biología larval de *Bufo arenarum* (Amphibia: Anura). *Neotrópica* 40: 35–40.
- KEHR A.I. y E.O. ADEMA. 1990. Crecimiento corporal y análisis estadístico de la frecuencia por clases de edades, de los estadios larvales de *Bufo arenarum* en condiciones naturales. *Neotrópica* 36: 67–81.
- KEHR A.I. y N.G. BASSO. 1992. Consideraciones sobre la estructura de edades, supervivencia y tiempo de metamorfosis en los estados larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Anura: Hylidae). *Acta Zool. Lilloana* 41: 125–133.
- KEHR A.I. y V.I. GÓMEZ. 2009. Intestinal body and tail plasticity in *Rhinella schneideri* (Bufonidae) tadpoles induced by a predator insect (*Belostoma elegans*). *Adv. Stud. Biol.* 1: 85–94.
- KEHR A.I. y F. MARANGONI. 1999. Variación intrapoblacional en el crecimiento y tamaño en la metamorfosis de *Bufo paracnemis*, bajo condiciones naturales. *Neotrópica* 45: 63–68.
- KEHR A.I., E.F. SCHAEFER y M.I. DURÉ. 2004. The tadpole of *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 38: 145–148.
- KORNER C. 2000. Biosphere responses to CO<sub>2</sub> enrichment. *Ecol. Appl.* 10: 1590–1619.
- LANE S.J. y M.J. MAHONY. 2002. Larval anurans with synchronous and asynchronous developmental periods: contrasting responses to water reduction and predator presence. *J. Anim. Ecol.* 71: 780–792.
- LARDNER B. 2000. Morphological and life history responses to predators in larvae of seven anurans. *Oikos* 88: 169–180.
- LAURILA A. y J. KUJASALO. 1999. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Anim. Ecol.* 68: 1123–1132.
- LEIPS J. y J. TRAVIS. 1994. Metamorphic responses to changing food levels in two species of hylid frogs. *Ecology* 75: 1345–1356.
- LEWONTIN R.C. 2000. The triple helix: gene, organism and environment. Harvard University Press, Cambridge. 144 pp.
- LIMA F., L. MALABARBA, P. BUCKUP, J. PEZZI DA SILVA, R. VARI, A. HAROLD, R. BENINE, O. OYAKAWA, C. PAVANELLI, N. MENEZES, C. LUCENA, M. MALABARBA, Z. LUCENA, R. REIS, F. LANGEANI, L. CASSATI y V. BERTACO. 2003. Genera *incertae sedis* in Characidae, pp. 106–108. En: REIS R., S. KULLANDER y C. FERRARIS, Jr. (Eds.). Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- LOBO F.J. 1993. Descripción de una nueva especie del género *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) del noroeste argentino. *Rev. Esp. Herpetol.* 7: 13–20.

- LÓPEZ H., R. MENNI y A. MIQUELARENA. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biol. Acuática* N° 12. 50 pp.
- MARCHINKO K.B. 2003. Dramatic phenotypic plasticity in barnacle legs (*Balanus glandula* Darwin): magnitude, age dependence, and speed of response. *Evolution* 57: 1281–1290.
- MINELLI A. y G. FUSCO (Eds. ). 2008. Evolving pathways. Key themes in evolutionary developmental biology. Cambridge University Press, Cambridge. 399 pp.
- MINER B.J., S.E. SULTAN, S.G. MORGAN, D.K. PADILLA y R.A. RELYEA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol.Evol.* 20: 685–692.
- MORIN P.J. 1983. Predation, competition, and composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53: 119–138.
- NAVAS C., C.A. ÚBEDA, R. LOGARES y F.G. JARA. 2010. Thermal tolerance in tadpoles of three species of patagonian anurans. *South Am. J. Herpetol.* 5: 89–96.
- NICIEZA A.G. 2000. Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. *Oecologia* 123: 497–505.
- PEACOR S.D. 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behaviour. *Ecol. Lett.* 5: 77–85.
- PEACOR S.D. y E.E. WERNER. 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98: 3904–3908.
- PEROTTI M.G. 1997. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del chaco semiárido, Salta, Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 70: 277–288.
- PETRANKA J.W., L.B. KATS y A. SIH. 1987. Predator–prey interactions among fish and larval amphibians: Use of chemical cues to detect predatory fish. *Anim. Behav.* 35: 420–425.
- PFENNIG D.W. y M. MCGEE. 2010. Resource polyphenism increase species richness: a test of the hypothesis. *Phil. Trans. R. Soc.* 365: 577–591.
- PFENNIG D.W., A.M. RICE y R.A. MARTIN. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology* 87: 769–779.
- PIGLIUCCI M. 2001. Phenotypic Plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press, Maryland. 287 pp.
- PIGLIUCCI M., C.J. MURREN y C.D. SCHLICHTING. 2006. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *J. Exp. Biol.* 209: 2362–2367.
- PREISSIER E.L., D.I. BOLNICK y M.F. BENARD. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology* 86: 501–509.
- PRICE T.D., A. QVARNSTRÓM y D.E. IRWIN. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 1433–1440.
- RAIMONDI P.T., S.E. FORDE, L.H. DELPH y C.M. LIVELY. 2000. Processes structuring communities: evidence for trait-mediated indirect effects through induced polymorphisms. *Oikos* 91: 353–361.

- RELYEA R.A. 2000. Trait-mediated indirect effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. *Ecology* 81: 2278–2289.
- RELYEA R.A. 2001a. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82: 523–540.
- RELYEA R.A. 2001b. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* 82: 541–554.
- RELYEA R.A. 2002a. Competitor-induced plasticity in tadpoles: consequences, cues, and connections to predator-induced plasticity. *Ecol. Monogr.* 72: 523–540.
- RELYEA R.A. 2002b. Costs of phenotypic plasticity. *Am. Nat.* 159: 272–282.
- RELYEA R.A. 2002c. Local population differences in phenotypic plasticity: predator-induced changes in wood frog tadpoles. *Ecol. Monogr.* 72: 77–93.
- RELYEA R.A. 2002d. The many faces of predation: how selection, induction, and thinning combine to alter prey phenotypes. *Ecology* 83: 1953–1964.
- RELYEA R.A. 2007. Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. *Oecologia* 152: 389–400.
- RELYEA R.A. y J.R. AULD. 2005. Predator and competitor induced plasticity: how changes in foraging morphology affect phenotypic tradeoffs. *Ecology* 86: 1723–1729.
- SCARABOTTI P.A., J.A. LOPEZ y R. GHIRARDI. 2007. Behavioral responses of *Odontophrynus americanus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae) to fish chemical cues. *Cuad. Herpetol.* 21: 45–52.
- SCHAEFER E.F. 2007. Restricciones cuantitativas asociadas con los modos reproductivos de los anfibios en áreas de impacto por la actividad arrocera en la provincia de Corrientes. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 233 pp.
- SCHLICHTING C.D. 2004. The role of phenotypic plasticity in diversification, pp. 191–200 En: DeWITT T.J. y S.M. SCHEINER (Eds.). *Phenotypic Plasticity: functional and conceptual approaches*. Oxford University Press, New York.
- SCHLICHTING C.D. y M. PIGLIUCCI. 1998. *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sinauer, Sunderland: Massachusetts. 387 pp.
- SCHMITZ O.J., F.R. ADLER y A.A. AGRAWAL. 2003. Linking individual-scale trait plasticity to community dynamics. *Ecology* 84: 1081–1082.
- SCHOEPPNER N.M. y R.A. RELYEA. 2005. Damage, digestion, and defense: the roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defenses. *Ecol. Lett.* 8: 505–512.
- SEMLITSCH R.D. 1993. Effects of different predators on survival and development of tadpoles from hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Oikos* 67: 40–46.
- SEMLITSCH R.D., D.C. SCOTT y J.H.K. PECHMANN. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult witness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184–192.
- SIH A., G. ENGLUND y D. WOOSTERA. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13: 350–355.

- SKELLY D.K. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology* 73: 704–708.
- SKELLY D.K. 1994. Activity level and susceptibility of anuran larvae to predation. *Anim. Behav.* 47: 465–468.
- SKELLY D.K. y E.E. WERNER. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* 71: 2313–2322.
- SMITH D.C. 1983. Factors controlling tadpole populations of chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology* 64: 501–510.
- SMITH D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344–350.
- SMITH D.C. y J. VAN BUSKIRK. 1995. Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *Am. Nat.* 145: 211–233.
- SMITH-GILL S.J. y K.A. BERVEN. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *Am. Nat.* 113: 563–585.
- SPSS. 1997. SYSTAT 7.5 para Windows. SPSS Inc. Chicago, USA.
- STILING P., D.C. MOON, M.D. HUNTER, J. COLSON, A.M. ROSSI, G.J. HYMUS y B.G. DRAKE. 2003. Elevated CO<sub>2</sub> lowers relative and absolute herbivore density across all species of a scrub-oak forest. *Oecologia* 134: 82–87.
- TRUSSELL G.C., P.J. EWANCHUK y M.D. BERTNESS. 2002. Field evidence of trait-mediated indirect interactions in a rocky intertidal food web. *Ecol. Lett.* 5: 241–245.
- VAN BUSKIRK J. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. *Ecology* 69: 857–867.
- VAN BUSKIRK J. 2000. The costs of an inducible defense in anuran larvae. *Ecology* 81: 2813–2821.
- VAN BUSKIRK J. 2002. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *Am. Nat.* 160: 87–102.
- VAN BUSKIRK J., S.A. MCCOLLUM y E.E. WERNER. 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution* 51: 1983–1992.
- VAN BUSKIRK J. y R.A. RELYEA. 1998. Natural selection for phenotypic plasticity: predator-induced morphological responses in tadpoles. *Biol. J. Linn. Soc.* 65: 301–328.
- VAN BUSKIRK J. y G. SAXE. 2001. Delayed costs of an induced defense in tadpoles? Morphology, hopping, and development rate at metamorphosis. *Evolution* 55: 821–829.
- VONESH J.R. y C.W. OSENBERG. 2003. Multi-predator effects across life-history stages: non-additivity of egg- and larval-stage predation in an African treefrog. *Ecol. Lett.* 6: 503–508.
- VORNDRAN I.C., E. REICHWALDT y B. NÜRNBERGER. 2002. Does differential susceptibility to predation in tadpoles stabilize the *Bombina* hybrid zone? *Ecology* 83: 1648–1659.
- WERNER E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319–341.
- WERNER E.E. y J.F. GILLIAM. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 393–425.

- WERNER E.E. y M.A. MCPEEK. 1994. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75: 1368–1382.
- WERNER E. y S.D. PEACOR. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083–1100.
- WEST-EBERHARD M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249–278.
- WEST-EBERHARD M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, New York. 794 pp.
- WILBUR H.M. 1972. Competition, predation, and structure of *Ambystoma–Rana sylvatica* community. *Ecology* 53: 3–21.
- WILBUR H.M. y J.P. COLLINS. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.
- WILBUR H.M. y J.E. FAUTH. 1990. Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. *Am. Nat.* 135: 176–204.
- WOOTTON J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 443–446.
- YOUNG T.P., M.L. STANTON y C.E. CHRISTIAN. 2003. Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos* 101: 171–179.

## Capítulo II: Efecto de los predadores sobre la morfología, crecimiento y desarrollo de las larvas



### INTRODUCCIÓN

Es ampliamente conocido que muchas especies de larvas de anuros exhiben plasticidad fenotípica en el comportamiento y morfología en respuesta a la presencia de predadores (Kehr y Schnack 1991, Relyea 2001a-b, Richardson 2001, Van Buskirk 2001, Altwegg 2002a, Langerhans y DeWitt 2002, Van Buskirk *et al.* 2003, Benard 2004, Laurila *et al.* 2004, Kehr y Gómez 2009, Gómez y Kehr 2011a-b), y estas respuestas a menudo muestran un incremento en la supervivencia (McCollum y Van Buskirk 1996, Van Buskirk *et al.* 1997, Van Buskirk y McCollum 1999, DeWitt y Langerhans 2003, Teplitsky *et al.* 2005). Sin embargo, la mayoría de las comunidades naturales son heterogéneas, tanto en espacio como en tiempo e incluyen múltiples predadores que se alimentan de múltiples presas. La susceptibilidad de un fenotipo particular en la presa a diferentes predadores puede cambiar en función del tamaño de la presa y la densidad (McCoy y Bolker 2008).

Las larvas de anuros poseen numerosos mecanismos antipredadores, los cuales incluyen reducción de la actividad (Skelly 1994, Anholt *et al.* 2000), el desarrollo de sustancias desagradables a especies específicas (Formanowicz y Brodie 1982, Blouin 1990) y el hecho de evitar a los predadores por una acción mediada químicamente (Kats *et al.* 1988, Lefcort 1996). Sin embargo, el grado en el cual las larvas poseen algunas de estas defensas está relacionado con los requerimientos inducidos por el hábitat, como opuestos a los rasgos específicos del predador (Relyea 2001b). Por lo tanto, las comunidades de larvas de anfibios están estructuradas en gran parte por cambios en las presiones de predación a través de un gradiente desde ambientes temporarios a permanentes (Wellborn *et al.* 1996).

En los ambientes acuáticos, los predadores son relativamente pocos comunes en hábitats de vida corta (Babbitt *et al.* 2003), no obstante, la presa que habita charcas efímeras está expuesta mayormente a una competencia por los recursos, porque al no haber predadores que regulen la población de la presa, los recursos son a menudo limitados (Newman 1987). En general, las larvas de charcas temporarias tienden a ser relativamente activas, forrajear constantemente, crecer rápido y metamorfosearse antes que la charca se seque (Wellborn *et al.* 1996); por lo tanto, las especies que habitan sitios efímeros tienen poco tiempo disponible para el crecimiento y desarrollo. Estas especies deben mantener una tasa relativamente alta de alimentación para facilitar un rápido crecimiento, porque el tiempo de desarrollo hacia la metamorfosis incrementa considerablemente el riesgo de muerte por desecación (Newman 1987). En cambio, en ambientes con largos hidroperiodos, las larvas de anuros tienen menores tasas de crecimiento y tienden a ser menos activas que en las charcas temporarias, y algunas son impalatables a peces predadores con distribución simpátrica (Gunzburger y Travis 2005). En base a esto, la tasa de crecimiento en larvas de anuros, ha sido considerada habitualmente como un equilibrio resultante de la selección de rápido crecimiento debido al alto riesgo de mortalidad (por predadores o desecación) y la selección de un crecimiento lento que demanda menos energía por unidad de tiempo y consecuentemente permite un mayor tamaño corporal (Kehr 1998).

Sin embargo, en la naturaleza, la presa se enfrenta a diferentes predadores en diferentes ambientes y estos diferentes predadores pueden inducir cambios en el fenotipo de la presa que difieren cuantitativa- pero no cualitativamente (Barry 2000, Relyea 2000), quizá porque una estrategia de defensa similar tiene efectos sobre ambos predadores. En forma alternativa, diferentes predadores pueden capturar a la presa de distintas maneras y, como consecuencia, inducir fenotipos cualitativamente diferentes en la presa (Peckarsky y McIntosh 1998, Krupa y Sih 1998, DeWitt *et al.* 2000).

Las defensas predatoras específicas pueden llevar a reducir los efectos en los predadores disminuyendo los fenotipos interespecíficos e incrementando los intraespecíficos, lo cual promueve la coexistencia entre predadores (Matsuda *et al.* 1993, 1994), pero a menudo, esto tiene fuertes efectos negativos en la presa (Soluk 1993). En contraste, las defensas generalizadas en la presa tiene impactos ambiguos en las

interacciones intra- e interespecíficas entre predadores (Matsuda *et al.* 1993, 1994). Las presas que normalmente no coexisten con un predador a menudo no tienen respuestas antipredadoras efectivas para ese predador (Relyea 2001b). Los estudios realizados en este sentido, por lo general señalan que los individuos con un fenotipo inducido por el predador, ya sea morfológico o de comportamiento, es más probable que sobrevivan a los ataques por parte del predador que aquellos individuos sin el fenotipo inducido (McCollum y Van Buskirk 1996). Estos fenotipos antipredadores específicos son más factibles que ocurran cuando no hay solapamiento en los nichos de forrajeo del predador o hay cualitativamente diferentes estilos de forrajeo (*sit-and-wait* versus forrajeo activo) y es menos probable que ocurra cuando esto incrementa la vulnerabilidad hacia otros predadores (Matsuda *et al.* 1993, 1994, Sih *et al.* 1998). De este modo, la presa puede usar cualquier defensa no específica en respuesta a una variedad de factores, o defensas predadoras específicas.

Estas experiencias se realizaron con el objetivo de determinar si las larvas de estas especies de anuros presentan respuestas generalizadas o específicas cuando se enfrentan a diferentes tipos de predadores. Se espera que las larvas respondan de manera diferencial teniendo en cuenta el riesgo de predación que cada uno representa, ya sea por su estilo de forrajeo, o por la utilización de un mismo tipo de hábitat.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Diseño experimental

Las experiencias se realizaron en condiciones de laboratorio y se llevaron a cabo en recipientes plásticos (8 cm diámetro x 9 cm de altura) llenos con 300 ml de agua. El diseño experimental consistió en tres tratamientos: señales químicas de *Moenkausia dichroua*, señales químicas de *Belostoma elongatum* y un tratamiento de control. Cada recipiente contenía una sola larva, por lo tanto los datos para cada variable considerada fueron independientes. Cada uno de los tratamientos fue replicado treinta veces, obteniéndose un total de noventa unidades experimentales (Esquema 2.1).



Usando una jeringa plástica milimetrada, se extrajeron 3 ml de agua de cada uno de los recipientes que contenían a las larvas, y se agregó 3 ml de agua con señales químicas de los recipientes que contenían los predadores; la extracción previa se realizó para mantener constante el volumen de agua a través de toda la experiencia. Este procedimiento se realizó tres veces por semana. En el caso del tratamiento de control, los 3 ml de agua extraídos se reemplazaron con agua declorinada que se mantuvo en un recipiente aislado sin señales químicas de ningún tipo.

Esquema 2.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas con larvas de anfibios y señales químicas de predadores indicando los tratamientos y las réplicas respectivas consideradas.

Recipientes con 300 ml de agua	Tratamientos		
	<i>Belostoma elongatum</i>	<i>Moenkausia dichrourea</i>	Control
Nº de larvas por recipiente	1	1	1
Nº de réplicas	30	30	30
Total de larvas por tratamiento	30	30	30
Total de larvas por experiencia		90	

### Análisis estadístico

En primer lugar se realizó un test de normalidad (Shapiro-Wilk) para cada una de las variables a fin de determinar si los datos se ajustaban a una distribución normal. En el caso que los test de normalidad mostraran diferencias significativas, los datos fueron transformados a logaritmo natural o analizados mediante test no paramétricos.

Para comparar las variables morfológicas entre tratamientos, primero se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para cada tratamiento, a fin de estimar cuales variables fueron mas importantes en relación a la varianza total explicada por el modelo, surgida de la suma de de las varianzas individuales correspondiente a cada componente.

Para analizar las variables morfológicas se realizó un MANCOVA (Análisis multivariado de covarianza) de dos factores, utilizando los tratamientos como factores y el peso del cuerpo como covariable, lo cual permitió eliminar la influencia del efecto del tamaño de las larvas, y como variables dependientes se utilizaron las variables morfológicas. Subsecuentemente, si el MANCOVA fue significativo, se realizaron ANOVAs

(Análisis de la varianza) con su test *a posteriori* (Tukey) para determinar la significancia entre cada uno de los tratamientos.

Para analizar el efecto de los predadores sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo se realizó un MANOVA (Análisis multivariado de la varianza), cuando estos resultados fueron significativos se realizó un ANOVA para cada variable dependiente, nuevamente, las diferencias entre las medias fue evaluada mediante un test *a posteriori* (Tukey). En el caso que los datos no presentaran una distribución normal los mismos fueron analizados mediante test no paramétricos (Kruskal-Wallis).

Para determinar cuál fue la variación interna de cada variable se calculó el coeficiente de variación (CV) para cada una de las variables en los tres tratamientos.

## RESULTADOS

### ➤ ***Physalaemus albonotatus***

#### **Plasticidad morfológica con relación a los predadores**

El Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas registradas en las larvas, para cada tratamiento, mostró que todas las variables fueron importantes para explicar la varianza total. El *PC1* explicó más de 85% de la variación en los tres tratamientos considerados. Los valores de coeficientes de las variables fueron superiores a 0,85 para cada una de las variables morfológicas analizadas en los tres tratamientos, el valor mas bajo fue 0,897 para la variable **ACo** (altura de la cola) en el tratamiento con señales químicas de *Belostoma elongatum* (Tabla 2.1).

La morfología de las larvas fue significativamente afectada por la presencia de señales químicas de los predadores (MANCOVA Wilk's Lambda =0,238;  $f_{10, 96} = 10,07$ ;  $p = 0,0001$ ). El ANOVA indicó diferencias significativas en **LC** (longitud del cuerpo) y **LCo** (longitud de la cola) entre los individuos expuestos a los tres tratamientos; no existieron diferencias significativas en **AC** (altura del cuerpo), **ACo** y **AMsc** (altura de la musculatura caudal) entre las larvas expuestas a los tratamientos con señales químicas de predadores, pero si entre estos con respecto al tratamientos de control (Tabla 2.2). Las larvas que

estuvieron expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua* siempre presentaron el valor de media mas alto para cada una de las cinco variables analizadas, las larvas expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*, presentaron valores de media intermedios, y los valores de medias mas bajos se observaron en las larvas del tratamiento de control (Figura 2.1).

Tabla 2.1. Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de larvas de *Physalaemus albonotatus* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables fueron importantes en esta experiencia con el objetivo de determinar las respuestas de las larvas a señales químicas de predadores. Todas las variables fueron previamente estandarizadas. (**LC** = longitud del cuerpo, **LCo** = longitud de la cola, **AC** = altura del cuerpo, **ACo** = altura de la cola, **AMsc** = altura de la musculatura caudal).

Variables	Coeficientes de las variables		
	<i>Belostoma elongatum</i>	<i>Moenkausia dichroua</i>	Control
<b>LC</b>	0,972	0,981	0,983
<b>LCo</b>	0,900	0,979	0,976
<b>AC</b>	0,937	0,968	0,959
<b>ACo</b>	0,897	0,978	0,978
<b>AMsc</b>	0,903	0,978	0,969
Varianza total explicada (PC1)	85,05%	95,39%	94,66%

El CV (coeficiente de variación) se calculó para cada variable en cada uno de los tratamientos. La mayor variación para las cinco variables morfológicas se observó en las larvas expuestas al tratamiento de control. Los CV para las variables **LCo** y **AMsc** fueron menores en las larvas expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum* (menor variabilidad que las mismas variables en el tratamiento de control); de manera similar los CV para las variables **LC**, **AC** y **ACo** fueron menores en las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*, en comparación con las larvas del tratamiento de control.

Aparentemente, la presencia de señales químicas de *B. elongatum* tuvo una mayor influencia sobre **LCo** y **AMsc**; mientras que la presencia de señales químicas de *M. dichroua* influyó mas fuertemente la morfología total del cuerpo de las larvas (Tabla 2.3).

Tabla 2.2: Resultados del MANCOVA considerando tratamientos (factor), peso (covariable) y su influencia sobre las cinco variables morfológicas en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Un ANOVA, con su test *a posteriori* (♦Tukey) fue realizado cuando la probabilidad fue significativa. Las letras indican los tratamientos (c = control, b = *Belostoma elongatum*, m = *Moenkausia dichrourea*), y los números indican diferencias para el test de Tukey (igual número = no existen diferencias significativas, diferentes números = existen diferencias significativas). Las letras de los tratamientos están ordenadas de menor (izquierda) a mayor (derecha) valor de la media aritmética. La probabilidad de los ANOVAs se calculó de acuerdo al criterio de Bonferroni:  $p < 0,01$  (es decir, la probabilidad de alfa= 0,05 dividido el número de variables dependientes) (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Variable	gl	f	p
MANCOVA (Wilk's Lambda = 0,238)			
Tratamiento	10, 96	10,07	0,0010
ANOVA's			
<b>LC</b>			
♦c <sup>1</sup> b <sup>2</sup> m <sup>3</sup>	2, 53	65,4	0,0001
<b>LCo</b>			
♦c <sup>1</sup> b <sup>2</sup> m <sup>3</sup>	2, 53	52,03	0,0001
<b>AC</b>			
♦c <sup>1</sup> b <sup>2</sup> m <sup>2</sup>	2, 53	48,58	0,0001
<b>ACo</b>			
♦c <sup>1</sup> b <sup>2</sup> m <sup>2</sup>	2, 53	58,51	0,0001
<b>AMsc</b>			
♦c <sup>1</sup> b <sup>2</sup> m <sup>2</sup>	2, 53	44,59	0,0001

Tabla 2.3: Resultados de los Coeficientes de Variación (CV) en larvas de *Physalaemus albonotatus* para cada una de las variables morfológicas en los tres tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento de control. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Tratamientos	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
<i>Belostoma elongatum</i>	19,5	21,3	17,1	21,1	22,0
<i>Moenkausia dichrourea</i>	17,1	23,1	16,7	19,6	23,8
Control	20,2	24,6	21,7	24,4	27,3

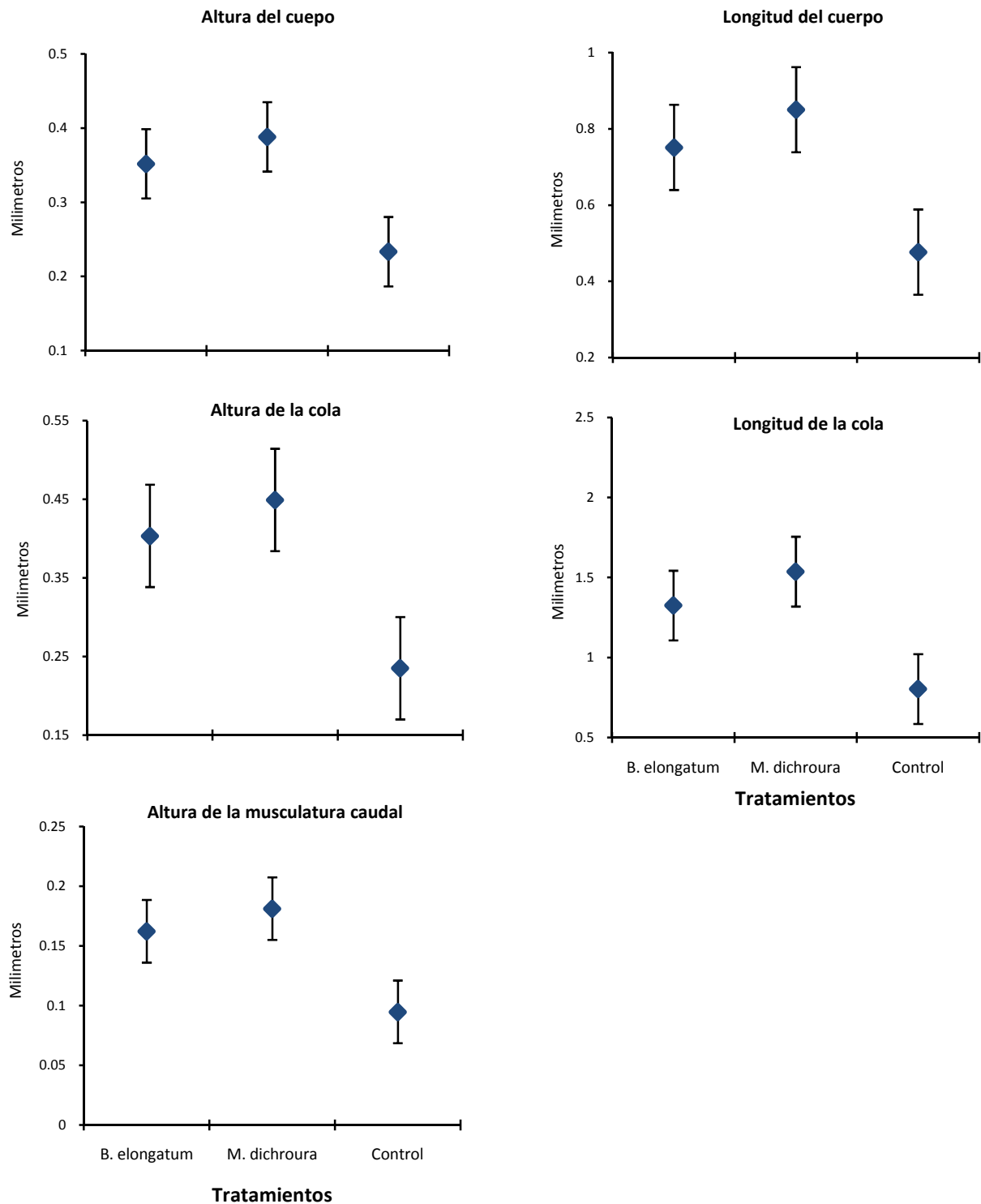


Figura 2.1: Efecto de la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkhausia dichrourea*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

**Plasticidad en la tasa de crecimiento y tasa de desarrollo con respecto a los predadores**

Para analizar las variaciones sufridas por las larvas en el crecimiento y desarrollo, previamente se calculó la **TCr** (tasa de crecimiento) y la **TDs** (tasa de desarrollo) las cuales fueron utilizadas como variables dependientes. Las mismas se calcularon de la siguiente manera:

$$\text{TCr} = \text{Ln peso final} / \text{Ln días}$$

$$\text{TDs} = (\text{Ln estadio final} - \text{Ln estadio inicial}) / \text{Ln días}$$

Los resultados mostraron que la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo fueron significativamente alterados por la presencia de señales químicas de predadores (MANOVA Wilk's Lambda = 0,581;  $f_{4, 104} = 8,115$ ;  $p = 0,0001$ ). Los ANOVA's subsecuentes con su posterior comparación de medias (test de Tukey) indicaron que las larvas expuestas a señales químicas de predadores alcanzaron significativamente una mayor **TCr** y **TDs** que las larvas del tratamiento de control. No existieron diferencias significativas entre larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua* respecto a las larvas del tratamiento con señales químicas de *Belostoma elongatum*, aunque las diferencias fueron significativas cuando estos dos tratamientos fueron comparados con el control (Tabla 2.4). Las larvas que estuvieron expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum* siempre presentaron el valor de media mas alto para cada una de las dos variables analizadas, las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*, presentaron valores de media intermedios, y los valores de medias mas bajos se observaron en las larvas del tratamiento de control (Figura 2.2). No se encontraron diferencias significativas entre larvas expuestas a señales químicas de predadores entre sí. Es decir que ante la presencia de diferentes predadores, las larvas alcanzaron la misma tasa de crecimiento y desarrollo.

Tabla 2.4: Resultados del MANOVA considerando los tratamientos (factor) y su influencia sobre la tasa de crecimiento y desarrollo en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Un ANOVA con su test *a posteriori* (♦Tukey) fue realizado cuando la probabilidad fue significativa. Las letras indican los tratamientos (c = control, m = *Moenkausia dichrourea*, b = *Belostoma elongatum*) y los números indican las diferencias para el test de Tukey (igual números = no hay diferencias significativas, diferentes números = existen diferencias significativas). Las letras de los tratamientos están ordenadas de menor (izquierda) a mayor (derecha) valor de la media aritmética. La probabilidad del ANOVA fue calculada de acuerdo al criterio de Bonferroni  $p = 0,025$ . (TCr = tasa de crecimiento, TDs = tasa de desarrollo).

Variable	gl	f	p
MANOVA (Wilk's Lambda = 0,581)			
Tratamientos	4, 104	8,115	0,0001
ANOVA's			
<b>TCr</b>			
♦ c <sup>1</sup> m <sup>2</sup> b <sup>2</sup>	2, 53	4,26	0,0190
<b>TDs</b>			
♦ c <sup>1</sup> m <sup>2</sup> b <sup>2</sup>	2, 53	15,86	0,0001

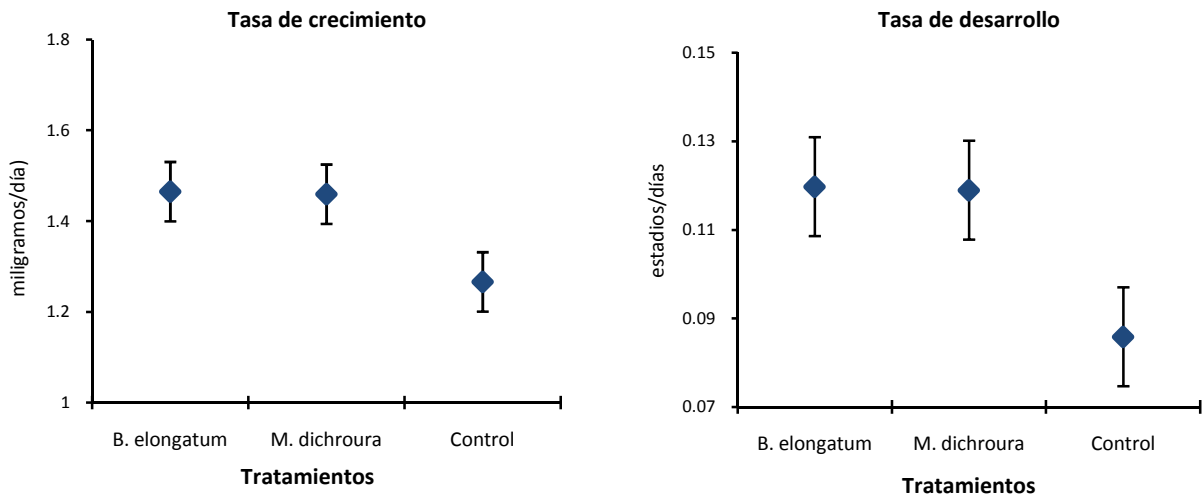


Figura 2.2: Efecto de la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*) sobre la tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

El coeficiente de variación (CV) en la tasa de crecimiento de las larvas que estuvieron expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua* y *Belostoma elongatum* fue muy bajo, mientras que fue alto para las larvas del tratamiento de control. La influencia de la señales químicas de predadores fue importante dada la similar variación en la **TCr** observada. Todas las larvas expuestas a señales químicas de predadores respondieron de manera similar, con una drástica reducción de la variación interna en sus tasas de crecimiento. El CV para la variable **TDs** fue en general muy bajo para los tres tratamientos, observándose la mayor variación en larvas del tratamiento de control (Tabla 2.5).

Tabla 2.5: Resultados de los coeficientes de variación (CV) en larvas de *Physalaemus albonotatus* para las variables tasa de crecimiento y desarrollo en los tres tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento de control. Los datos se encuentran expresados en porcentaje (%).

Tratamiento	Tasa de Crecimiento	Tasa de Desarrollo
<i>Belostoma elongatum</i>	9,3	12,1
<i>Moenkausia dichroua</i>	8,3	12,1
Control	28,0	34,3

➤ ***Elachistocleis bicolor***

**Plasticidad morfológica con relación a los predadores**

El Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado para cada tratamiento, con las cinco variables morfológicas registradas en larvas de *Elachistocleis bicolor* mostró que todas las variables fueron muy importantes para explicar la variación total. El **PC1** explicó más de 88% de la variación en los tres tratamientos considerados. Los valores de coeficientes de las variables fueron superiores a 0,89 para cada una de las variables morfológicas analizadas en los tres tratamientos, el valor mas bajo fue 0,891 para la variable **LCo** en el tratamiento con señales químicas de *Belostoma elongatum* (Tabla 2.6).



Tabla 2.6: Resultados del Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de larvas de *Elachistocleis bicolor* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables fueron importantes en esta experiencia con el objetivo de determinar las respuestas de las larvas a señales químicas de predadores. Todas las variables fueron previamente estandarizadas (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Variables	Coeficientes de las variables		
	<i>Belostoma elongatum</i>	<i>Moenkausia dichroura</i>	Control
<b>LC</b>	0,973	0,976	0,979
<b>LCo</b>	0,891	0,966	0,957
<b>AC</b>	0,976	0,972	0,958
<b>ACo</b>	0,967	0,945	0,940
<b>AMsc</b>	0,906	0,947	0,940
Varianza total explicada (PC1)	88,96%	92,43%	91,18%

Los análisis estadísticos indicaron que existen diferencias significativas en las cinco variables morfológicas analizadas (MANCOVA Wilk's Lambda = 0,571;  $f_{10, 138} = 4,47$ ;  $p = 0,0001$ ). Los ANOVAS mostraron diferencias significativas en **LC**, **LCo** y **AMsc** entre los individuos de los tratamientos con señales químicas de predadores, pero no existieron diferencias significativas para estas variables entre tratamientos con predadores respecto al tratamiento de control. En la variable **AC** se observaron diferencias significativas entre tratamientos predadores entre sí (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroura*) y entre las larvas del tratamiento de control respecto a las larvas con señales químicas de *B. elongatum*. Mientras que para la variable **ACo** hubo diferencias entre los dos tratamientos predadores y entre los individuos del tratamiento de control y larvas con señales químicas de *M. dichroura* (Tabla 2.7).

En todos los casos, las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroura* presentaron los valores de media mas altos para las cinco variables consideradas, mientras que las larvas del tratamiento de control presentaron valores intermedios, y los individuos con señales químicas de *Belostoma elongatum* los valores de medias mas bajos (Figura 2.3).

Tabla 2.7: Resultados del MANCOVA considerando tratamientos (factor), peso (covariable) y su influencia sobre las cinco variables morfológicas en larvas de *Elachistocleis bicolor*. Se realizaron ANOVA's, con sus test *a posteriori* (♦Tukey) cuando la probabilidad fue significativa. Las letras indican los tratamientos (c = control, b = *Belostoma elongatum*, m = *Moenkausia dichroura*), y los números indican diferencias para el test de Tukey (igual número = no existen diferencias significativas, diferentes números = existen diferencias significativas). Las letras de los tratamientos están ordenadas de menor (izquierda) a mayor (derecha) valor de la media aritmética. La probabilidad de los ANOVA se calculó de acuerdo al criterio de Bonferroni:  $p < 0,01$  (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Variable	gl	f	p
MANCOVA (Wilk's Lambda = 0,571)			
Tratamiento	10, 138	4,47	0,0001
ANOVA's			
<b>LC</b>			
♦ b <sup>1</sup> c <sup>1,2</sup> m <sup>2</sup>	2, 74	7,1	0,0010
<b>LCo</b>			
♦ b <sup>1</sup> c <sup>1,2</sup> m <sup>2</sup>	2, 74	5,1	0,0080
<b>AC</b>			
♦ b <sup>1</sup> c <sup>2</sup> m <sup>2</sup>	2, 74	6,5	0,0020
<b>ACo</b>			
♦ b <sup>1</sup> c <sup>1</sup> m <sup>2</sup>	2, 74	11,3	0,0001
<b>AMsc</b>			
♦ b <sup>1</sup> c <sup>1,2</sup> m <sup>2</sup>	2, 53	5,1	0,0130

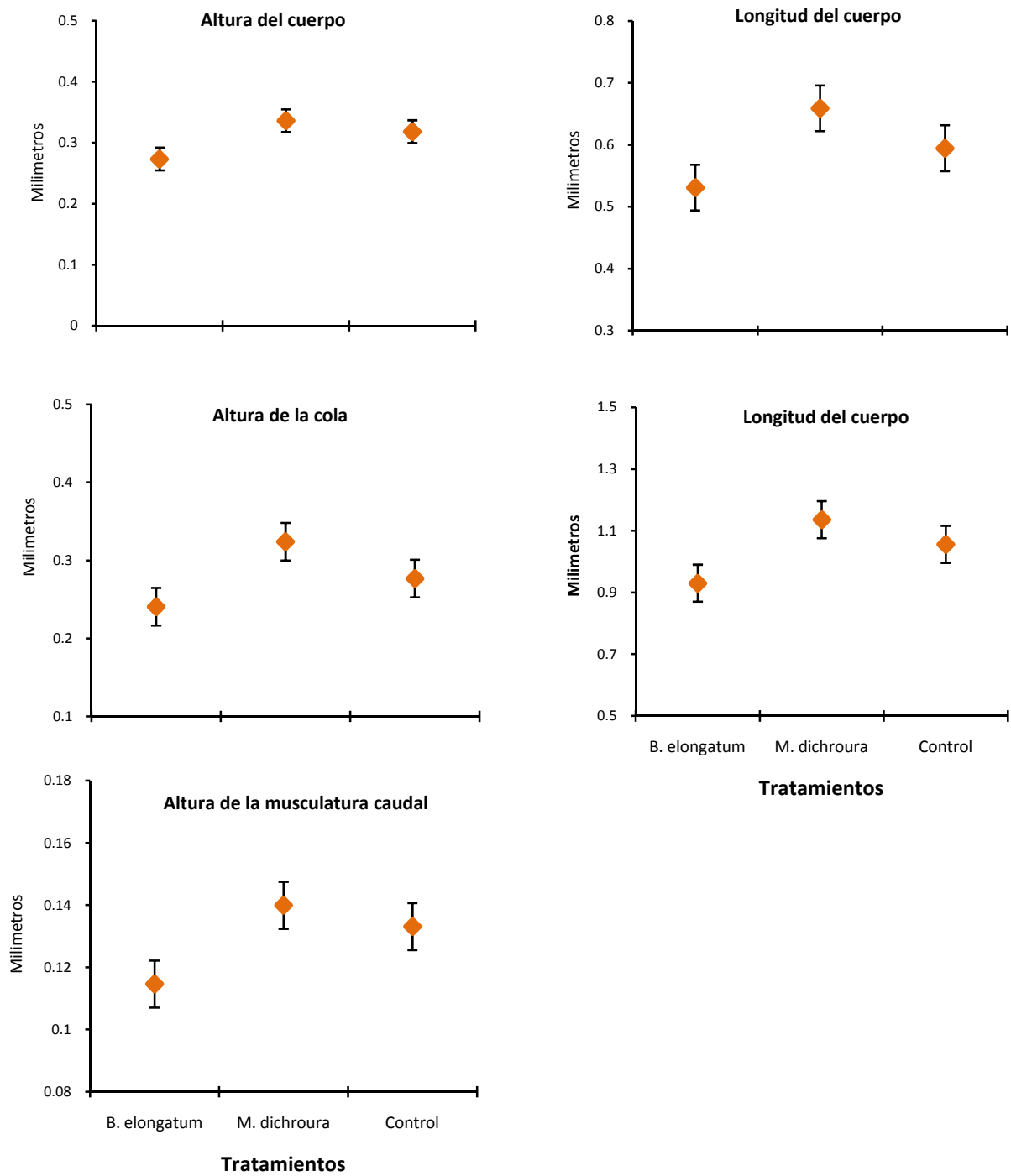


Figura 2.3: Efecto de la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Elachistocleis bicolor*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Los coeficientes de variación (CV) fueron bajos para todos los tratamientos (menor a 30%), por lo tanto la variación interna fue similar en los tres tratamientos. Para la variable **LC** el menor valor se observó en el tratamiento de control. En las variables **LCo** y **ACo** la menor variación se registró en larvas expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*, en cambio en el tratamiento con señales químicas de *Moenkausia dichrourea* se observó la menor variación en las variables **AC** y **AMsc** (Tabla 2.8).

Tabla 2.8: Resultados de los coeficientes de variación (CV) en larvas de *Elachistocleis bicolor* para cada una de las variables morfológicas en los tres tratamientos. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Tratamientos	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
<i>Belostoma elongatum</i>	21,9	19,9	22,1	21,3	26,9
<i>Moenkausia dichrourea</i>	19,8	22,6	19,3	22,1	20,2
Control	18,8	22,9	20,7	22,4	24,7

### Plasticidad en la tasa de crecimiento y tasa de desarrollo con respecto a los predadores

Las variables **TCr** y **TDs** en larvas de *Elachistocleis bicolor* se analizaron mediante pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis). Los resultados mostraron que no existen diferencias significativas entre tratamientos para ninguna de estas dos variables. La presencia de señales químicas de predadores no tuvo influencia significativa sobre la **TCr** de las larvas (Kruskal-Wallis = 5,91;  $gl = 2$ ;  $p = 0,87$ ). Tampoco existieron diferencias significativas entre tratamientos para la variable **TDs** (Kruskal-Wallis = 5,9;  $gl = 2$ ;  $p = 0,86$ ) (Tabla 2.9).

Tabla 2.9: Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis para las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Elachistocleis bicolor* expuestas a señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*).

Prueba de Kruskal-Wallis	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
K (valor observado)	0,260	0,298
K (valor crítico)	5,991	5,991
GDL	2	2
P-valor bilateral	0,878	0,862
alfa	0,05	0,05

Si bien no se observaron diferencias significativas entre larvas expuestas a los tres tratamientos, es decir que ante la presencia de diferentes predadores, las larvas alcanzaron la misma tasa de crecimiento y desarrollo que en ausencia de ellos, las larvas que estuvieron en el tratamiento de control presentaron el valor de media más alto para la variable **TCr** ( $\bar{x} = 1,164$ ,  $s = 0,179$ ), mientras que las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*, presentaron valores de media intermedios ( $\bar{x} = 1,134$ ,  $s = 0,284$ ), y los valores de medias más bajas se observaron en las larvas con señales químicas de *Belostoma elongatum* ( $\bar{x} = 1,114$ ,  $s = 0,267$ ). En cuanto a la variable **TDs** las larvas del tratamiento de control presentaron los valores de medias más altos ( $\bar{x} = 0,058$ ,  $s = 0,026$ ), mientras que las larvas expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum* presentaron valores de media intermedios ( $\bar{x} = 0,057$ ,  $s = 0,028$ ) y los valores de medias más bajas se observaron en las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua* ( $\bar{x} = 0,053$ ,  $s = 0,023$ ) (Figura 2.4).

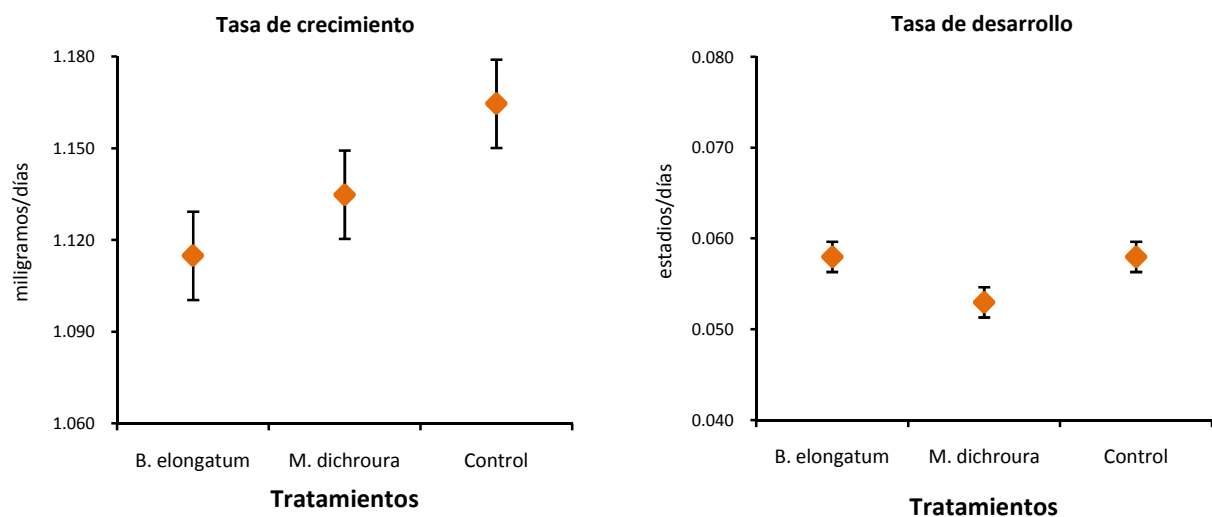


Figura 2.4: Efecto de la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroua*) sobre la tasa de desarrollo y la tasa de crecimiento en larvas de *Elachistocleis bicolor*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Los coeficientes de variación (CV) fueron bajos para los tres tratamientos (menores a 30%) en la variable **TCr**, observándose en el tratamiento de control la menor variación para esta variable (16,9%). En la variable **TDs** se observó una variación muy grande en los tres tratamientos (superior a 40%), indicando que los mismos no tuvieron ninguna influencia sobre la tasa de desarrollo de las larvas (Tabla 2.10).

Tabla 2.10: Resultados de los coeficientes de variación (CV) en larvas de *Elachistocleis bicolor* para las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en los tres tratamientos. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%).

Tratamiento	Tasa de Crecimiento	Tasa de Desarrollo
<i>Belostoma elongatum</i>	24,03	49,02
<i>Moenkausia dichrourea</i>	21,9	44,45
Control	16,9	45,78

### ➤ ***Scinax nasicus***

#### **Plasticidad morfológica con relación a los predadores**

El Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas registradas en las larvas, para cada tratamiento, demostró que todas las variables fueron importantes para explicar la varianza total. El *PC1* explicó más de 93% de la variación en los tres tratamientos considerados. Los valores de coeficientes de las variables fueron superiores a 0,90 para cada una de las variables morfológicas analizadas en los tres tratamientos, el valor mas bajo fue 0,901 para la variable **LCo** en el tratamiento de control (Tabla 2.11).

Tabla 2.11: Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de larvas de *Scinax nasicus* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables fueron importantes en esta experiencia con el objetivo de determinar las respuestas de las larvas a señales químicas de predadores. Todas las variables fueron previamente estandarizadas (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Variables	Coeficientes de las variables		
	<i>Belostoma elongatum</i>	<i>Moenkausia dichrourea</i>	Control
<b>LC</b>	0,995	0,991	0,987
<b>LCo</b>	0,978	0,963	0,901
<b>AC</b>	0,976	0,967	0,976
<b>ACo</b>	0,986	0,982	0,982
<b>AMsc</b>	0,984	0,976	0,975
Varianza total explicada (PC1)	96,80%	95,23%	93,03%

La morfología de las larvas no fue afectada significativamente por la presencia de señales químicas de los predadores (MANCOVA Wilk's Lambda =0,782;  $f_{10, 102} = 1,332$ ;  $p = 0,223$ ) (Tabla 2.12), los valores medios observados para las cinco variable morfológicas consideradas no se diferenciaron significativamente entre larvas expuestas a tratamientos distintos: **LC** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 6,616$ ,  $s = 1,314$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 7,313$ ,  $s = 1,251$ , control  $\bar{x} = 7,108$ ,  $s = 1,623$ ); **LCo** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 13,349$ ,  $s = 3,301$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 15,012$ ,  $s = 3,381$ , control  $\bar{x} = 13,823$ ,  $s = 4,608$ ); **AC** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 4,224$ ,  $s = 0,817$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 4,667$ ,  $s = 0,869$ , control  $\bar{x} = 4,599$ ,  $s = 1,013$ ); **ACo** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 4,875$ ,  $s = 1,035$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 5,542$ ,  $s = 1,118$ , control  $\bar{x} = 5,540$ ,  $s = 1,557$ ); **AMsc** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 1,862$ ,  $s = 0,475$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 2,109$ ,  $s = 0,538$ , control  $\bar{x} = 2,042$   $s = 0,653$ ) (Figura 2.5).

El CV (coeficiente de variación) se calculó para cada variable en cada uno de los tratamientos. La mayor variación para las cinco variables morfológicas se observó en las larvas expuestas al tratamiento de control. Los CV para las variables **LC**, **LCo**, **AC** y **ACo** fueron menores en las larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichrourea* (menor variabilidad que las mismas variables en el tratamiento de control) (Tabla 2.13).

Tabla 2.12: Resultados del MANCOVA considerando tratamientos (factor), peso (covariable) y su influencia sobre las cinco variables morfológicas en larvas de *Scinax nasicus*. Las letras indican los tratamientos (c = control, b = *Belostoma elongatum*, m = *Moenkausia dichroua*) (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Variable	gl	f	p
MANCOVA (Wilk's Lambda = 0,782)			
Tratamiento	10, 102	1,332	0,223
ANOVA's			
<b>LC</b>			
◆c b m	2, 55	0,065	0,937
<b>LCo</b>			
◆c b m	2, 55	0,704	0,499
<b>AC</b>			
◆c b m	2, 55	0,338	0,715
<b>ACo</b>			
◆c b m	2, 55	2,316	0,108
<b>AMsc</b>			
◆c b m	2, 55	0,162	0,851

Tabla 2.13: Resultados de los coeficientes de variación (CV) en larvas de *Scinax nasicus* para cada una de las variables morfológicas en los tres tratamientos. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 2.1).

Tratamientos	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
<i>Belostoma elongatum</i>	19,8	24,7	19,3	21,2	25,5
<i>Moenkausia dichroua</i>	17,1	22,5	18,6	20,1	25,5
Control	22,8	33,3	22,0	28,1	32,0



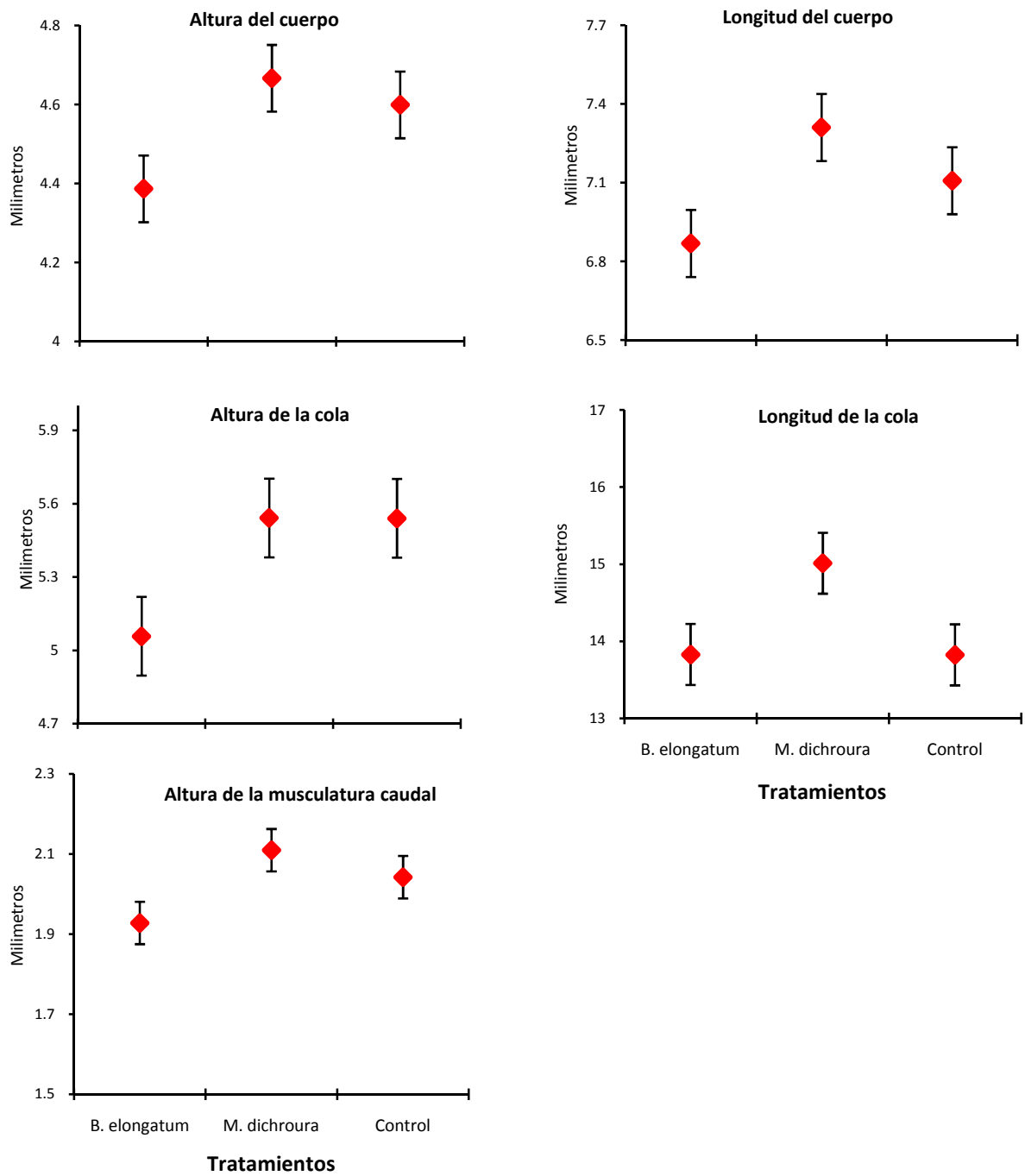


Figura 2.5: Efecto de las señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroua*) sobre la morfología en larvas de *Scinax nasicus*. Los puntos representan las medias aritméticas y las barras el error estándar.

**Plasticidad en la tasa de crecimiento y tasa de desarrollo con respecto a los predadores**

Las variables **TCr** y **TDs** en larvas de *Scinax nasicus* se analizaron mediante pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis). Los resultados mostraron que no existieron diferencias significativas entre tratamientos para ninguna de estas dos variables. La presencia de señales químicas de predadores no tuvo influencia significativa sobre la **TCr** de las larvas (Kruskal-Wallis  $p = 0,55$ ), así como tampoco sobre la **TDs** (Kruskal-Wallis  $p = 0,24$ ). (Tabla 2.14). Larvas expuestas a diferentes tratamientos predadores alcanzaron valores de media similares en cuanto a la **TCr** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 1,465$ ,  $s = 0,204$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 1,525$ ,  $s = 0,203$ , control  $\bar{x} = 1,477$ ,  $s = 0,249$ ) y la **TDs** (*B. elongatum*  $\bar{x} = 0,029$ ,  $s = 0,022$ ; *M. dichrourea*  $\bar{x} = 0,043$ ,  $s = 0,022$ , control  $\bar{x} = 0,038$ ,  $s = 0,024$ ) (Figura 2.6).

Tabla 2.14: Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis para las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Scinax nasicus* expuestas a señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*).

Prueba de Kruskal-Wallis		
	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
K (valor observado)	1,184	2,858
K (valor crítico)	5,991	5,991
GDL	2	2
P-valor bilateral	0,553	0,240
alfa	0,05	0,05

Los coeficientes de variación (*CV*) fueron bajos para los tres tratamientos (menores a 20%) en la variable **TCr**, observándose en el tratamiento con señales químicas de *Belostoma elongatum* la menor variación para esta variable (13,09%). En la variable **TDs** se observó una variación muy grande en los tres tratamientos (superior a 50%), indicando que los tratamientos no tuvieron ninguna influencia sobre la tasa de desarrollo de las larvas (Tabla 2.15).

Tabla 2.15: Resultados de los Coeficientes de variación (CV) en larvas de *Scinax nasicus* para las variables tasa de crecimiento y desarrollo en los tres tratamientos. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%).

Tratamiento	Tasa de Crecimiento	Tasa de Desarrollo
<i>Belostoma elongatum</i>	13,09	74,13
<i>Moenkausia dichroura</i>	13,32	51,97
Control	16,85	64,69

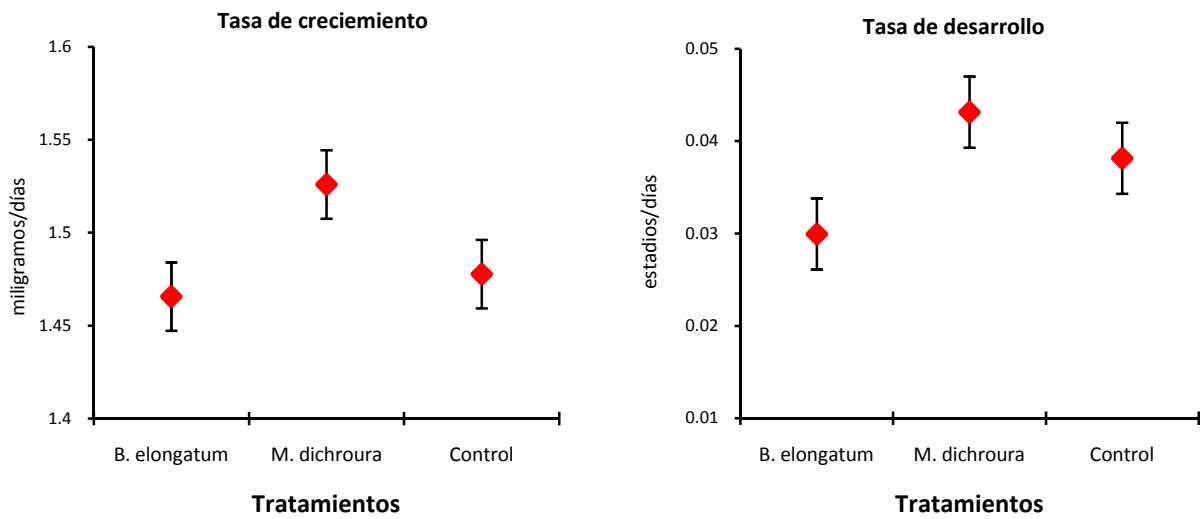


Figura 2.6: Efecto de la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroura*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en larvas de *Scinax nasicus*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

## DISCUSIÓN

### **Plasticidad morfológica con relación a los predadores**

Muchas especies de anuros, especialmente aquellas que habitan charcas temporarias son altamente vulnerables a diferentes predadores (Werner y McPeck 1994, Blaustein *et al.* 1996), y aunque muchas de estas especies viven en una amplia variedad de hábitats, ellas típicamente se reproducen en charcas temporarias, semipermanentes y permanentes. Debido a esto, diferentes especies de larvas de anuros han demostrado la capacidad de detectar varios predadores en el mismo ambiente (Blaustein 1999, Skelly 2001), y en consecuencia exhiben respuestas plásticas en la altura de la cola así como una tendencia a reducir la tasa de crecimiento (Wilbur 1997).

De acuerdo con Wojdak y Trexler (2010) las respuestas a los predadores por parte de la presa deben ser flexibles, para evitar una reducción innecesaria del forrajeo durante tiempos relativamente seguros, o en lugares seguros; y a su vez para evitar la mortalidad si la larva se encuentra bajo un alto riesgo de predación.

El presente estudio sugiere que diversas especies de anuros responden de diferente manera ante la presencia de predadores, resultados que son consistentes con las teorías que proponen que esto ocurre porque los predadores tienen distintas formas de encontrar, capturar, manipular y consumir la presa, así como diversas especies de presas exhiben una amplia variedad de rasgos para evitar el encuentro o para escapar del predador (Relyea 2001a-b).

Los resultados obtenidos en estas experiencias sugieren que *Physalaemus albonotatus* presentó respuestas de tipo generalizadas ante los predadores, ya que si bien existieron diferencias significativas en algunas variables morfológicas entre diferentes tratamientos, éstas siguieron los mismo patrones. Las variables morfológicas analizadas mostraron una tendencia hacia un mayor crecimiento, presentando las mayores dimensiones en larvas expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*.

En el caso de larvas de *Elachistocleis bicolor*, las respuestas fueron de tipo cualitativo ya que hay dos variables que muestran algún efecto causado por la presencia de predadores, la altura del cuerpo y la altura de la cola. Estas respuestas de tipo específicas son comunes en larvas de anfibios y han sido reportadas en trabajos previos

(Relyea 2001a, Teplitsky *et al.* 2004, Benard 2006). Las larvas de *Elachistocleis bicolor* expuestas a *Belostoma elongatum* tuvieron una altura del cuerpo significativamente menor que las larvas en el tratamiento de control; en cambio se observó que la altura de la cola fue significativamente diferente entre las larvas pertenecientes al tratamiento con *Moenkhausia dichroua* y las larvas del tratamiento de control, siendo la altura de la cola mayor en larvas expuestas a señales químicas de *M. dichroua*.

Por otro lado, las larvas de *Scinax nasicus* no mostraron diferencias significativas en las variables morfológicas entre ningún tratamiento, sugiriendo que esta especie no invierte en estructuras de defensa ante los predadores.

Esta variación en las respuestas pudo deberse a los diferentes modos de vida de cada una de las especies.

Las larvas de *Physalaemus albonotatus* se reproducen típicamente en charcas temporarias pero son capaces de colonizar cuerpos de agua semipermanentes y pueden, por lo tanto, ocasionalmente estar en contacto con ambos tipos de predadores. Estos resultados son consistentes con las predicciones teóricas que plantean que respuestas adaptativas generalizadas son más probables cuando los predadores co-ocurren (McCoy y Bolker 2008) o cuando la especie es capaz de colonizar diferentes tipos de hábitats.

En el caso de las larvas de *Elachistocleis bicolor* este estudio demostró que individuos expuestos a predadores invertebrados reducen la altura del cuerpo. Sin embargo, estos resultados contrastan con la mayoría de los estudios previos, los cuales sugieren que las larvas expuestas a predadores invertebrados exhiben colas más altas, porque es ampliamente conocido que la cola actúa como señuelo y aleja los ataques hacia la zona menos vital del cuerpo (Lardner 2000, Relyea y Werner 2000 Kishida y Nishimura 2005, Teplitsky *et al.* 2005a, Benard 2006). Sin embargo, dado que los individuos de *Belostoma elongatum* capturan la presa tomándola del cuerpo e introduciendo un aguijón para digerir los tejidos internos de las larvas, necesitan que la presa alcance un tamaño conveniente para que sea posible la captura. Por lo tanto reducir el tamaño del cuerpo es, en este caso, una buena estrategia antipredadora para decrecer la probabilidad de captura. Este resultado es consistente con la teoría de Holling (1964) quien determinó el tamaño óptimo de la presa en relación con la extremidad del predador y concluyó que grandes predadores tienden a capturar grandes presas. Esta

relación entre el tamaño del predador y la presa fue observada por Jara (2008) entre *Physalaemus pustulosus* y larvas de odonatos, así como por Kehr y Schnack (1991) quienes observaron que *Belostoma oxyurum* en estadios iniciales consume larvas de *Bufo arenarum* que se encuentran en un menor tamaño.

Por otro lado, la altura de la cola fue significativamente mayor en larvas de *Elachistocleis bicolor* expuestas a señales químicas de *Moenkhausia dichrourea*. Estos resultados también contrastan con la mayoría de los trabajos previos (Teplitsky *et al.* 2003, 2004, Benard 2006) los cuales argumentan que larvas expuestas a peces desarrollan colas largas y bajas para incrementar la velocidad de nado. Sin embargo, Wassersug (1989) planteó que la altura de la cola imprime aceleración inicial y no velocidad, por lo cual sería una buena estrategia para escapar de los predadores. Relyea (2001a) observó que diferentes presas responden a predadores peces de diferentes maneras; sus estudios revelaron que *Bufo catesbeiana* y *Hyla versicolor* no exhibieron respuestas en la altura de la cola; *Rana pipiens* y *R. sylvatica* incrementaron la altura de la cola, mientras que *Bufo calamita* y *B. americanus* decrecieron la altura de la cola. En otro estudio Teplitsky *et al.* (2005a) encontraron que las larvas expuestas a peces desarrollaron colas mas anchas, pero también músculos caudales altos y colas largas, y demostraron que la altura de la cola, y las variables del cuerpo no influenciaron las respuestas de aceleración. Estos autores plantean que la inversión en la altura de la cola puede ser considerada una respuesta generalizada en las larvas, ya que sirven contra todo tipo de predadores.

En el presente estudio los peces (*Moenkhausia dichrourea*) son predadores activos y *Elachistocleis bicolor* es una larva que se alimenta de manera casi inmóvil, quizás por esta razón esta especie no invierte energía en la construcción de estructuras para incrementar la velocidad de nado, y un incremento en la altura de la cola es una buena estrategia que le permite distraer los ataques, ya que la cola actuaría como señuelo.

En las larvas de *Scinax nasicus* no se observaron diferencias entre tratamientos, por lo tanto se podría pensar que estas larvas no invierten en estructuras de defensa, y evitarían la predación a través de modificaciones en la actividad o el comportamiento.

Las respuestas de diferentes especies de larvas pueden diferir dependiendo de las preferencias del hábitat de cada especie. En especies oportunistas que se reproducen en ambientes muy variables o impredecibles, los factores abióticos podrían ser mas

importantes para la dinámica de la población de las larvas; y las respuestas inducidas por el predador que afectan su plasticidad externa e interna pueden variar de una a otra especie, respecto a las larvas que habitan en ambientes más predecibles (Kehr y Gómez 2009).

### **Plasticidad en el crecimiento y desarrollo con relación a los predadores**

La plasticidad en la tasa de crecimiento y desarrollo afecta tanto el tiempo como el tamaño en la metamorfosis, y subsecuentemente la primera reproducción en diferentes taxones, incluyendo cladóceros (Hwang *et al.* 2009), crustáceos (Hentschel y Emler 2000), peces (Reznick 1990) y anfibios (Kehr 1989, Pfenning *et al.* 1991, Newman 1992, Kehr 1994, Rudolf y Rodel 2007).

Se considera que los cambios en los estadios de desarrollo pueden ser fuertemente correlacionados con el nivel de actividad, pero no con los cambios morfológicos, lo cual sugiere que los cambios morfológicos tienen poco impacto sobre la tasa de desarrollo (Richter-Boix *et al.* 2007), aunque trabajos previos sugieren que las defensas morfológicas en respuesta a los predadores traen asociado el costo de decrecer la tasa de crecimiento y desarrollo (Van Buskirk 2000, Relyea 2002, Teplitsky *et al.* 2005b). Algunos autores plantean que los cambios morfológicos afectan el crecimiento y desarrollo causando individuos que crecen y se desarrollan más lento cuando están expuestos a predadores que en ausencia de predadores (Lardner 2000, Relyea 2002, Van Buskirk 2002).

En este estudio se observó que la presencia de predadores, *Moenkausia dichrourea* y *Belostoma elongatum*, parece tener un importante impacto sobre ambas variables (crecimiento y desarrollo) en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas expuestas a tratamientos con predadores no difirieron unas de otras, aunque una diferencia significativa fue observada cuando estos individuos fueron comparados con el grupo de control. Sin embargo, los resultados obtenidos en el presente estudio concuerdan con aquellos de Hoverman y Relyea (2008) quienes encontraron que las larvas crecen más en presencia de predadores como cangrejos y peces. Esto puede ocurrir porque las especies que persisten en charcas temporarias comúnmente se enfrentan a un tiempo limitante, que condiciona la habilidad de retardar el crecimiento y desarrollo (Altwegg 2002b). Por otro lado la interacción predador-presa,

así como los sucesos de predación dependen del balance entre el tamaño de la estructura de captura del predador y el tamaño del cuerpo de la presa (Kishida *et al.* 2006).

En cuanto a las larvas de *Elachistocleis bicolor* no se encontraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento y desarrollo entre ningún tratamiento. En esta especie se observó que tanto los individuos expuestos a señales de predadores como aquellos que permanecen a modo de control alcanzaron el mismo peso y estadio de desarrollo al mismo tiempo. Sin embargo, las larvas mostraron una tendencia a reducir su tamaño en presencia de predadores, lo cual podría estar relacionado a rasgos de comportamiento, los cuales incluyen evitación espacial e incremento en el uso de refugios. Una reducción en el tamaño del cuerpo puede ser beneficiosa en estos casos. En esta especie los coeficientes de variación para la tasa de crecimiento fueron bajos, en cambio se observaron valores muy altos para la variable tasa de desarrollo, lo cual estaría indicando que la presencia de predadores tiene mayor influencia sobre el crecimiento de las larvas, siendo un factor poco importante para determinar el desarrollo de las mismas.

En el caso de las larvas de *Scinax nasicus* no se encontraron diferencias significativas entre ningún tratamiento para ninguna de las variables analizadas (tasa de crecimiento y tasa de desarrollo). Sin embargo, las larvas también mostraron una tendencia a reducir la tasa de crecimiento ante la presencia de predadores como *Belostoma elongatum*, y aumentarla ante la presencia de *Moenkausia dichroua*. En este caso también se observó que la presencia de predadores tienen poca influencia sobre el desarrollo de las larvas ya que los coeficientes de variación presentan valores muy altos, observándose una marcada menor variabilidad en las tasas de crecimiento.

Estos resultados puede ser consecuencia de algún rasgo del comportamiento, de modo que el predador expone al grupo a ser menos activo, y en un ambiente con recursos alimenticios abundantes, la larva puede mantener una alta tasa de alimentación a bajos niveles de actividad (Peacor y Werner 2004).

Sin embargo, las predicciones teóricas en este aspecto (Werner 1986) fueron poco exitosas en determinar que las larvas expuestas a predadores alteran la tasa de crecimiento y se metamorfosean antes y con un menor tamaño que en ambientes sin predadores; y si bien algunos trabajos han corroborado esta teoría (Lardner 2000, Kiesecker *et al.* 2000) la mayoría de los estudios realizados hasta el momento no han



encontrado evidencia que las larvas exhiban cambios en la tasa de crecimiento y desarrollo, mostrando una tendencia a crecer a la misma tasa que las larvas en ausencia de predadores (Benard 2004, Relyea 2007). Por lo tanto los resultados obtenidos en este trabajo estarían en concordancia con la mayoría de los estudios previos que sugieren que las larvas por lo común no exhiben cambios en la sincronización de los acontecimientos de historias de vida en respuesta a predadores.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALTWEGG R. 2002a. Trait-mediated indirect effects and complex life-cycles in two European frogs. *Evol. Ecol. Res.* 4: 519–536.
- ALTWEGG R. 2002b. Predator-induced life-history plasticity under time constraints in pool frogs. *Ecology* 83: 2542–2551.
- ANHOLT B.R., E. WERNER y D.K. SKELLY. 2000. Effect of food and predators on the activity of four larval ranid frogs. *Ecology* 81: 350–352.
- BABBITT K.J., M.J. BABER y T.L. TARR. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Can. J. Zool.* 81: 1539–1552.
- BARRY M.J. 2000. Inducible defenses in *Daphnia*: responses to two closely related predator species. *Oecologia* 124: 396–401.
- BENARD M. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 651–673.
- BENARD M.F. 2006. Survival trade-off between two predator-induced phenotypes in pacific treefrog (*Pseudacris regilla*). *Ecology* 87: 340–346.
- BLAUSTEIN L. 1999. Oviposition site selection in response to risk of predation: evidence from aquatic habitats and consequences for population dynamics and community structure, pp. 442–456. En: WASSER S.P. (Ed.). *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives*. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- BLAUSTEIN L., F. FRIEDMAN y T. FAHIMA. 1996. Larval Salamandra drive temporary pool community dynamics: evidence from an artificial pool experiment. *Oikos* 76: 392–402.
- BLOUIN M.S. 1990. Evolution of palatability differences between closely-related treefrogs. *J. Herpetol.* 24: 309–311.
- DeWITT T.J., B.W. ROBINSON y D.S. WILSON. 2000. Functional diversity among predators of a freshwater snail imposes an adaptive trade-off for shell morphology. *Evol. Ecol. Res.* 2: 129–148.
- DeWITT T.J. y R.B. LANGERHANS. 2003. Multiple prey traits, multiple predators: keys to understanding complex community dynamics. *J. Sea Res.* 49: 143–155.
- FORMANOWICZ D.R. y E.D. BRODIE JR. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. *Copeia* 1982: 91–97.
- GÓMEZ V.I. y A.I. KEHR. 2011a. Morphological and developmental responses of anuran larvae (*Physalaemus albonotatus*) to chemical cues from predators *Moenkhausia dichoroura* (Characiforme: Characidae) and *Belostoma elongatum* (Hemiptera: Belostomatidae). *Zool. Stud.* 50: 203–210.
- GÓMEZ V.I. y A.I. KEHR. 2011b. Morphological and developmental plasticity in larvae of *Physalaemus santafecinus* (Anura: Leiuperidae) in response to chemical cues of different predators. *Phyllomedusa* 10: 143–151.

- GUNZBURGER M.S. y J. TRAVIS. 2005. A critical literature review of the evidence for unpalatability of amphibian eggs and larvae. *J. Herpetol.* 39: 547–571.
- HENTSCHEL B.T. y R.B. EMLET. 2000. Metamorphosis of barnacle nauplii: effects of food variability and a comparison with amphibian models. *Ecology* 81: 3495–3508.
- HOLLING C.S. 1964. The analysis of complex population processes. *Canad. Entomol.* 96: 335–347.
- HOVERMAN J.T. y R.A. RELYEA. 2008. Temporal and environmental variation and phenotypic plasticity: a mechanism underlying priority effects. *Oikos* 117: 23–32.
- HWANG J.S., R. KUMAR y C.S. KUO. 2009. Impact of predation by copepod, *Mesocyclops pehpeiensis*, on life table demographics and population dynamics on four cladoceran species: a comparative laboratory study. *Zool. Stud.* 48: 738–752.
- JARA F.G. 2008. Tadpole-odonate larvae interactions: influence of body size and diel rhythm. *Aquat. Ecol.* 42: 503–509.
- KATS L.B., J.W. PETRANKA y A. SIH. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology* 69: 1865–1870.
- KEHR A.I. 1989. Factores dependientes de la densidad y su influencia sobre el crecimiento individual de los estados larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Amphibia: Anura). *Limnobiós* 2: 757–761.
- KEHR A.I. 1994. Density dependent responses in tadpoles of *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae). *Physis* 49: 31–36.
- KEHR A.I. 1998. Applicability of three growth models to tadpole body size in natural conditions. *Physis* 55: 23–27.
- KEHR A.I. y V.I. GÓMEZ. 2009. Intestinal, body and tail plasticity in *Rhinella schneideri* (Bufonidae) tadpoles induced by a predator insect (*Belostoma elegans*). *Adv. Stud. Biol.* 1: 85–94.
- KEHR A.I. y J.A. SCHNACK. 1991. Predator-prey relationship between giant water bugs (*Belostoma oxyurum*) and larval anurans (*Bufo arenarum*). *Alytes* 9: 61–69.
- KIESECKER J.M., D.P. CHIVERS, M. ANDERSON y A.R. BLAUSTEIN. 2002. Effect of predator diet on life history shifts of red-legged frogs, *Rana aurora*. *J. Chem. Ecol.* 28: 1007–1015.
- KISHIDA O. y K. NISHIMURA. 2005. Multiple inducible defenses against multiple predators in the anuran tadpole, *Rana pirica*. *Evol. Ecol. Res.* 7: 619–631.
- KISHIDA O., Y. MIZUTA y K. NISHIMURA. 2006. Reciprocal phenotypic plasticity in a predator-prey interaction between larval amphibians. *Ecology* 87: 1599–1604.
- KRUPA J.J. y A. SIH. 1998. Fishing spiders, green sunfish, and a stream-dwelling water strider: male–female conflict and prey responses to single vs. multiple predator environments. *Oecologia* 117: 258–265.
- LANGERHANS R.B. y T.J. DEWITT. 2002. Plasticity constrained: over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evol. Ecol. Res.* 4: 857–870.
- LARDNER B. 2000. Morphological and life history response to predators in larvae of seven anurans. *Oikos* 88: 169–180.

- LAURILA A., M. JARVI-LATURU y S.A. PAKKASMAA. 2004. Temporal variation in predation risk: stage-dependency, graded responses and fitness costs in tadpole antipredator defenses. *Oikos* 107: 90–99.
- LEFCORT H. 1996. Adaptive, chemically mediated fright response in tadpoles of the Southern Leopard Frog, *Rana utricularia*. *Copeia* 1996: 455–459.
- MATSUDA H., P.A. ABRAMS y M. HORI. 1993. The effect of adaptive antipredator behavior on exploitative competition and mutualism between predators. *Oikos* 68: 549–559.
- MATSUDA H., M. HORI y P.A. ABRAMS. 1994. Effects of predator-specific defence on community complexity. *Evol. Ecol.* 8: 628–638.
- McCOLLUM S.A. y J. VAN BUSKIRK. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution* 50: 583–593.
- McCOY M.W. y B. BOLKER. 2008. Trait-mediated interactions: influence of prey size, density and experience. *J. Anim. Ecol.* 77: 478–486.
- NEWMAN R.A. 1987. Effects of density and predation on *Scaphiopus couchi* tadpoles in desert ponds. *Oecologia* 71: 301–307.
- NEWMAN R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience* 42: 671–678.
- PEACOR S.D. y E.E. WERNER. 2004. Context dependence of nonlethal effects of a predator on prey growth. *Isr. J. Zool.* 50: 139–167.
- PECKARSKY B.L. y A.R. McINTOSH. 1998. Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia* 113: 565–576.
- PFENNIG D.W., A. MABRY y D. ORANGE. 1991. Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in *Scaphiopus multiplicatus*. *Ecology* 72: 2240–2248.
- RELYEA R.A. 2000. Trait-mediated indirect effects in larval anurans: reversing competition with the threat of predation. *Ecology* 81: 2278–2289.
- RELYEA R.A. 2001a. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. *Ecology* 82: 541–554.
- RELYEA R.A. 2001b. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82: 523–540.
- RELYEA R.A. 2002. Cost of phenotypic plasticity. *Am. Nat.* 159: 272–282.
- RELYEA R.A. 2007. Getting out alive: how predators affect the decision to metamorphose. *Oecologia* 152: 389–400.
- RELYEA R.A. y E.E. WERNER. 2000. Morphological plasticity in four larval anurans distributed along an environmental gradient. *Copeia* 2000: 178–190.
- REZNICK D.N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): an experimental evaluation of alternative models of development. *J. Evol. Biol.* 3: 185–203.
- RICHARDSON J.M.L. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behav. Ecol.* 12: 51–58.

- RICHTER-BOIX A., G.A. LLORENTE y A. MONTORI. 2007. A comparative study of predator induced phenotype in tadpoles across a pond permanency gradient. *Hydrobiologia* 583: 43–56.
- RUDOLF V.H.W. y M.O. RODEL. 2007. Phenotypic plasticity and optimal timing of metamorphosis under uncertain time constraints. *Evol. Ecol.* 21: 121–142.
- SIH A., G. ENGLUND y D. WOOSTER. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends Ecol. Evol.* 13: 350–355.
- SKELLY D.K. 1994. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Anim. Behav.* 47: 465–468.
- SKELLY D.K. 2001. Distribution of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Isr. J. Zool.* 47: 313–332.
- SOLUK D.A. 1993 Multiple predator effects – predicting combined functional-response of stream fish and invertebrate predators. *Ecology* 74: 219–225.
- TEPLITSKY C., S. PLÉNET y P. JOLY. 2003. Tadpoles responses to the risk of fish introduction. *Oecologia* 134: 270–277.
- TEPLITSKY C., S. PLÉNET y P. JOLY. 2004. Hierarchical responses to tadpoles to multiple predators. *Ecology* 85: 2888–2894.
- TEPLITSKY C., S. PLENET y J.P. LENA. 2005a. Escape behavior and ultimate causes of specific induced defenses in an anuran tadpole. *J. Evol. Biol.* 18: 180–190.
- TEPLITSKI C, S. PLENET y P. JOLY. 2005b. Cost and limits of dosage response to predation risk: To what extent can tadpoles invest in anti-predator morphology? *Oecologia* 145: 364–370.
- VAN BUSKIRK J. 2000. The cost of an inducible defense in anuran larvae. *Evolution* 81: 2813–2821.
- VAN BUSKIRK J. 2001. Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *J. Evol. Biol.* 14: 482–489.
- VAN BUSKIRK J. 2002. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *Am. Nat.* 160: 87–102.
- VAN BUSKIRK J., S.A. MCCOLLUM y E.E. WERNER. 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution* 51: 1983–1992.
- VAN BUSKIRK J. y S.A. MCCOLLUM. 1999. Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition. *Oikos* 85: 31–39.
- VAN BUSKIRK J., P. ANDERWALD y S. LUPOLD. 2003. The lure effect, tadpole tail shape and the target of dragonfly strikes. *J. Herpetol.* 37: 420–424.
- WASSERSUG R.J. 1989 Locomotion in amphibian larvae (or “Why aren't tadpoles built like fishes?”). *Amer. Zool.* 29:65–84.
- WELLBORN G.A., D.K. SKELLY y E.E. WERNER. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater gradient. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 337–363.
- WERNER, E.E. 1986. Amphibians metamorphosis: growth rate, predation risk, and optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319–341.

- WERNER E.E. y M.A. McPEEK. 1994. Direct and indirect effect of predators on two anuran species along an environmental gradient. *Ecology* 75: 1368–1382.
- WILBUR H.M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279–2302.
- WOJDAK J.M. y D.C. TREXLER. 2010. The influence of temporally variable predation risk on indirect interactions in an aquatic food chain. *Ecol. Res.* 25: 327–335.

### **Capítulo III: Efecto de la interacción entre la densidad de las larvas y la presencia de señales de predadores**



#### INTRODUCCIÓN

En la naturaleza, las interacciones denso-dependientes son el principal factor determinante de los patrones de mortalidad, tasa de ontogenia y viabilidad individual en las poblaciones larvales (Kehr 1989, Kehr 1994, Kehr y Marangoni 1999). Los resultados de numerosos estudios muestran que la influencia de la densidad en las poblaciones se manifiesta a sí misma en el efecto de grupo, lo cual involucra un incremento de la variabilidad en las tasas de crecimiento y desarrollo así como la supresión de estos procesos y, subsecuentemente, de la viabilidad de los individuos (Surova *et al.* 2009).

Los efectos indirectos en una comunidad son a menudo medidos a través de rasgos específicos del comportamiento de una especie en presencia de un competidor, predador o ambos, como así también de factores abióticos. La influencia de la predación en las comunidades naturales es complicada, porque los predadores reducen la densidad de la presa y potencialmente alteran los niveles de competencia intra- e interespecífica (Barnett y Richardson 2002). Estos procesos (predación, densidad, competencia por el alimento) trabajan juntos para determinar la estructura de la comunidad, así como la abundancia y aptitud de los individuos. En las comunidades de larvas de anuros, una alta densidad de individuos aumenta la competencia y como consecuencia se observa una reducción del tamaño en la metamorfosis (Brockelman 1969, Kehr 1994, Kehr y Marangoni 1999).

Existen distintos modelos para predecir cómo se expresan estos rasgos a través de un gradiente de recursos (Van Buskirk 2000). Las defensas morfológicas involucran la construcción de nuevas estructuras, o la extensión de una preexistente; por lo tanto, el costo que se presenta es la inversión de energía necesaria para el crecimiento en la

construcción de una estructura de defensa (Tollrian y Harvell 1999). El primer modelo, propuesto por Harvell (1990) predice que la inversión en estas respuestas puede ser baja cuando la competencia es alta, es decir, cuando los recursos son escasos se debe invertir en crecimiento a expensas de las estructuras de defensas. En contraste, el segundo modelo (Herms y Mattson 1992) predice que decrece la inversión en estructuras de defensa cuando la competencia es baja, es decir, cuando la competencia es débil las presas deben maximizar el crecimiento en función de alcanzar un refugio de tamaño adecuado o metamorfosearse antes. Sin embargo, cuando la competencia es intensa y debido a que las presas tienen que estar largo tiempo en un ambiente hostil o permanecer en un mismo estadio de desarrollo, entonces invierten en estructuras de defensa.

Las respuestas morfológicas principalmente involucran un incremento en la altura de la cola que actúa como señuelo y distrae los ataques hacia la cola en lugar del cuerpo que contiene los órganos vitales. La cola es menos vulnerable y se rasga fácilmente, permitiendo a la larva escapar del predador (Van Buskirk *et al.* 2003). Sin embargo, un incremento en la altura de la cola puede ser benéfico en términos de incrementar la aceleración o velocidad de nado. Las diferentes expresiones de defensas son sensibles a las condiciones ambientales y muchas especies exhiben respuestas continuas a diferentes densidades de predadores y exhiben respuestas específicas a diferentes tipos de predadores (Van Buskirk y Arioli 2002, Laurila *et al.* 2004, Relyea 2004, Teplitsky *et al.* 2005a-b).

La influencia de la densidad de las poblaciones sobre la tasa de crecimiento y el tamaño del cuerpo en larvas de anuros ha sido estudiada por diferentes autores quienes investigaron sobre las posibles causas que parecen limitar el crecimiento individual, considerando el tamaño del cuerpo y la velocidad de desarrollo. Entre ellas han sido remarcadas la competencia por el alimento, la relación entre inhibidores del crecimiento liberados por individuos coespecíficos de gran tamaño, y el tipo de comportamiento (Kehr 1994).

En particular, muchos modelos proponen que la competencia por los recursos puede promover la variación ecológica y fenotípica (Taper y Case 1985, Burger y Gimelfarb 2004, Dieckmann *et al.* 2004). Esto es porque un fenotipo raro puede tener



acceso a recursos alternativos y, por lo tanto, puede escapar de la competencia respecto a fenotipos más comunes. Aunque los ecólogos han asumido en forma tradicional que los individuos coespecíficos son ecológicamente equivalentes, un gran número de estudios han demostrado que, al parecer, especies generalistas están compuestas por individuos relativamente específicos (Bolnick *et al.* 2003).

Estas experiencias se realizaron con el objetivo de determinar la influencia de las señales químicas de los predadores, *Belostoma elongatum* (Hemiptera, Belostomatidae) y *Moenkausia dichroura* (Characiformes, Characidae), sobre la morfología, crecimiento y desarrollo de las larvas criadas a diferentes densidades. Se espera que cuando el tamaño del grupo sea menor (baja densidad), las larvas inviertan preferentemente en estructura de defensas; en cambio cuando la densidad es alta, las larvas deberían acelerar el crecimiento y desarrollo para escapar del ambiente hostil.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Diseño experimental

Las experiencias se realizaron en condiciones de laboratorio y se llevaron a cabo en recipientes plásticos (22,5 cm de largo x 12,5 cm de ancho x 6,0 cm de alto) con 1.200 ml de agua de clorinada. El diseño experimental consistió en cuatro tratamientos: dos densidades de larvas (cuatro y ocho individuos) con señales químicas y sin señales químicas del predador. Cada tratamiento fue replicado 10 veces obteniendo un total de 40 unidades experimentales (Esquema 3.1). Mediante una jeringa plástica milimetrada se extrajeron 12 ml de agua de cada recipiente que contenía a las larvas y se agregaron 12 ml de agua con señales químicas del recipiente que contenía a los predadores; la extracción previa se realizó para mantener constante el volumen de agua a través de toda la experiencia. Este procedimiento se realizó tres veces por semana. En el caso del tratamiento sin señales químicas de predadores, los 12 ml de agua extraídos se reemplazaron con agua de clorinada que se mantenía en un recipiente aislado sin señales químicas de ningún tipo.

Esquema 3.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas con larvas de anfibios y señales químicas de predadores indicando los tratamientos y las réplicas respectivas consideradas.

Recipientes con 1.200 ml de agua	Tratamientos			
	Con predadores		Sin predadores	
	Baja densidad	Alta densidad	Baja densidad	Alta densidad
Nº de larvas por recipiente	4	8	4	8
Nº de réplicas	10	10	10	10
Total de larvas por tratamiento	40	80	40	80
Total de larvas por experiencia	240			

### Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con la media aritmética obtenida de las larvas de cada recipiente. En primer término se realizó un test de normalidad para cada una de las variables consideradas a fin de determinar si los datos se ajustaban a una distribución normal.

Se llevó a cabo un Análisis de componentes principales (ACP) para cada tratamiento, a fin de estimar cuáles fueron las variables más importantes con relación a la varianza total explicada por el modelo, surgida de la suma de las varianzas individuales correspondiente a cada componente.

Para analizar el efecto de los tratamientos (densidad y presencia de señales químicas de predadores) sobre las variables morfológicas, se realizó un MANCOVA (Análisis multivariado de la covarianza) de dos factores, utilizando la densidad y los predadores como factores y las variables morfológicas como dependientes. En esta oportunidad el peso corporal fue utilizado como covariable para eliminar el efecto del tamaño de las larvas.

Para determinar la influencia de los tratamientos sobre las tasas de crecimiento y desarrollo se realizó un MANOVA (Análisis multivariado de la varianza) de dos factores, utilizando la densidad y las señales de predadores como factores y las variables **TCr** (Tasa de crecimiento) y **TDs** (Tasa de desarrollo) como dependientes. Cuando los resultados de los análisis estadísticos multivariados fueron significativos se realizaron ANOVAS (Análisis de la varianza) subsiguientes para determinar el efecto de cada factor sobre los

tratamientos. Se efectuó un total de tres ANOVAS con sus respectivos test *a posteriori* (Test de Tukey); en el primero se observó la influencia de la densidad sobre las diferentes variables (tanto morfológicas como de crecimiento), en tanto en los otros dos se determinó la influencia de la presencia de señales químicas de predadores. Para evaluar el efecto de los predadores en función de la densidad se realizó un ANOVA considerando solo las larvas expuestas a bajas densidades y otro ANOVA considerando solo las larvas que se encontraban a densidades altas.

A fin de determinar la variación interna de cada variable se estimó el CV (Coeficiente de Variación) para cada uno de los tratamientos realizados.

## RESULTADOS

### ➤ *Physalaemus albonotatus*

#### Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre la morfología de las larvas

Las larvas de *Physalaemus albonotatus* estuvieron expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*. El test de Shapiro-Wilk realizado sobre las variables morfológicas mostró que los datos se ajustaron a una distribución normal (**LC** (Longitud del cuerpo)  $W = 0,948$ ;  $p = 0,086$ ; **LCo** (Longitud de la cola)  $W = 0,975$ ;  $p = 0,569$ ; **AC** (Altura del cuerpo)  $W = 0,947$ ;  $p = 0,079$ ; **ACo** (Altura de la cola)  $W = 0,956$ ;  $p = 0,148$ ; **AMsc** (Altura de la musculatura caudal)  $W = 0,975$ ;  $p = 0,756$ ).

El Análisis de los componentes principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de las larvas utilizadas mostró que todas las variables consideradas fueron importantes. El *PC1* explicó más de 89% de la varianza explicada para los cuatro tratamientos considerados. Los valores de los coeficientes de las variables fueron superiores a 0,80 para cada una de las variables morfológicas analizadas en los cuatro tratamientos, el valor mas bajo fue 0,82 para la variable **AC** en el tratamiento 4 (alta densidad – con predadores) (Tabla 3.1).

La morfología de las larvas fue significativamente afectada por la densidad (MANCOVA Wilks' Lambda = 0,149;  $f_{5, 28} = 31,95$ ;  $p = 0,0001$ ) y la presencia de señales químicas de predadores (MANCOVA Wilks' Lambda = 0,137;  $f_{5, 28} = 35,39$ ;  $p = 0,0001$ ).

El ANOVA realizado para determinar el efecto de la densidad mostró diferencias significativas sólo en la altura de la cola, en tanto en el resto de las variables no se observaron diferencias entre las larvas expuestas a diferentes densidades. La altura de la cola fue significativamente mayor en aquellas larvas criadas a densidades altas. El efecto de la densidad no sería muy determinante en la morfología de las larvas de *Physalaemus albonotatus*.

Respecto a la presencia de señales químicas de predadores, el análisis estadístico realizado mostró diferencias significativas cuando las larvas se encontraron a bajas densidades. En este caso se observó que las larvas expuestas a la presencia de señales químicas de predadores incrementaron significativamente la longitud de las variables morfológicas respecto a las larvas que no estuvieron expuestas a ellos (Figura 3.1). Sin embargo, cuando la densidad fue alta, no se observaron diferencias significativas ante la presencia de predadores; en este caso los valores medios mas altos también fueron observados en larvas expuestas a señales de predadores, pero no alcanzaron una diferencia estadística significativa (Tabla 3.9).

El coeficiente de variación (CV) mostró que el porcentaje de variación interna fue bajo dentro de cada tratamiento. La menor variación se observó en larvas expuestas a señales de predadores, siendo menor aún cuando la densidad fue alta (Tabla 3.2).

Estos resultados demostrarían que cuando las larvas de *Physalaemus albonotatus* se encuentran a densidades bajas son mas susceptibles a la presencia de *Belostoma elongatum*; en cambio cuando la densidad es alta, lo mas importante parece ser la disponibilidad de los recursos, por lo que los individuos no respondieron ante los predadores.

### **Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre el crecimiento y desarrollo de las larvas**

El test de Shapiro-Wilk mostró que los datos de ajustaron a una distribución normal (**TCr**  $W = 0,950$ ;  $p = 0,086$ ; **TDs**  $W = 0,954$ ;  $p = 1,119$ ). El análisis estadístico indicó que la densidad tuvo una influencia significativa sobre la **TCr** de las larvas, pero no influyó sobre la **TDs**. La tasa de crecimiento fue superior cuando los individuos se mantuvieron a bajas densidades, aunque en estas mismas condiciones no existieron diferencias significativas en el desarrollo (Tabla 3.10).

En cuanto a la presencia de predadores, no se observaron diferencias significativas en ningún tratamiento para ninguna de las variables analizadas. Tanto en larvas expuestas a bajas como a altas densidades los individuos con señales químicas de predadores mostraron una **TCr** y **TDs** media mayor que los individuos sin señales de predadores; sin embargo, estas diferencias no fueron significativas (Figura 3.2).

El CV para estas variables mostró bajos porcentajes de variación en la **TCr**, mientras que estos valores fueron muy altos cuando se analizó la **TDs**, lo que demostraría que los tratamientos efectuados tuvieron poca influencia sobre el desarrollo de las larvas (Tabla 3.2).

Dado que ninguno de los factores considerados (densidad de las larvas y señales de predadores) influyó sobre la tasa de desarrollo, ello indica que las larvas de *Physalaemus albonotatus* son mas susceptibles a cambios en la tasa de crecimiento cuando hay variaciones en la densidad.

Tabla 3.1. Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de las larvas de *Physalaemus albonotatus* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables contribuyeron de igual manera en esta experiencia con el objetivo de determinar las respuestas de las larvas a señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum*). Todas las variables fueron previamente estandarizadas. (LC = longitud del cuerpo, LCo = longitud de la cola, AC = altura del cuerpo, ACo = altura de la cola, AMsc = altura de la musculatura caudal).

Variables	Coeficientes de las variables			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	0,993	0,988	0,990	0,982
<b>LCo</b>	0,898	0,945	0,981	0,973
<b>AC</b>	0,963	0,923	0,974	0,826
<b>ACo</b>	0,983	0,939	0,991	0,981
<b>AMsc</b>	0,957	0,974	0,978	0,956
Varianza total explicada (PC1)	92,02%	91,07%	96,62%	89,40%

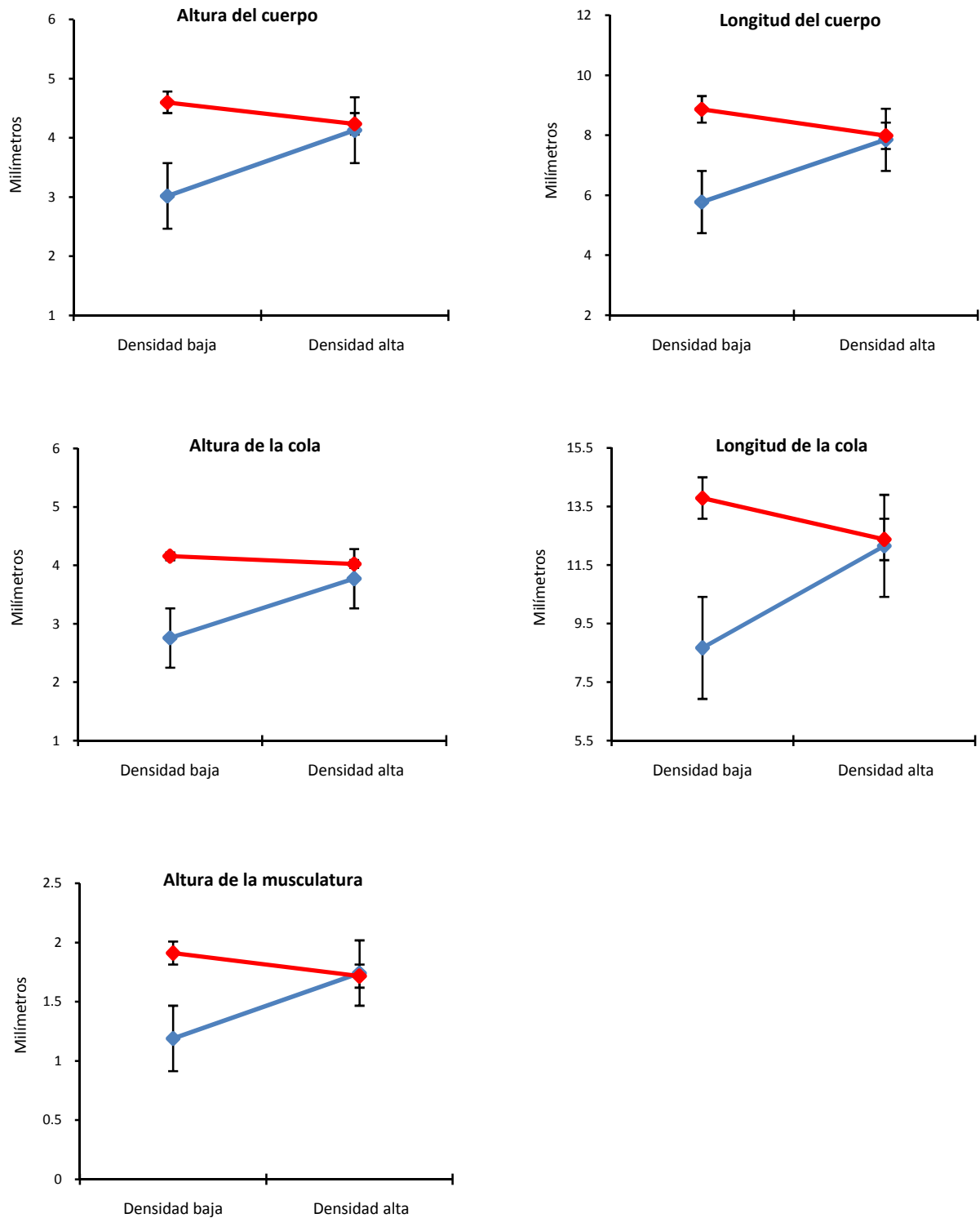


Figura 3.1: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Physalaemus albonotatus* ( — sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

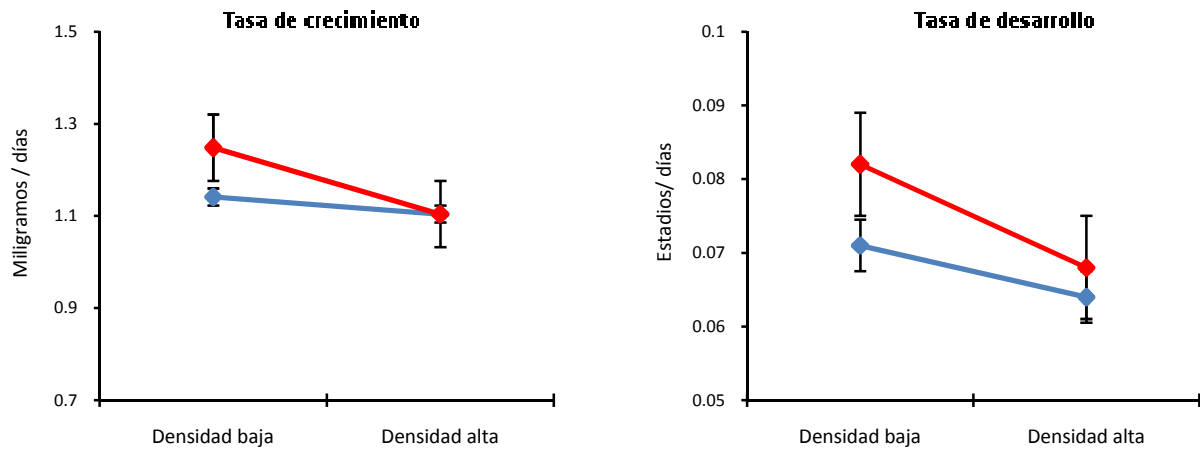


Figura 3.2: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en larvas de *Physalaemus albonotatus* (— sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras un error estándar.

Tabla 3.2: Coeficientes de variación (CV) realizado sobre las variables morfológicas, tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Physalaemus albonotatus* expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*. La menor variación interna se observó en el tratamiento de alta densidad – con predadores. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficiente de variación (CV)			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	14,3	9,10	14,5	7,4
<b>LCo</b>	14,6	17,3	18,0	8,4
<b>AC</b>	16,10	9,10	13,19	6,3
<b>ACo</b>	17,20	13,0	16,5	9,8
<b>AMsc</b>	17,5	15,4	22,3	13,5
<b>TCr</b>	14,4	6,7	13,9	5,3
<b>TDs</b>	32,7	21,6	32,8	13,2



➤ ***Rhinella schneideri***

**Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre la morfología de las larvas**

Las larvas de *Rhinella schneideri* estuvieron expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichrourea*. El test de Shapiro-Wilk realizado sobre las variables morfológicas mostró que los datos se ajustaron a una distribución normal (**LC**  $W = 0,974$ ;  $p = 0,477$ ; **LCo**  $W = 0,966$ ;  $p = 0,357$ ; **AC**  $W = 0,957$ ;  $p = 0,141$ ; **ACo**  $W = 0,979$ ;  $p = 0,672$ ; **AMsc**  $W = 0,971$ ;  $p = 0,403$ ). La morfología de las larvas fue significativamente afectada por la densidad (MANCOVA Wilks' Lambda = 0,516;  $f_{5, 30} = 5,638$ ;  $p = 0,001$ ), pero no por la presencia de señales químicas de predadores.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas registradas para cada tratamiento, mostró que todas las variables fueron importantes para explicar la varianza total. El *PC1* explicó más del 90% de la variación en los cuatro tratamientos considerados. Los valores de coeficientes de las variables fueron superiores a 0,85 para cada una de las variables morfológicas analizadas en los cuatro tratamientos, el valor mas bajo fue 0,89 para la variable **AC** en el tratamiento 2 (baja densidad – con predadores) (Tabla 3.3).

El análisis realizado para determinar el efecto de la densidad indicó diferencias significativas en la morfología de las larvas. Se observó que a bajas densidades las larvas presentaron un incremento de la longitud en las cinco variables morfológicas (Figura 3.3).

El ANOVA realizado para determinar diferencias entre los tratamientos con señales de predadores reflejó que no existieron diferencias significativas entre ningún tratamiento. La presencia de señales químicas de predadores no influyó en la morfología de las larvas, tanto en aquellas que se encontraban a bajas como a altas densidades. Sin embargo, se observó que cuando la densidad fue baja y las larvas estuvieron expuestas a señales químicas de predadores tendieron a reducir la longitud de las variables morfológicas; en cambio, cuando la densidad fue alta, y estaban expuestas a señales de predadores, la tendencia fue aumentar la longitud de estas variables (Figura 3.3, Tabla 3.9).

El coeficiente de variación (CV) fue bajo en cada tratamiento. La menor variación interna se observó en aquellas larvas que estuvieron expuestas a altas densidades (Tabla 3.4).

La presencia de señales químicas de *Moenkausia dichroua* no tuvo influencia en la morfología de las larvas de *Rhinella schneideri*, siendo la densidad el factor mas importante que promovió variaciones morfológicas.

### **Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre el crecimiento y desarrollo de las larvas**

El test de Shapiro-Wilk mostró que los datos se ajustaron a una distribución normal (**TCr**  $W = 0,993$ ;  $p = 0,459$ ; **TDs**  $W = 0,960$ ;  $p = 0,172$ ). El análisis estadístico multivariado demostró que la densidad influyó significativamente las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas (MANOVA Wilks' Lambda = 0,345;  $f_{2, 34} = 32,262$ ;  $p = 0,0001$ ). En cambio la presencia de predadores no tuvo influencia sobre ninguna de estas variables.

El análisis para determinar diferencias entre densidades reflejó que las larvas que se encontraban a bajas densidades alcanzaron una **TCr** y **TDs** significativamente mayor que las larvas que se encontraban a altas densidades.

En cuanto a la presencia de predadores no se observaron diferencias significativas en ninguna de las variables consideradas, es decir, los predadores no indujeron modificaciones en el crecimiento y desarrollo de las larvas independientemente que éstas se encuentren a bajas o altas densidades (Figura 3.4, Tabla 3.10).

Tabla 3.3: Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de las larvas de *Rhinella schneideri* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables contribuyeron de igual manera en esta experiencia para determinar la influencia de la densidad y señales químicas de los predadores (*Moenkausia dichroua*) sobre las larvas. Todas las variables fueron previamente estandarizadas (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficientes de las variables			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	0,991	0,989	0,989	0,984
<b>LCo</b>	0,963	0,952	0,973	0,937
<b>AC</b>	0,987	0,899	0,926	0,971
<b>ACo</b>	0,979	0,984	0,974	0,909
<b>AMsc</b>	0,967	0,943	0,973	0,943
Varianza total explicada (PC1)	95,56%	90,95%	93,56%	90,07%

Los coeficientes de variación fueron bajos tanto para la tasa de crecimiento como para la tasa de desarrollo, lo cual estaría demostrando que los tratamientos realizados tuvieron influencia sobre ambas variables (Tabla 3.4).

En larvas de *Rhinella schneideri* la densidad fue un factor importante que determinó cambios en la tasa de crecimiento y desarrollo, siendo estas variables poco influenciadas por la presencia de señales químicas de predadores (*Moenkausia dichroua*).

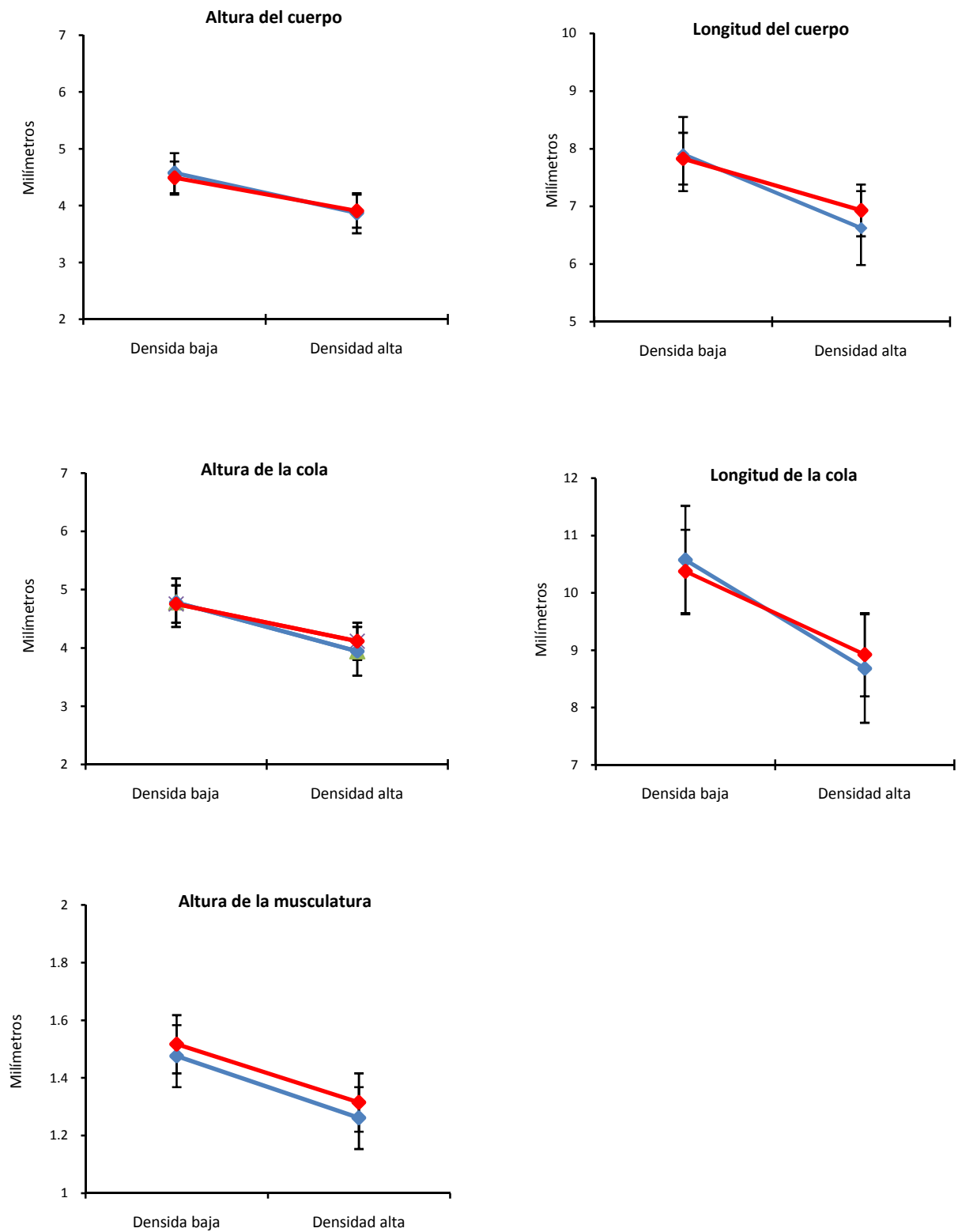


Figura 3.3: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Moenkausia dichroua*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Rhinella schneideri* (— sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

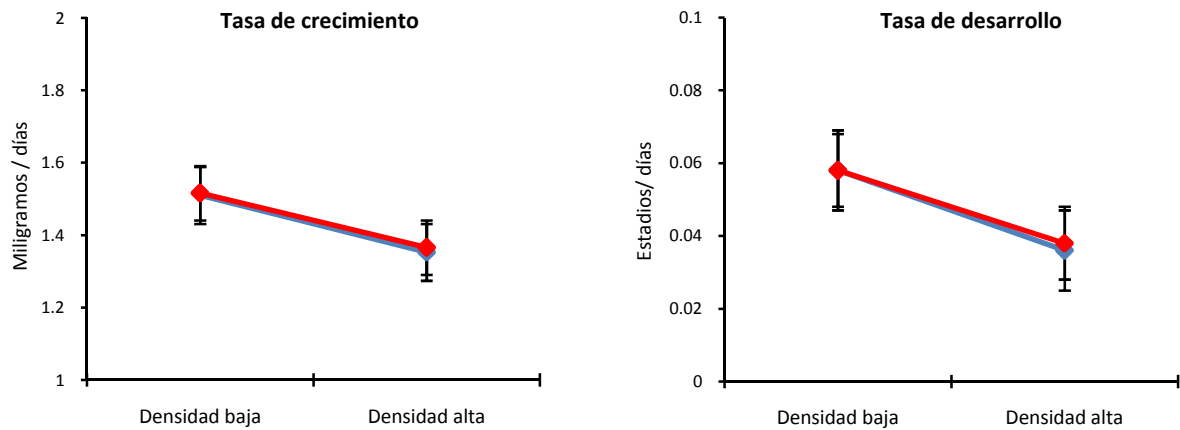


Figura 3.4: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Moenkausia dichroua*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en larvas de *Rhinella schneideri* (— sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Tabla 3.4: Coeficientes de variación (CV) realizado sobre las variables morfológicas, tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en las larvas de *Rhinella schneideri* expuestas a señales químicas de peces (*Moenkausia dichroua*). La menor variación interna se observó en larvas que se encontraban a altas densidades. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficiente de variación (CV)			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	8,6	8,7	8,2	9,2
<b>LCo</b>	7,6	8,5	7,6	6,2
<b>AC</b>	10,2	10,5	7,4	8,7
<b>ACo</b>	9,9	10,3	10,8	5,9
<b>AMsc</b>	8,2	9,0	7,3	6,6
<b>TCr</b>	4,8	6,9	6,5	4,6
<b>TDs</b>	14,3	14,8	23,3	15,9

➤ ***Scinax nasicus***

**Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre la morfología de las larvas**

Las larvas de *Scinax nasicus* estuvieron expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*. El test de Shapiro-Wilk mostró que todos los datos se ajustaron a una distribución normal, tanto en la experiencia realizada con *B. elongatum* (**LC**  $W = 0,971$ ;  $p = 0,455$ ; **LCo**  $W = 0,965$ ;  $p = 0,310$ ; **AC**  $W = 0,949$ ;  $p = 0,099$ ; **ACo**  $W = 0,956$ ;  $p = 0,165$ ; **AMsc**  $W = 0,960$ ;  $p = 0,218$ ) como con *M. dichrourea* (**LC**  $W = 0,979$ ;  $p = 0,661$ ; **LCo**  $W = 0,983$ ;  $p = 0,803$ ; **AC**  $W = 0,977$ ;  $p = 0,567$ ; **ACo**  $W = 0,978$ ;  $p = 0,621$ ; **AMsc**  $W = 0,981$ ;  $p = 0,738$ ).

El Análisis de componentes principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas registradas para cada tratamiento, en cada una de las experiencias, mostró que todas las variables fueron importantes para explicar la varianza total. El *PC1* explicó más del 87% de la variación en los cuatro tratamientos considerados. Los valores de coeficientes de las variables fueron superiores a 0,85 para cada una de las variables morfológicas analizadas en todos los tratamientos, siendo de 0,88 el coeficiente más bajo registrado para la variable **LCo** en el tratamiento 4 (alta densidad – con predadores) en la experiencia realizada con *Belostoma elongatum* (Tablas 3.5, 3.6).

La densidad es un factor importante que afectó la morfología de las larvas, el análisis estadístico mostró diferencias significativas en las cinco variables analizadas. En ambos casos, tanto en presencia de señales químicas de *Moenkausia dichrourea* como de *Belostoma elongatum* se observó que cuando la densidad fue baja, las larvas incrementaron la longitud de todas las variables morfológicas.

En el caso del efecto de los predadores se observó que en presencia de señales químicas de *Belostoma elongatum*, cuando las larvas se encontraban a bajas densidades no presentaron respuesta ante los predadores, debido a que no existieron diferencias significativas en ninguna de las variables analizadas; en cambio, cuando la densidad fue alta, las larvas respondieron a los predadores, ya que se observaron diferencias significativas en todas las variables morfológicas. En este caso las larvas incrementaron

significativamente la longitud de los rasgos morfológicos considerados cuando estuvieron en presencia de *Belostoma elongatum* a densidades altas (Figura 3.5, Tabla 3.9).

Por el contrario, en presencia de señales químicas de *Moenkausia dichroua*, las diferencias significativas en todas las variables se observaron cuando las larvas estuvieron expuestas a densidades bajas, en ese caso, cuando las larvas se encontraban en presencia de predadores redujeron significativamente la longitud de las variables morfológicas. En cambio a altas densidades en presencia de *Moenkausia dichroua*, las larvas no mostraron diferencias significativas en ninguna variable (Figura 3.7, Tabla 3.9).

El coeficiente de variación (CV) mostró que la mayor variabilidad interna se observó en larvas expuestas a bajas densidades con señales químicas de predadores, en cambio la menor variación se observó en el tratamiento 1 (baja densidad – sin predadores), estos resultados fueron constantes tanto para la experiencia realizada con *Belostoma elongatum* como con *Moenkausia dichroua* (Tablas 3.7, 3.8).

Las larvas de *Scinax nasicus* serían más susceptibles a la presencia de *M. dichroua* cuando se encuentran a bajas densidades, en cambio a altas densidades la susceptibilidad sería mayor hacia *B. elongatum*.

### **Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre el crecimiento y desarrollo de las larvas**

El test de Shapiro-Wilk mostró que los datos de ajustaron a una distribución normal tanto en la experiencia realizada con *Belostoma elongatum* (TCr  $W = 0,946$ ;  $p = 0,080$ ; TDs  $W = 0,975$ ;  $p = 0,574$ ) como con *Moenkausia dichroua* (TCr  $W = 0,981$ ;  $p = 0,741$ ; TDs  $W = 0,958$ ;  $p = 0,143$ ).

El análisis para determinar el efecto de la densidad demostró que éste es un factor importante ya que influenció la **TCr** y **TDs** en las larvas. Los individuos que se encontraban a bajas densidades mostraron un aumento significativo en ambas variables (**TCr** y **TDs**).

En cuanto a la presencia de predadores, cuando las larvas estuvieron expuestas a *Belostoma elongatum* no se observaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento y desarrollo, independientemente de la densidad a la que se encontraban. En ambos casos, tanto cuando la densidad fue baja como alta, las larvas en presencia de éstos predadores mostraron valores altos similares en las **TCr** y **TDs** (Figura 3.6).

Por el contrario, se observaron diferencias significativas cuando las larvas se encontraron a bajas densidades y expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*, siendo en ese caso la tasa de crecimiento significativamente mayor que la obtenida ante la ausencia de predadores, sin registrarse diferencias significativas en la tasa de desarrollo. En cambio, cuando la densidad fue alta, y las larvas se encontraban con la presencia de señales químicas de predadores (*M. dichroua*), no se observaron diferencias significativas en ninguna de las variables consideradas (Figura 3.8, Tabla 3.10).

El coeficiente de variación de la **TCr** fue bajo (menor variabilidad) en las larvas expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*, siendo esta variación mayor en aquellas larvas criadas con la presencia de señales químicas de *Moenkausia dichroua*. En el caso de la **TDs**, en ambos casos, la variación interna fue amplia, indicando que los tratamientos realizados no tuvieron influencia muy evidente sobre el desarrollo de las larvas (Tablas 3.7, 3.8).

En larvas de *Scinax nasicus* la densidad fue un factor determinante en la variación de las tasas de crecimiento y desarrollo, siendo ambas variables poco influenciadas por la presencia de las señales químicas de los predadores (*B. elongatum* y *M. dichroua*).



Tabla 3.5: Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de las larvas de *Scinax nasicus* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables contribuyeron de igual manera en esta experiencia para determinar la influencia de la densidad y los predadores (*Belostoma elongatum*) sobre las larvas. Todas las variables fueron previamente estandarizadas (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficientes de las variables			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	0,995	0,996	0,996	0,935
<b>LCo</b>	0,995	0,973	0,992	0,885
<b>AC</b>	0,969	0,980	0,994	0,968
<b>ACo</b>	0,991	0,990	0,996	0,950
<b>AMsc</b>	0,997	0,989	0,990	0,927
Varianza total explicada (PC1)	97,11%	97,15%	98,72%	87,10%

Tabla 3.6: Análisis de Componentes Principales (ACP) realizado con las cinco variables morfológicas de las larvas de *Scinax nasicus* para cada tratamiento. Los coeficientes de las variables corresponden al PC1. Todas las variables contribuyeron de igual manera en esta experiencia con el objeto de determinar la influencia de la densidad y los predadores (*Moenkausia dichroua*) sobre las larvas. Todas las variables fueron previamente estandarizadas (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficientes de las variables			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
<b>LC</b>	0,989	0,987	0,999	0,991
<b>LCo</b>	0,953	0,994	0,981	0,981
<b>AC</b>	0,935	0,993	0,974	0,984
<b>ACo</b>	0,978	0,990	0,988	0,989
<b>AMsc</b>	0,966	0,992	0,975	0,915
Varianza total explicada (PC1)	93,03%	98,27%	96,70%	95,60%

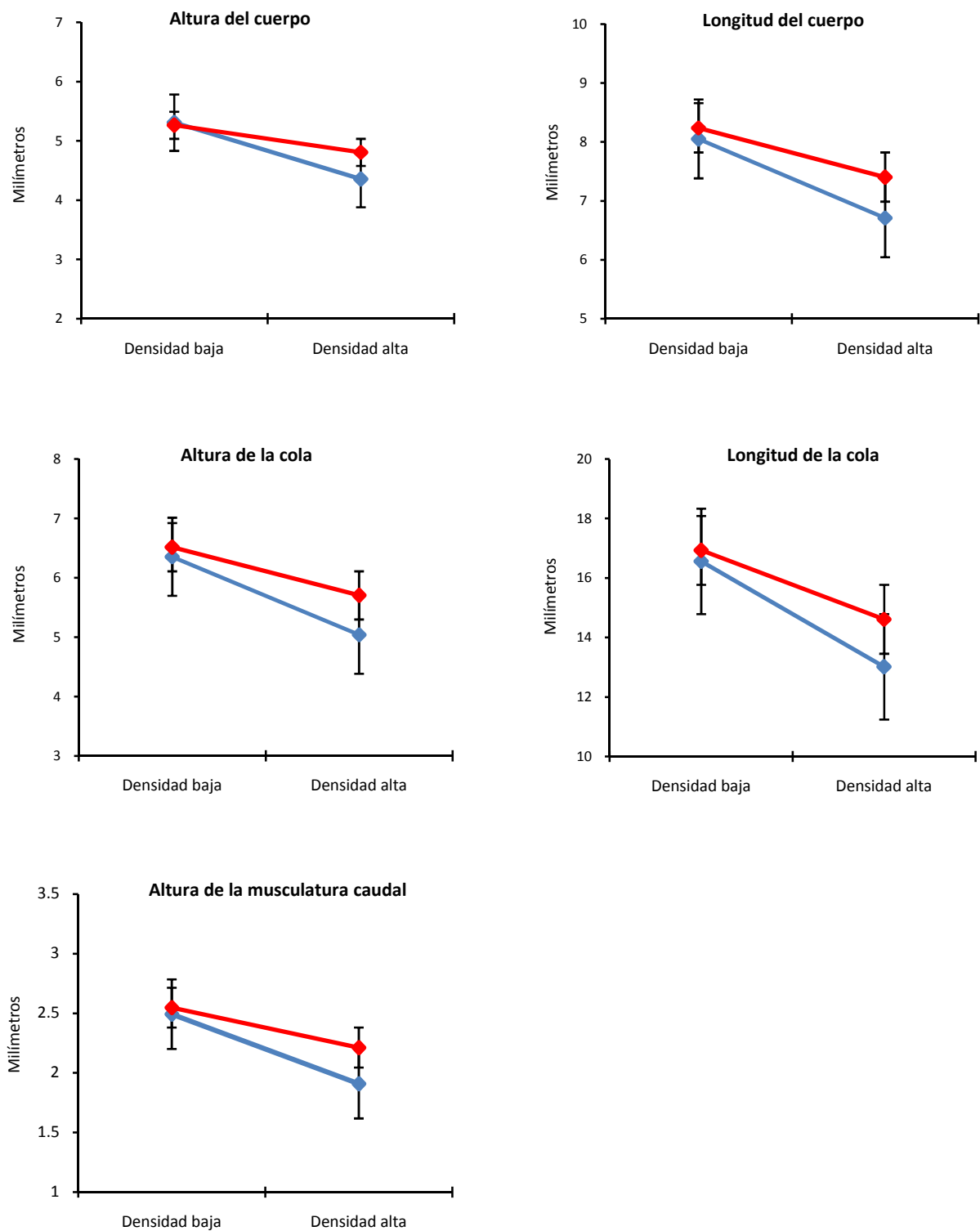


Figura 3.5: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Scinax nasicus* ( —sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

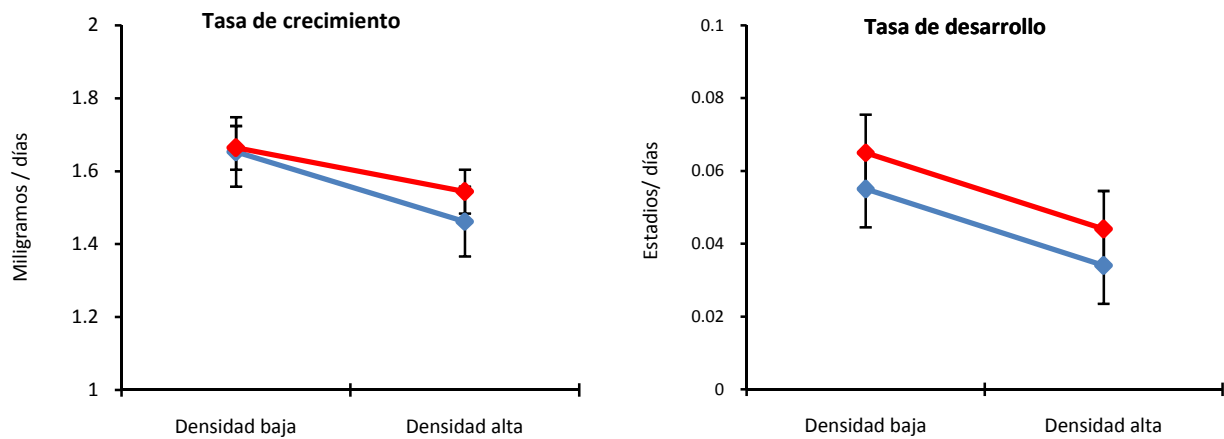


Figura 3.6: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo de larvas de *Scinax nasicus* (— sin predadores, — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Tabla 3.7: Coeficientes de variación (CV) de las variables morfológicas, tasa de crecimiento y desarrollo en las larvas de *Scinax nasicus* expuestas a señales químicas de *Belostoma elongatum*. La menor variación interna se observó en larvas expuestas a altas densidades. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficiente de variación (CV)			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
LC	9,9	15,1	9,8	4,0
LCo	12,7	17,8	11,7	5,0
AC	9,7	17,0	11,3	4,4
ACo	12,4	18,8	14,1	4,8
AMsc	13,8	20,8	13,3	4,3
TCr	6,7	11,5	8,4	2,8
TDs	32,5	44,2	43,4	18,4

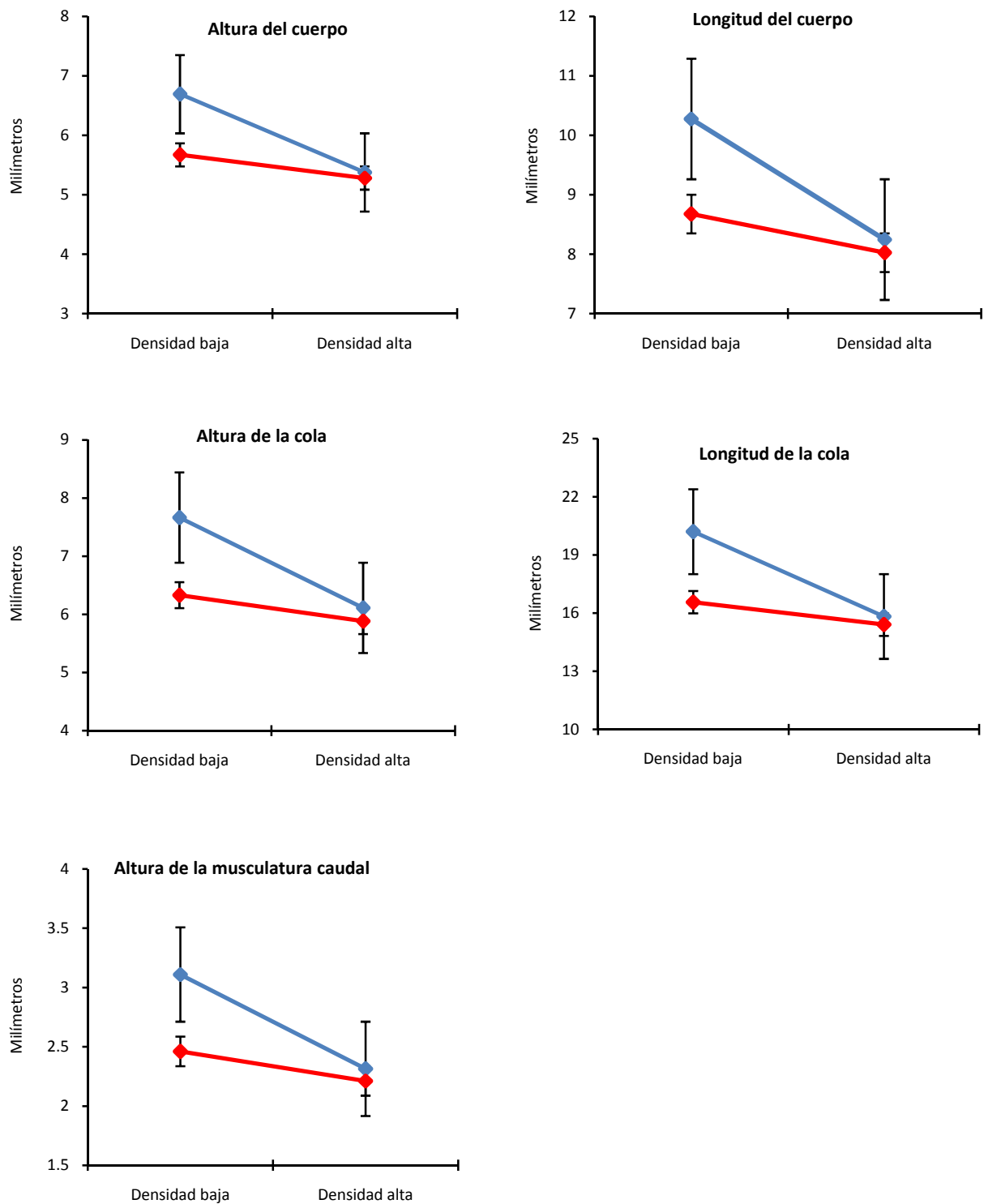


Figura 3.7: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Moenkhausia dichroua*) sobre las variables morfológicas en larvas de *Scinax nasicus* ( — sin predadores; — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

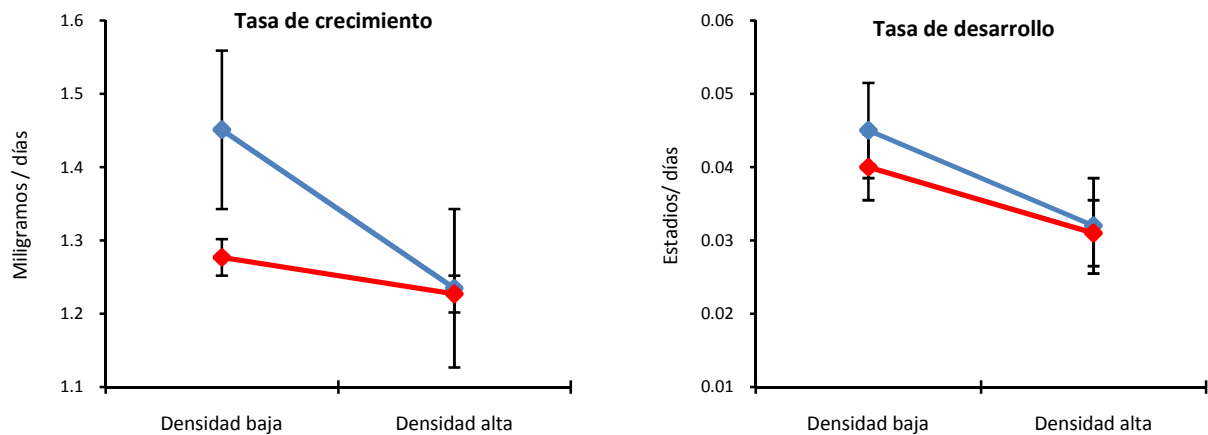


Figura 3.8: Efecto de la interacción entre la densidad y la presencia de señales químicas de predadores (*Moenkhausia dichroua*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en larvas de *Scinax nasicus* (— sin predadores; — con predadores). Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Tabla 3.8: Coeficientes de variación (CV) de las variables morfológicas, tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Scinax nasicus* expuestas a señales químicas de *Moenkhausia dichroua*. Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

Variables	Coeficiente de variación (CV)			
	Densidad baja		Densidad alta	
	Sin predadores	Con predadores	Sin predadores	Con predadores
LC	7,9	22,4	14,5	12,9
LCo	10,5	27,6	17,4	14,9
AC	10,1	22,6	14,2	13,1
ACo	10,7	25,9	16,0	14,0
AMsc	12,0	33,1	19,2	16,1
TCr	7,5	18,3	12,7	11,2
TDs	20,7	43,6	37,7	29,7

Tabla 3.9: Análisis de la Varianza (ANOVAs) usados para determinar el efecto de la densidad y su interacción con la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichrourea*) sobre las variables morfológicas en tres especies de larvas de anfibios (ver abreviaturas en la tabla 3.1).

ANOVAs												
	<i>Physalaemus albonotatus</i>			<i>Rhinella schneideri</i>			<i>Scinax nasicus</i>					
	<i>Belostoma elongatum</i>			<i>Moenkausia dichrourea</i>			<i>Belostoma elongatum</i>			<i>Moenkausia dichrourea</i>		
Densidad	gl	f	p	gl	f	p	gl	f	p	gl	f	p
LC	1, 36	2,131	0,153	1, 37	29,212	0,0001	1, 34	15,133	0,001	1, 38	9,217	0,004
LCo	1, 36	2,008	0,165	1, 37	51,686	0,0001	1, 34	18,185	0,001	1, 38	7,218	0,011
AC	1, 36	3,050	0,089	1, 37	26,557	0,0001	1, 34	13,086	0,001	1, 38	8,319	0,006
ACo	1, 36	4,233	0,047	1, 37	30,997	0,0001	1, 34	14,584	0,001	1, 38	7,148	0,011
AMsc	1, 36	2,396	0,130	1, 37	34,863	0,0001	1, 34	15,337	0,001	1, 38	8,588	0,006
<b>Predadores</b>												
<i>Baja densidad</i>												
LC	1, 16	89,605	0,0001	1, 17	0,066	0,800	1, 17	0,157	0,697	1, 18	5,722	0,028
LCo	1, 16	35,751	0,0001	1,17	0,263	0,614	1, 17	0,096	0,761	1, 18	5,185	0,035
AC	1, 16	73,425	0,0001	1, 17	0,161	0,693	1, 17	0,018	0,894	1, 18	4,919	0,040
ACo	1, 16	40,493	0,0001	1, 17	0,011	0,917	1, 17	0,117	0,736	1, 18	5,265	0,034
AMsc	1, 16	42,763	0,0001	1, 17	0,472	0,501	1,17	0,072	0,792	1, 18	5,220	0,035

*Alta densidad*

LC	1, 16	0,106	0,750	1, 18	1,326	0,265	1, 15	7,382	0,016	1, 18	0,213	0,650
LCo	1, 16	0,023	0,882	1, 18	0,763	0,394	1, 15	7,150	0,017	1, 18	0,150	0,703
AC	1, 16	0,308	0,587	1, 18	0,070	0,794	1, 15	5,701	0,031	1, 18	0,092	0,766
ACo	1, 16	1,074	0,316	1, 18	1,219	0,284	1, 15	6,030	0,027	1, 18	0,340	0,567
AMsc	1, 16	0,032	0,860	1, 18	1,767	0,200	1, 15	9,916	0,007	1, 18	0,347	0,563

Tabla 3.10: Análisis de la Varianza (ANOVAs) calculados para determinar el efecto de la densidad y su interacción con la presencia de señales químicas de predadores (*Belostoma elongatum* y *Moenkausia dichroua*) sobre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo en tres especies de larvas de anfibios. (TCr = tasa de crecimiento, TDs = tasa de desarrollo).

ANOVAS												
	<i>Physalaemus albonotatus</i>			<i>Rhinella schneideri</i>			<i>Scinax nasicus</i>					
	<i>Belostoma elongatum</i>			<i>Moenkausia dichroua</i>			<i>Belostoma elongatum</i>			<i>Moenkausia dichroua</i>		
Densidad	gl	f	p	gl	f	p	gl	f	p	gl	f	p
TCr	1, 36	5,072	0,030	1, 37	34,304	0,0001	1, 34	13,722	0,0001	1, 38	6,012	0,018
TDs	1,36	2,968	0,093	1, 37	69,888	0,0001	1, 34	11,665	0,0010	1, 38	9,026	0,004
<b>Predadores</b>												
<i>Baja densidad</i>												
TCr	1, 18	3,351	0,084	1, 17	0,021	0,886	1, 17	0,026	0,875	1, 18	4,501	0,048
TDs	1, 18	1,558	0,228	1, 17	0,005	0,947	1, 17	0,745	0,400	1, 18	0,721	0,407
<i>Alta densidad</i>												
TCr	1,16	0,001	0,998	1, 18	0,159	0,695	1, 15	2,771	0,117	1, 18	0,018	0,896
TDs	1, 16	0,187	0,671	1, 18	0,212	0,651	1, 15	2,517	0,133	1, 18	0,088	0,771



## DISCUSIÓN

La competencia denso-dependiente es crítica para toda discusión de regulación de las poblaciones (Kehr y Adema 1990, Murdoch 1994, Chesson 1996, Turchin 1999, Kehr y Marangoni 1999) y particularmente para toda discusión de la ecología de larvas de anuros (Kehr 1989-1994, Murdoch 1994, Chesson 1996, Turchin 1999), ya que se considera que la densidad afecta la supervivencia, tasa de crecimiento y tasa de desarrollo de los organismos (Wilbur y Collins 1973, Werner 1986, Smith 1987, Berven 1990, Altwegg 2003). Debido a esto es inevitable preguntarse bajo qué condiciones puede la denso-dependencia ser obviada en favor de otros procesos que en última instancia determinan el rendimiento de las larvas.

En el presente trabajo se encontró que los componentes de las defensas inducidas responden de manera diferente a la variación en la intensidad de la competencia. En este caso las respuestas de las larvas siguieron distintos patrones, demostrando que cada especie se ajusta a un modelo determinado, dependiendo de los predadores a los que se enfrenta. Estos resultados coinciden con estudios previos que demuestran que las respuestas ante la competencia son antagónicas y son disparadas por la presencia de predadores. En tanto algunos estudios han señalado respuestas intermedias a la presencia de predadores y competidores -como un decrecimiento en la inversión en defensas antipredadoras cuando la competencia es alta (Relyea 2002a, 2004, Relyea y Hoverman 2003)-, otros han encontrado lo opuesto (Parejko y Dodson 1991) e incluso, en algunos casos, ninguna interacción entre estos factores (Hoverman *et al.* 2005).

Del presente estudio se desprende que la densidad parece ser el factor que promueve respuestas comunes en la mayoría de las especies, que larvas de *Rhinella schneideri* y *Scinax nasicus* incrementan la longitud de las variables morfológicas -así como la tasa de crecimiento y desarrollo cuando se encuentran a bajas densidades- y que estas respuestas se ajustarían al modelo que plantea que cuando la competencia es baja hay una inversión en el crecimiento, probablemente debido a una abundante disponibilidad de recursos. Sin embargo, aunque este patrón fue observado en tres de las cuatro experiencias realizadas, en el caso de *Physalaemus albonotatus* dichas respuestas no fueron tan evidentes, ya que en esta especie se observó un aumento de la tasa de

crecimiento cuando la densidad era baja, pero la competencia no produjo cambios en el desarrollo o en las variables morfológicas.

Cuando la competencia es alta hay un umbral de recursos a reunir en orden de las fuerzas de crecimiento y desarrollo; los individuos asumen más riesgos ya que reducen el comportamiento antipredador incrementando el número de encuentros con los predadores (Teplitsky y Laurila 2007).

En presencia de predadores la inversión en estructuras da como resultado diferentes patrones establecidos de variación en inversión de defensas acorde al tipo de predador expuesto y de las especies de larvas de anfibios. En general, los estudios de defensas morfológicas solo con gradientes de competencia han demostrado resultados contradictorios (Parejko y Dodson 1991, Relyea y Hoverman 2003, Relyea 2004).

En el presente trabajo se observó que *Physalaemus albonotatus* respondió a las señales químicas de *Belostoma elongatum* solo cuando la densidad fue baja. En este caso las larvas mostraron una tendencia a aumentar la longitud de las variables morfológicas en presencia de señales de predadores. En contraposición, cuando la densidad fue alta las mismas no respondieron a los predadores; las respuestas observadas en esta especie se ajustarían al modelo que predice que cuando la densidad es baja las larvas invierten en sus defensas para contrarrestar el accionar de los predadores; sin embargo, no se comprobó que la presencia de predadores tenga influencia sobre las tasas de crecimiento y desarrollo de las larvas. En *Rhinella schneideri* no se observaron diferencias significativas ante la presencia de predadores, y en este caso la presencia de *Moenkausia dichroua* parece no tener influencia sobre la morfología, tasa de crecimiento o tasa de desarrollo, independientemente que la competencia sea alta o baja. En cambio, las larvas de *Scinax nasicus* respondieron de manera diferente ante distintos predadores. En los individuos que estuvieron expuestos a señales de *Belostoma elongatum* se observaron cambios morfológicos cuando la densidad fue alta, mostrando un incremento de la longitud de todas las variables morfológicas; sin embargo, no se observaron diferencias en la tasa de crecimiento o desarrollo, así como tampoco se evidenciaron diferencias cuando la densidad fue baja.

Estas respuestas se ajustarían al modelo que plantea que cuando la competencia es alta las larvas invierten en defensas morfológicas, ya que debido a la escasez de recursos

deben pasar mayor tiempo en un ambiente hostil. Sin embargo, esta misma especie (*S. nasicus*) responde de manera diferente cuando se encuentra ante señales químicas de *Moenkhausia dichroua*, y en este caso las diferencias en la morfología se observaron cuando la densidad fue baja. En las experiencias con larvas de *Scinax nasicus*, las larvas redujeron la longitud de las variables morfológicas ante la presencia de señales de predadores, observándose también una reducción significativa de la tasa de crecimiento cuando la competencia fue baja ante señales de *Moenkhausia dichroua*. En principio, este tipo de respuestas no se ajusta a ninguno de los modelos establecidos planteados con anterioridad.

Resultados similares fueron obtenidos en experiencias de laboratorio por Barnett y Richardson (2002), quienes demostraron que la presencia de predadores no letales no influenciaron de manera significativa la masa promedio de las larvas de *Rana aurora* y *R. pretiosa* que se encontraban en estadios tempranos de desarrollo. En un experimento a corto plazo, Van Buskirk y Yurewicz (1998) encontraron que tanto la competencia como el riesgo de predación determinaron la tasa de crecimiento en *Rana sylvatica*, en donde el riesgo de predación predominó tempranamente en el desarrollo de las larvas, y la competencia dominó de manera mas tardía.

Evidencias del crecimiento sugieren que efectos no letales de los predadores pueden tener importantes efectos en el comportamiento de las larvas, el rendimiento y la morfología (Werner 1991, McCollum y Van Buskirk 1996, Van Buskirk y Yurewicz 1998, Anholt *et al.* 2000, Peacor y Werner 2001, Peacor 2002, Relyea 2002b, Bolker *et al.* 2003, Werner y Peacor 2003), lo cual puede tener impacto en la densidad-dependencia a través de la mortalidad.

La discrepancia entre los estudios sobre los efectos interactivos de la competencia y predación en defensas inducidas puede deberse a diversos factores tales como la existencia de fuertes restricciones estacionales o temporales, el tiempo de la medición (estadio de desarrollo, restricciones estacionales relativamente tardías o tempranas), o la naturaleza de los costos (energéticos versus retraso en el desarrollo, reducción de la reproducción o retraso de la metamorfosis) (Bolnick y Preisser 2005).

Diferentes rasgos siguen diferentes patrones y la discrepancia entre las predicciones de los modelos y los resultados observados pueden ser explicados por la naturaleza

univariada de los modelos considerados, los cuales plantean que los rasgos morfológicos y de comportamientos son independientes, lo cual claramente no es el caso. Las defensas morfológicas requieren recursos para la construcción de nuevos tejidos y el aumento de los estadios de desarrollo que son a menudo producidos por actividades de comportamiento.

Considerando los individuos que sobreviven, estos efectos van típicamente en direcciones opuestas. La mortalidad disminuye la presión sobre los recursos y genera una liberación competitiva, mientras que la predación reduce la tasa de forrajeo y puede causar cambios en el hábitat, generando cambios morfológicos, todos los cuales tienen costos significativos. En un estudio de Fauth (1990) sobre predación por cangrejos en *Hyla chrysoscelis*, los efectos negativos del costo de evitar a los predadores fueron compensados por efectos positivos de la reducción del tamaño. Skelly (1992) sugirió que los predadores pueden tener un efecto neto negativo en los individuos que sobreviven cuando la competencia no puede compensar los costos del hecho de evitar a los predadores, como cuando los predadores son relativamente ineficientes, o el funcionamiento (crecimiento) no es denso-dependiente.

Entender los múltiples roles de los predadores en el sistema natural e identificar sus efectos en una variedad de presas es una tarea crítica en el entendimiento de la dinámica de las comunidades naturales en general.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALTWEGG R. 2003. Multistage density dependence in an amphibian. *Oecologia* 136: 46–50.
- ANHOLT B.R., E.E WERNER y D.K. SKELLY. 2000. Effects of food and predators on the activity of four larval ranid frogs. *Ecology* 81: 3509–3521.
- BARNETT H.K. y J.S. RICHARDSON. 2002. Predation risk and competition effects on the life-history characteristics of larval Oregon spotted frog and larval red-legged frog. *Oecologia* 132: 436–444.
- BERVEN K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in the larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599–1608.
- BOLKER B., M. HOLYOAK, V. KLIVAN, L. ROWE y O. SCHMITZ. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. *Ecology* 84: 1101–1114.
- BOLNICK D.I. y E.L. PREISSER. 2005. Resource competition modifies the strength of trait-mediated predator-prey interactions: a meta-analysis. *Ecology* 86: 2771–2779.
- BOLNICK D.I., R. SVANBACK, J.A. FORDYCE, L.H. YANG, J.M. DAVIS, C.D. HULSEY y M.L. FORRISTER. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am. Nat.* 161: 1–28.
- BROCKELMAN W.Y. 1969. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology* 50: 632–644.
- BURGER R. y A. GIMELFARB. 2004. The effects of intraspecific competition and stabilizing selection on a polygenic trait. *Genetics* 167:1425–1443.
- CHESSON P. 1996. Matters of scale in the dynamics of populations and communities, pp. 353–368. En: FLOYD R.B., A.W. SHEPPARD y P.J. De BARRO (Eds.). *Frontiers of population ecology*. CSIRO, Melbourne.
- DIECKMANN U., M. DOEBELI, A.A.J. METZ y D. TAUTZ (Eds.). 2004. *Adaptive speciation*. Cambridge University Press, New York. 394 pp.
- FAUTH J.E. 1990. Interactive effects of predators and early larval dynamics of the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Ecology* 71: 1609–1616.
- HARVELL C.D. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. *Quart. Rev. Biol.* 65: 323–340.
- HERMS D.A. y W.J. MATTSON. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quart. Rev. Biol.* 67: 83–335.
- HOVERMAN J.T., J.R. AULD y R.A. RELYEA. 2005. Putting prey back together again: integrating predator-induced behavior, morphology, and life history. *Oecologia* 144: 481–491.
- KEHR A.I. 1989. Factores dependientes de la densidad y su influencia sobre el crecimiento individual de los estados larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Amphibia: Anura). *Limnobiós* 2: 757–761.
- KEHR A.I. 1994. Density-dependent responses in tadpoles of *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae). *Physis* 49: 31–36.
- KEHR A.I. y E.O. ADEMA. 1990. Crecimiento corporal y análisis estadístico de la frecuencia por clases de edades de los estadios larvales de *Bufo arenarum* en condiciones naturales. *Neotrópica* 36: 67–81.

- KEHR A.I. y F. MARANGONI. 1999. Variación intrapoblacional en el tamaño de la metamorfosis en *Bufo paracnemis*, bajo condiciones naturales. *Neotrópica* 45: 63–68.
- LAURILA A., M. JARVI-LATURI, S. PAKKASMAA y J. MERILA. 2004. Temporal variation in predation risk: stage-dependency, graded responses and fitness costs in tadpole antipredator defences. *Oikos* 107: 90–99.
- McCOLLUM S.A. y J. VAN BUSKIRK. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution* 50: 583–593.
- MURDOCH W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75: 271–287.
- PAREJKO K. y S.I. DODSON. 1991. The evolutionary ecology of an antipredator reaction norm: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. *Evolution* 45: 1665–1674.
- PEACOR S.D. 2002. Positive effect of predators on prey growth rate through induced modifications of prey behavior. *Ecol. Lett.* 5: 77–85.
- PEACOR S.D. y E.E. WERNER. 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 98: 3904–3908.
- RELYEA R.A. 2002a. Competitor-induced plasticity in tadpoles: consequences, cues, and connections to predator-induced plasticity. *Ecol. Monogr.* 72: 523–540.
- RELYEA R.A. 2002b. The many faces of predation: How induction, selection, and thinning combine to alter prey phenotypes. *Ecology* 83: 1953–1964.
- RELYEA R.A. 2004. Fine-tuned phenotypes: tadpole plasticity under 16 combinations of predators and competitors. *Ecology* 85: 172–179.
- RELYEA R.A. y J.T. HOVERMAN. 2003. The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Oecologia* 134: 596–604.
- SKELLY D.K. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator responses in a larval amphibian. *Ecology* 73: 704–708.
- SMITH D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344–350.
- SUROVA G.S., T.V. MUKHINA y D.V. BEZRYADNOV. 2009. Group effect of individual locomotor activity of common toad (*Bufo bufo* L.) and brown frog (*Rana temporaria* L.) tadpoles. *Russ. J. Ecology.* 40: 280–285.
- TAPER M.L. y T.J. CASE. 1985 Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology* 66: 355–371.
- TEPLITSKY C. y A. LAURILA. 2007. Flexible defense strategies: competition modifies investment in behavioral vs. morphological defenses. *Ecology* 88: 1641–1646.
- TEPLITSKY C., H. PIHA, A. LAURILA y J. MERILA. 2005a. Common pesticide increases costs of antipredator defenses in *Rana temporaria* tadpoles. *Environ. Sci. Technol.* 39: 6079–6085.
- TEPLITSKY C., S. PLENET y P. JOLY. 2005b. Costs and limits of dosage response to predation risk: To what extent can tadpoles invest in antipredator morphology? *Oecologia* 145: 364–370.

- TOLLRIAN R. y C.D. HARVELL (Eds.). 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, New Jersey. 386 pp.
- TURCHIN P. 1999. Population regulation: a synthetic view. *Oikos* 84: 153–159.
- VAN BUSKIRK J. 2000. The costs of an inducible defense in anuran larvae. *Ecology* 81: 2813–2821.
- VAN BUSKIRK J., P. ANDERWALD, S. LUPOLD, L. REINHARDT L. y H. SCHULER. 2003. The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes. *J. Herpetol.* 37: 420–424.
- VAN BUSKIRK J. y M. ARIOLI. 2002. Dosage response of an induced defense: how sensitive are tadpoles to predation risk? *Ecology* 83: 1580–1585.
- VAN BUSKIRK J. y K.L. YUREWICZ. 1998. Effects of predators on prey growth rate: relative contributions of thinning and reduced activity. *Oikos* 82: 20–28.
- WERNER E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am.Nat.* 128: 319–34.
- WERNER E.E. 1991. Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. *Ecology* 72: 1709–1720.
- WERNER E.E. y S.D. PEACOR. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083–1100.
- WILBUR H.M. y J.P. COLLINS. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.

## Capítulo IV: Rasgos de plasticidad en el comportamiento



### INTRODUCCIÓN

La plasticidad fenotípica es una adaptación crucial a una variable ambiental. Sin embargo, se predice que las respuestas en plasticidad adaptativa incurren en costos, los cuales obligan a su expresión y evolución (Stearns 1989, Pigliucci 2001). Es poca la evidencia que sugiere que estos costos pueden depender del contexto ambiental (Cipollini 2004, Teplitsky *et al.* 2005). La teoría propone que las respuestas adaptativas a los predadores dependen de la cantidad de recursos o de la presencia de competidores (Abrams y Vos 2003) a la vez que estudios empíricos han demostrado que competidores y predadores a menudo tienen efectos interactivos en la aptitud de los individuos (Gurevitch *et al.* 2000, Bolnick y Preisser 2005). El número de coespecíficos en un área (tamaño del grupo) puede influenciar la percepción del riesgo de predación y afectar el comportamiento de los organismos (Bohlin y Johnsson 2004, Downes y Hoefler 2004). Se podría esperar que los individuos que se encuentran en grandes grupos perciban un bajo riesgo de predación y presenten un comportamiento más “riesgoso” comparado con individuos que están solos o en grupos pequeños (Roberts 1996, Bohlin y Johnsson 2004). Tales patrones han sido demostrados en una variedad de animales incluyendo mamíferos (Fairbanks y Dobson 2007), peces (Butler 1988) y lagartos (Downes y Hoefler 2004). En estos animales, dos tipos principales de rasgos están involucrados en las defensas inducidas: rasgos morfológicos y de comportamiento.

Las defensas de comportamiento involucran el hecho de evitarse espacialmente, incrementando el uso de refugios y disminuyendo el nivel de actividad, lo que lleva a reducir la cantidad de recursos ingeridos. En este contexto, existen diferentes modelos para predecir el comportamiento de las larvas. El modelo “estado-dependiente” predice



que las respuestas en el comportamiento a los predadores pueden ser fuertes cuando la competencia es débil, ya que en el caso opuesto existe la necesidad de evitar el hambre cuando los recursos son escasos (McNamara y Houston 1987, Werner y Anholt 1996, Anholt y Werner 1998). Sin embargo, el modelo de “defensa-crecimiento” predice que el crecimiento puede ser maximizado por invertir menos en comportamiento de defensa cuando los recursos son altos, es decir, cuando la competencia es débil (Abrams 1991, Van Buskirk 2000).

Las larvas de anfibios aparentemente ajustan su actividad o comportamiento en respuesta al número de coespecíficos en un grupo, al menos en algunas especies (Griffiths y Foster 1998, Relyea 2002), sugiriendo que pueden usar el tamaño de grupo como una señal para determinar el riesgo de predación (Peacor 2003). Incluso algunas especies responden al incremento del riesgo de predación formando grandes grupos o agregaciones más cohesivas (Watt *et al.* 1997, Nicieza 1999, Spieler 2003). Sin embargo, el incremento de actividad en grandes grupos, también puede reflejar una respuesta al incremento en el número de coespecíficos, o sea, potenciales competidores (Relyea 2002). Las larvas de anuros son un buen modelo para investigar los efectos interactivos del nivel de coespecíficos y predación en la plasticidad fenotípica, ya que exhiben una gran cantidad de defensas morfológicas y de comportamiento (Lardner 2000, Relyea 2001, Van Buskirk 2002). Las defensas de comportamiento incluyen decrecimiento de la tasa de actividad y un incremento en el uso de refugios, los que disminuyen la probabilidad de detección por parte del predador (Skelly 1994). Estas tácticas generalmente responden a una explicación funcional.

A su vez, las especies de larvas se diferencian en su tasa natural de actividad, y diversos estudios han mostrado que las especies que habitan charcas más efímeras (baja densidad de predadores) son más activas que las especies que habitan charcas más permanentes (Skelly 1996, 1997). Sin embargo, las poblaciones de la presa que se encuentran en hábitats con alto riesgo de predación a veces forrajean más o crecen más rápido cuando están expuestas a predadores (Fraser y Gilliam 1987, Leibold y Tessier 1991, Spitze 1991) o demuestran un incremento rápido en el forrajeo y tasa de crecimiento en respuesta a señales predatoras (Crowl y Covich 1990, Bronmark y Miner 1992, Black 1993, Chase 1999, Schmidt y Van Buskirk 2004).

Estas experiencias se realizaron con el objetivo de determinar la influencia del número de coespecíficos y la presencia de predadores (mediante la detección de la señal química del predador) sobre el comportamiento de las larvas. Se espera que los individuos reduzcan la actividad y se alejen de la zona de peligro ante la presencia de estas señales químicas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Diseño experimental**

Las experiencias en condiciones de laboratorio se llevaron a cabo en recipientes plásticos (22,5 cm de largo x 12,5 cm de ancho x 6,0 cm de alto) llenos con 1.200 ml de agua. En la base de cada recipiente se delineó una cuadrícula diferenciando cuatro cuadrantes con el objetivo de determinar si las larvas se alejan de la zona donde se introduce la señal química del predador (Esquema 4.2). El diseño experimental consistió en dos densidades de larvas (cuatro y ocho individuos) replicadas seis veces (Esquema 4.1).

El comportamiento de las larvas fue analizado teniendo en cuenta dos parámetros: la actividad, que se calculó en base a la proporción de larvas en movimiento sobre el total (se consideró que la larva estaba en movimiento cuando mostró algún desplazamiento por mínimo que éste fuera) y la ubicación, que se calculó como la proporción de larvas que se encontraban ubicadas en cada uno de los cuadrantes. El registro del comportamiento de las larvas se ejecutó mediante filmaciones realizadas en cada recipiente. Se observó la actividad de las larvas en cuatro ocasiones (tratamientos), a saber: antes de agregar la señal química de los predadores y luego a los 15, 30 y 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo. En cada ocasión (tratamiento) se realizaron cinco filmaciones de cinco segundos de duración en cada recipiente.

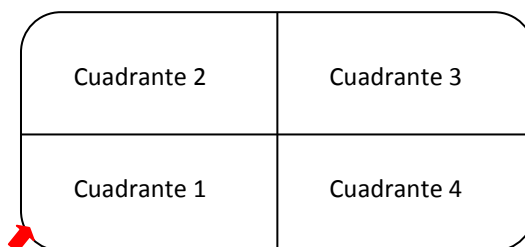
Las larvas se colocaron al azar en los recipientes y se dejaron aclimatar durante 90 minutos antes de iniciar las filmaciones. Una vez realizado el primer registro, se agregó la señal química de los predadores y se dejó aclimatar nuevamente durante 15 minutos más. Pasado este tiempo se volvió a repetir la secuencia de cinco filmaciones de cinco

segundos de duración a cada recipiente. Se obtuvieron en total 240 filmaciones por cada experiencia. Los registros del comportamiento se realizaron con larvas que se encontraban entre los estadios de desarrollo 28 a 30 (Gosner 1960). Cada individuo fue utilizado una sola vez y finalizada la experiencia las larvas fueron devueltas a su ambiente.

Esquema 4.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas con larvas de anfibios y señales químicas de predadores indicando los tratamientos y las réplicas respectivas consideradas.

Recipientes con 1.200 ml de agua	Tratamientos	
	Densidad baja	Densidad alta
Nº de larvas por recipiente	4	8
Nº de réplicas	6	6
Total de larvas por tratamiento	24	48
Total de larvas por experiencia	72	

Esquema 4.2: Diseño del recipiente utilizado para las experiencias indicando los cuadrantes establecidos y el lugar de introducción del estímulo químico de los predadores ( → )



### Análisis estadístico

El análisis estadístico para determinar cambios en la actividad de las larvas se realizó sobre los datos registrados en los 60 videos (5 repeticiones x 12 recipientes) obtenidos para cada tratamiento. Previo al análisis, los datos expresados en proporciones fueron transformados al arcoseno. En primer lugar se realizó un MANOVA (Análisis multivariado de la varianza) utilizando las réplicas como factores y los tratamientos como variables dependientes, para evitar introducir en los resultados diferencias ocasionadas por el diseño de recolección de datos. Una vez que se comprobó que no existían

diferencias debidas al diseño, se procedió al análisis de los datos para determinar la influencia de los tratamientos sobre el comportamiento de las larvas.

Al realizar el análisis estadístico se consideraron dos aspectos: por un lado la *actividad*, la cual se calculó como la proporción de larvas moviéndose sobre el total y por otro la *ubicación*, que se calculó como la proporción de larvas ubicadas en cada uno de los cuadrantes definidos previamente.

Para determinar diferencias en la actividad de las larvas se realizaron ANOVAs (Análisis de la varianza) utilizando la densidad y los tratamientos como factores, y la proporción de larvas moviéndose (datos transformados al arcoseno) como variables dependientes. En segundo lugar, para determinar cómo se ubicaron las larvas respecto a la zona de peligro, se realizaron ANOVAs utilizando la densidad y los cuadrantes como factores y el número de larvas ubicadas en cada uno de los sitios, a través de los diferentes momentos (tratamientos), como variables dependientes. Cuando los resultados fueron significativos se realizaron subsecuentes test *a posteriori* (Tukey) para determinar diferencias entre tratamientos y cuadrantes, respectivamente.

## RESULTADOS

### ➤ ***Physalaemus albonotatus***

#### **Efecto de la densidad y señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la actividad y ubicación de las larvas**

En las experiencias realizadas con *B. elongatum* no se observaron diferencias significativas entre las sucesivas réplicas (MANOVA Wilk's Lambda = 0,698;  $f_{16, 144} = 1,125$ ;  $p = 0,33$ ), demostrando que el diseño de muestreo no tuvo influencia sobre el efecto de los tratamientos.

Efecto sobre la proporción de larvas activas

El análisis estadístico demostró que la actividad de las larvas no fue influenciada por el efecto de la densidad (ANOVA  $f_{1, 232} = 0,007$ ;  $p = 0,93$ ) (Figura 4.1).

En las larvas del grupo I (baja densidad) se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre tratamientos (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,04$ ;  $116$ ;  $p = 0,031$ ). Mediante el test *a posteriori* se determinó que las diferencias correspondieron únicamente a los tratamientos 1 (antes de introducir el estímulo químico de los predadores) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (Test de Tukey: Tratamientos 1~ 4; Diferencia = 9,0; Diferencia estandarizada = 2,674; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,042$ ). Se observó que a los 45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum* la proporción de larvas activas fue significativamente mayor que antes de introducir el estímulo químico de los predadores (Figura 4.1).

En larvas del grupo II (alta densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 98} = 1,57$ ;  $p = 0,20$ ) (Figura 4.1).

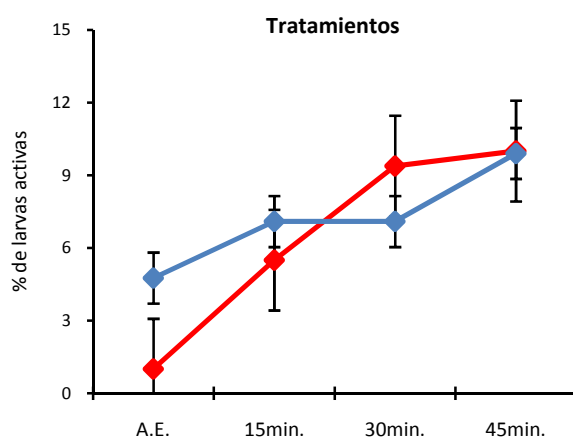


Figura 4.1: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la actividad en larvas de *Physalaemus albonotatus* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

Efecto sobre la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes

Se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas dentro de los cuadrantes en los cuatro tratamientos realizados con las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad): antes de introducir el estímulo químico de los predadores (ANOVA  $f_{3, 116} = 4,66$ ;  $p = 0,004$ ), a los 15 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Belostoma elongatum* (ANOVA  $f_{3, 116} = 7,019$ ;  $p = 0,0001$ ), a los 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,705$ ;  $p = 0,048$ ) y a los 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,74$ ;  $p = 0,046$ ) (Figura 4.2).

En las larvas del grupo I se observó que antes de introducir el estímulo químico de los predadores, la proporción de larvas en los cuadrantes 2 y 3 fue significativamente mayor que en el cuadrante 4 (Figura 4.2, Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir las señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
2 ~ 4	16,000	3,588	2,607	0,003	Sí
2 ~ 1	7,500	1,682	2,607	0,338	No
2 ~ 3	4,000	0,897	2,607	0,806	No
3 ~ 4	12,000	2,691	2,607	0,040	Sí
3 ~ 1	3,500	0,785	2,607	0,861	No
1 ~ 4	8,500	1,906	2,607	0,231	No

En las larvas del grupo I se observó que a los 15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de los predadores, la proporción de larvas en el cuadrante 1 fue significativamente menor que en los cuadrantes restantes (Figura 4.2, Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre los cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
3 ~ 1	19,381	4,082	2,607	0,000	Sí
3 ~ 2	3,881	0,817	2,607	0,846	No
3 ~ 4	1,747	0,368	2,607	0,983	No
4 ~ 1	17,634	3,714	2,607	0,002	Sí
4 ~ 2	2,134	0,449	2,607	0,970	No
2 ~ 1	15,500	3,264	2,607	0,008	Sí

En las larvas del grupo I a los 30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum* se determinó, mediante el test *a posteriori*, que las diferencias significativas correspondían únicamente a los cuadrantes 2 y 4 (Test de Tukey: Cuadrante 2 ~ 4; Diferencia = 14,05; Diferencia estandarizada = 2,77; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,032$ ). Se observó una menor proporción de larvas en el cuadrante 4 (Figura 4.2).

En las larvas del grupo I a los 45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum* se determinó que las diferencias significativas correspondían únicamente a los cuadrantes 2 y 3 (Test de Tukey: Cuadrante 2 ~ 3; Diferencia = 13,74; Diferencia estandarizada = 2,65; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,044$ ). Se observó una mayor proporción de larvas en el cuadrante 3 (Figura 4.2).

En los individuos correspondientes al grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas en cada uno de los cuadrantes en los cuatro tratamientos realizados: antes de introducir el estímulo químico de los predadores (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,36$ ;  $p = 0,021$ ), a los 15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 10,91$ ;  $p = 0,0001$ ), a los 30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum* (ANOVA  $f_{3, 116} = 16,55$ ;  $p = 0,0001$ ) y a los 45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de los predadores (ANOVA  $f_{3, 116} = 21,07$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 4.3).

En las larvas del grupo II se observó que, previo a la introducción de las señales químicas de los predadores, las diferencias significativas correspondieron únicamente a los cuadrantes 1 y 3 (Test de Tukey: Cuadrante 1 ~ 3; Diferencia = 12,42; Diferencia estandarizada = 2,94; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,02$ ). Se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 3 (Figura 4.3).

En las larvas del grupo II se observó que a los 15, 30 y 45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum*, la proporción de larvas en el cuadrante 3 fue significativamente mayor a los restantes cuadrantes (Figura 4.3, Tablas 4.3, 4.4 y 4.5).

Tabla 4.3: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre los cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
3 ~ 1	21,912	5,712	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 4	11,688	3,047	2,607	0,015	Sí
3 ~ 2	10,412	2,714	2,607	0,038	Sí
2 ~ 1	11,500	2,998	2,607	0,017	Sí
2 ~ 4	1,276	0,333	2,607	0,987	No
4 ~ 1	10,224	2,665	2,607	0,043	Sí

Tabla 4.4: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre los cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
3 ~ 1	25,174	7,331	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 2	20,878	6,080	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 4	11,848	3,450	2,607	0,004	Sí
4 ~ 1	13,326	3,881	2,607	0,001	Sí
4 ~ 2	9,029	2,630	2,607	0,047	Sí
2 ~ 1	4,297	1,251	2,607	0,596	No



Tabla 4.5: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre los cuadrantes en el tratamiento 4 (45 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$\rho$	Significativo
3 ~ 1	25,174	7,331	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 2	20,878	6,080	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 4	11,848	3,450	2,607	0,004	Sí
4 ~ 1	13,326	3,881	2,607	0,001	Sí
4 ~ 2	9,029	2,630	2,607	0,047	Sí
2 ~ 1	4,297	1,251	2,607	0,596	No

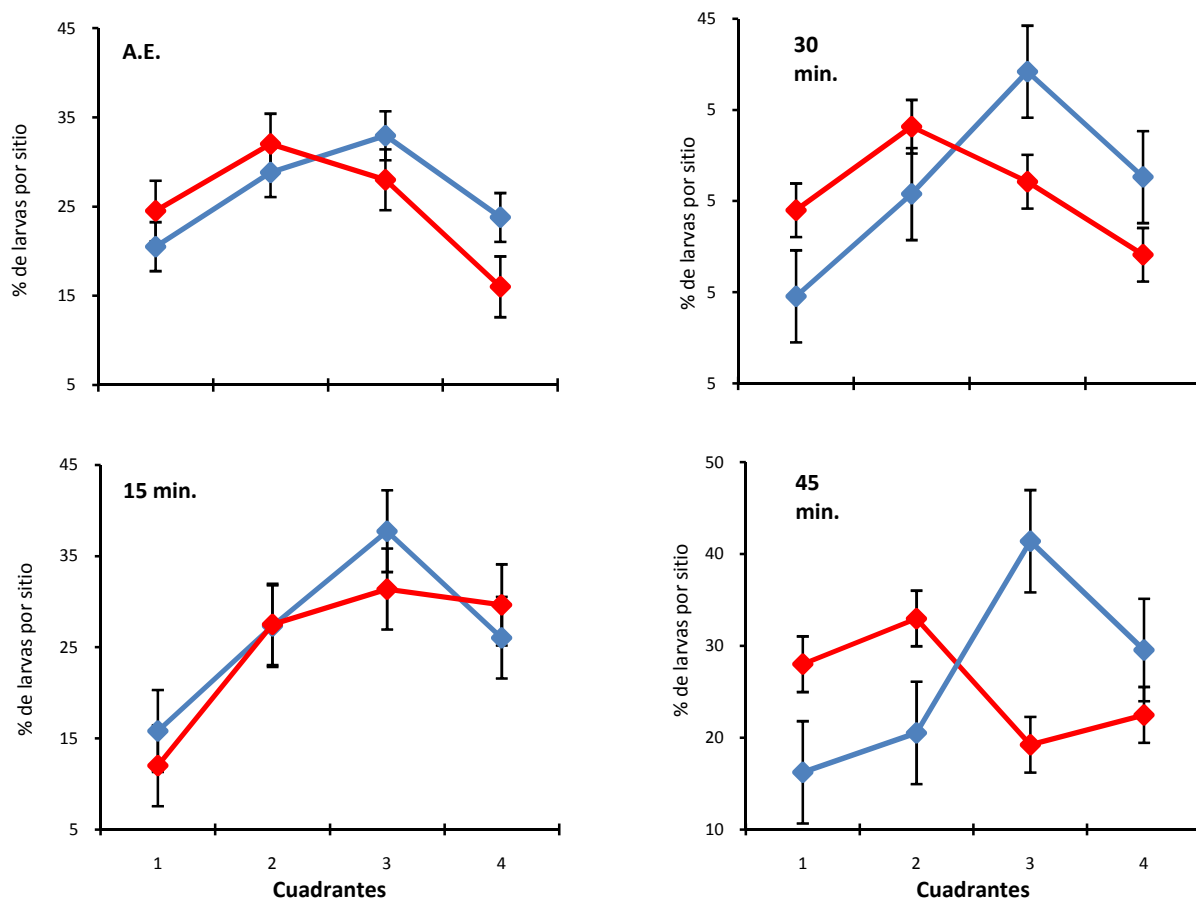


Figura 4.2: Efecto de la interacción entre la densidad y señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la ubicación de las larvas de *Physalaemus albonotatus* ( — baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los

### Efecto de la densidad y señales químicas de *Moenkausia dichroua* sobre la actividad y ubicación de las larvas

En las experiencias realizadas con *M. dichroua* no se observaron diferencias significativas entre las sucesivas réplicas (MANOVA Wilk's Lambda = 0,770;  $f_{16, 144} = 0,805$ ;  $p = 0,67$ ), indicando que el diseño de muestreo no tuvo influencia sobre el efecto de los tratamientos.

#### Efecto sobre la proporción de larvas activas

El análisis estadístico demostró que la actividad de las larvas de *Physalaemus albonotatus* fue significativamente influenciada por el efecto de la densidad (ANOVA  $f_{1, 238} = 9,04$ ;  $p = 0,03$ ). Se observó que en las larvas del grupo II (alta densidad) la actividad fue significativamente mayor respecto a las larvas del grupo I (baja densidad) (Figura 4.3).

En las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,22$ ;  $p = 0,87$ ) (Figura 4.3).

En las larvas del grupo II (alta densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,21$ ;  $p = 0,88$ ) (Figura 4.3).

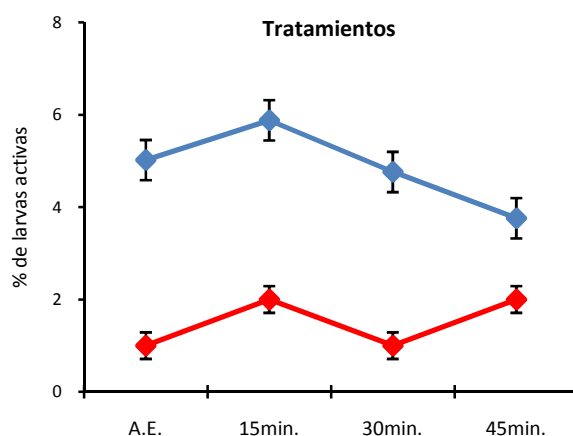


Figura 4.3: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Moenkausia dichroua* sobre la actividad en larvas de *Physalaemus albonotatus* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

Efecto sobre la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes

En las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad) se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas por cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir las señales químicas de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 92} = 4,06$ ;  $p = 0,009$ ). Se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 1 (Figura 4.4, Tabla 4.6).

Tabla 4.6: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir las señales químicas de *Moenkausia dichrourea*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
1 ~ 3	20,387	3,138	2,617	0,012	Sí
1 ~ 4	18,512	2,849	2,617	0,027	Sí
1 ~ 2	15,150	2,332	2,617	0,098	No
2 ~ 3	5,238	0,806	2,617	0,851	No
2 ~ 4	3,363	0,518	2,617	0,955	No
4 ~ 3	1,875	0,289	2,617	0,992	No

En las larvas correspondientes al grupo I no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas ubicadas en cada uno de los cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas del predador) (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,73$ ;  $p = 0,53$ ) como tampoco en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichrourea*) (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,42$ ;  $p = 0,73$ ) (Figura 4.4).

Sin embargo, en las larvas del grupo I se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas ubicadas en los cuadrantes en el tratamiento 4 (45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,87$ ;  $p = 0,011$ ). El test *a posteriori* determinó que las diferencias correspondían únicamente a los cuadrantes 1 y 2 (Test de Tukey: Cuadrantes 1 ~ 2; Diferencia = 17,0; Diferencia estandarizada = 3,19; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,010$ ). Se observó que la mayor proporción de larvas se encontraba ubicada en el cuadrante 2 (Figura 4.4).

En las larvas correspondientes al grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas dentro de los cuadrantes en los cuatro tratamientos realizados: antes de introducir el estímulo químico de los predadores (ANOVA  $f_{3, 92} = 10,31$ ;  $p = 0,0001$ ), a los 15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,13$ ;  $p = 0,028$ ), a los 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 7,92$ ;  $p = 0,0001$ ) y a los 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,15$ ;  $p = 0,028$ ) (Figura 4.4).

En las larvas del grupo II se observó que antes de introducir la señal química de los predadores, la proporción de larvas en el cuadrante 3 fue significativamente menor respecto a los cuadrantes restantes (Figura 4.4, Tabla 4.7).

Tabla 4.7: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
2 ~ 3	17,975	4,951	2,617	0,0001	Sí
2 ~ 1	3,759	1,035	2,617	0,729	No
2 ~ 4	1,578	0,435	2,617	0,972	No
4 ~ 3	16,398	4,517	2,617	0,000	Sí
4 ~ 1	2,181	0,601	2,617	0,932	No
1 ~ 3	14,217	3,916	2,617	0,001	Sí

En las larvas del grupo II, a los 15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura* las diferencias significativas correspondieron únicamente a los cuadrantes 1 y 3 (Test de Tukey: Cuadrante 1 ~ 3; Diferencia = 8,88; Diferencia estandarizada = 2,78; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,031$ ). Se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 1 (Figura 4.4).

En las larvas del grupo II se observó que a los 30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas del predador, la proporción de larvas en el cuadrante 4 fue significativamente mayor respecto a los cuadrantes restantes (Figura 4.4, Tabla 4.8).

Tabla 4.8: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroua*) en larvas de *Physalaemus albonotatus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
4 ~ 3	15,116	4,711	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 1	10,538	3,284	2,607	0,007	Sí
4 ~ 2	10,281	3,204	2,607	0,009	Sí
2 ~ 3	4,835	1,507	2,607	0,437	No
2 ~ 1	0,257	0,080	2,607	1,000	No
1 ~ 3	4,578	1,427	2,607	0,485	No

En las larvas del grupo II se determinó mediante el test *a posteriori* que a los 45 minutos posteriores al introducción de las señales químicas de los predadores, las diferencias significativas correspondían únicamente a los cuadrantes 2 y 4 (Test de Tukey: Cuadrantes 2 ~ 4; Diferencia = 10,28; Diferencia estandarizada = 2,82; Valor crítico = 2,607; *p* = 0,028). La mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 2 (Figura 4.4.).

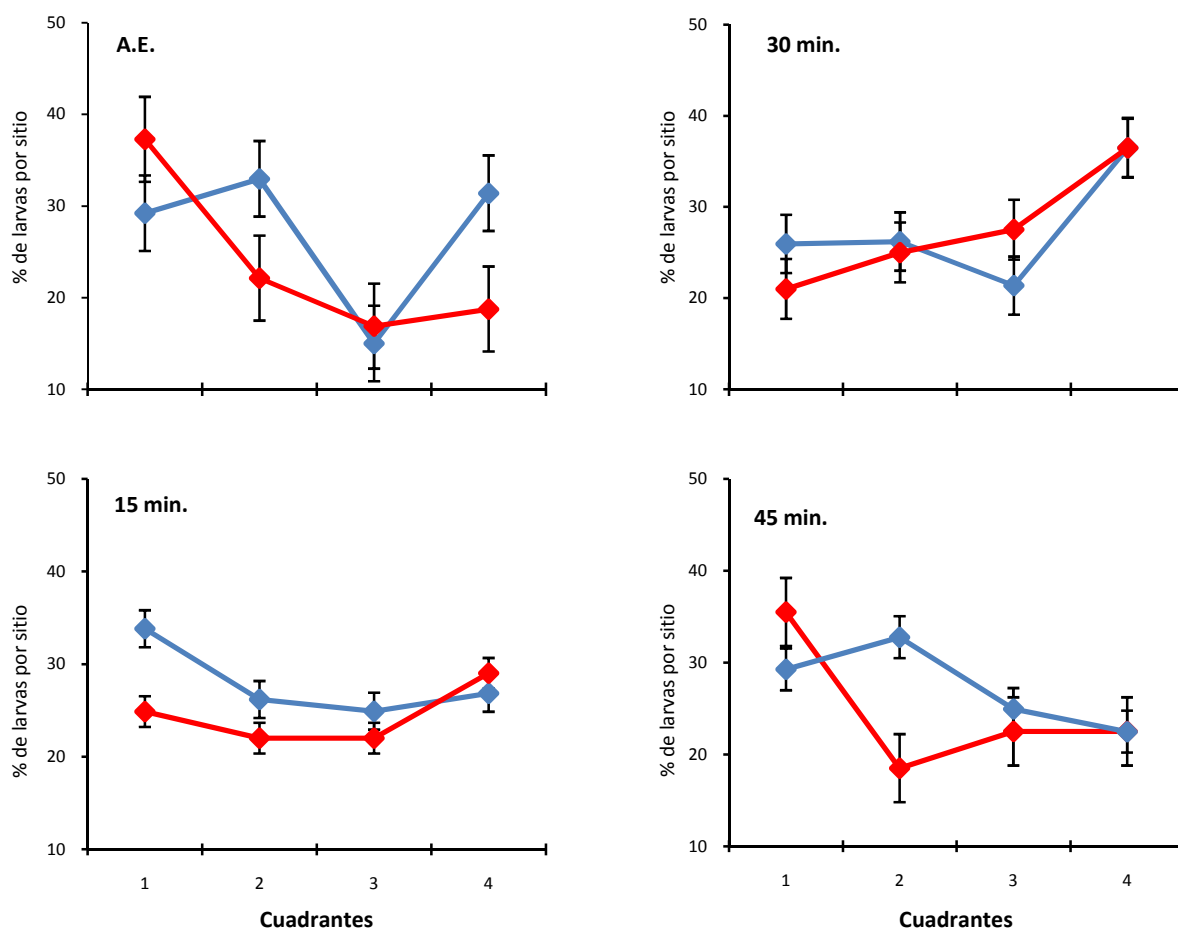


Figura 4.4: Efecto de la interacción entre la densidad y señales químicas de *Moenkasia dichroua* sobre la ubicación de las larvas de *Physalaemus albonotatus* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

➤ ***Rhinella schneideri***

**Efecto de la densidad y señales químicas de *Moenkausia dichroura* sobre la actividad y ubicación de las larvas**

En las experiencias realizadas con *M. dichroura* no se observaron diferencias significativas entre las sucesivas réplicas (MANCOVA Wilk's Lambda = 0,601;  $f_{16, 125} = 1,429$ ;  $p = 0,13$ ), indicando que el diseño de muestreo no tuvo influencia sobre el efecto de los tratamientos.

Efecto sobre la proporción de larvas activas

El análisis estadístico demostró que la actividad de las larvas no fue influenciada por el efecto de la densidad (ANOVA  $f_{1, 238} = 0,61$ ;  $p = 0,43$ ) (Figura 4.5).

En las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 116} = 1,20$ ;  $p = 0,31$ ) (Figura 4.5).

En las larvas del grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre los tratamientos 1 (antes de introducir el estímulo químico de los predadores) versus 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) y 3 (30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,60$ ;  $p = 0,015$ ) (Tabla 4.9). Se observó que en el tratamiento 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores) la proporción de larvas activas fue significativamente menor respecto a los tratamientos 2 y 3 (15 y 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico, respectivamente) (Figura 4.5, Tabla 4.9).

Tabla 4.9: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias significativas entre los cuatro tratamientos realizados en larvas de *Rhinella schneideri* pertenecientes al grupo II (alta densidad) expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*. Alfa= 0,05.

Tratamientos	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
15 min ~ A.E.	9,447	2,968	2,607	0,019	Sí
15 min ~ 45 min	4,724	1,484	2,607	0,450	No
15 min ~ 30 min	1,051	0,330	2,607	0,988	No
30 min ~ A.E.	8,396	2,638	2,607	0,046	Sí
30 min ~ 45 min	3,673	1,154	2,607	0,657	No
45 min ~ A.E.	4,723	1,484	2,607	0,450	No

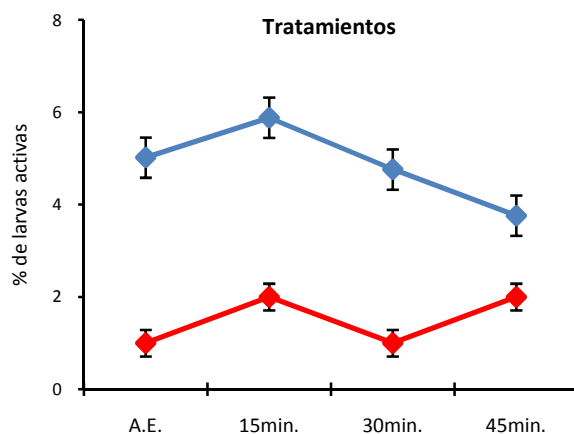


Figura 4.5: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de predadores (*Moenkausia dichroua*) sobre la actividad de las larvas de *Rhinella schneideri* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

#### Efecto sobre la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes

En las larvas del grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas por cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,80$ ;  $p = 0,49$ ).

En los individuos correspondientes al grupo I se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas dentro de los cuadrantes en los tratamientos 2 (15 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Moenkausia dichroua*) (ANOVA  $f_{3, 116} = 8,39$ ;  $p = 0,0001$ ), 3 (30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico)



(ANOVA  $f_{3, 116} = 15,42$ ;  $p = 0,0001$ ) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,55$ ;  $p = 0,016$ ) (Figura 4.6).

En las larvas del grupo I se observó que a los 15 y 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico de los predadores, la proporción de larvas en los cuadrantes 1 y 2 fue significativamente mayor que en los cuadrantes 3 y 4 (Figura 4.6, Tabla 4.10, 4.11).

Tabla 4.10: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichrourea*) en larvas de *Rhinella schneideri* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
1 ~ 3	18,149	3,813	2,607	0,001	Sí
1 ~ 4	16,253	3,415	2,607	0,005	Sí
1 ~ 2	0,742	0,156	2,607	0,999	No
2 ~ 3	17,407	3,657	2,607	0,002	Sí
2 ~ 4	15,511	3,259	2,607	0,008	Sí
4 ~ 3	1,896	0,398	2,607	0,978	No

Tabla 4.11: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichrourea*) en larvas de *Rhinella schneideri* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	Pr > Dif	Significativo
1 ~ 3	31,927	5,856	2,607	0,0001	Sí
1 ~ 4	25,806	4,733	2,607	0,0001	Sí
1 ~ 2	6,938	1,273	2,607	0,582	No
2 ~ 3	24,989	4,583	2,607	0,0001	Sí
2 ~ 4	18,867	3,461	2,607	0,004	Sí
4 ~ 3	6,121	1,123	2,607	0,676	No

En las larvas del grupo I, a los 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico de los predadores, las diferencias significativas correspondieron únicamente a los cuadrantes 1 y 3 (Test de Tukey: Cuadrantes: 1 ~ 3; Diferencia = 15,75; Diferencia estandarizada = 3,23; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,009$ ). Se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 1 (Figura 4.6).

En las larvas del grupo II (alta densidad) no se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,63$ ;  $p = 0,053$ ).

En los individuos correspondientes al grupo II se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas dentro de los cuadrantes en los tratamientos 2 (15 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Moenkausia dichroura*) (ANOVA  $f_{3, 116} = 3,71$ ;  $p = 0,014$ ), 3 (30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 5,59$ ;  $p = 0,001$ ) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,91$ ;  $p = 0,037$ ) (Figura 4.6).

En las larvas del grupo II se observó que, a los 15 y 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico de los predadores, la proporción de larvas en el cuadrante 2 fue mayor respecto a los cuadrantes restantes (Figura 4.6, Tabla 4.12, 4.13).

Tabla 4.12: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Rhinella schneideri* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
2 ~ 4	9,175	2,931	2,607	0,021	Sí
2 ~ 3	8,735	2,791	2,607	0,031	Sí
2 ~ 1	4,783	1,528	2,607	0,424	No
1 ~ 4	4,392	1,403	2,607	0,500	No
1 ~ 3	3,953	1,263	2,607	0,588	No
3 ~ 4	0,440	0,141	2,607	0,999	No

Tabla 4.13: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkasia dichroua*) en larvas de *Rhinella schneideri* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
2 ~ 4	13,814	3,782	2,607	0,001	Sí
2 ~ 1	11,501	3,148	2,607	0,011	Sí
2 ~ 3	7,183	1,966	2,607	0,207	No
3 ~ 4	6,630	1,815	2,607	0,272	No
3 ~ 1	4,318	1,182	2,607	0,639	No
1 ~ 4	2,313	0,633	2,607	0,921	No

En las larvas del grupo II se determinó mediante el test *a posteriori* que a los 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico, las diferencias significativas correspondieron únicamente a los cuadrantes 1 y 2 (Test de Tukey: Cuadrante 2 ~ 1; Diferencia = 9,49; Diferencia estandarizada 2,65; valor crítico = 2,607; *p* = 0,044). Se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 2.

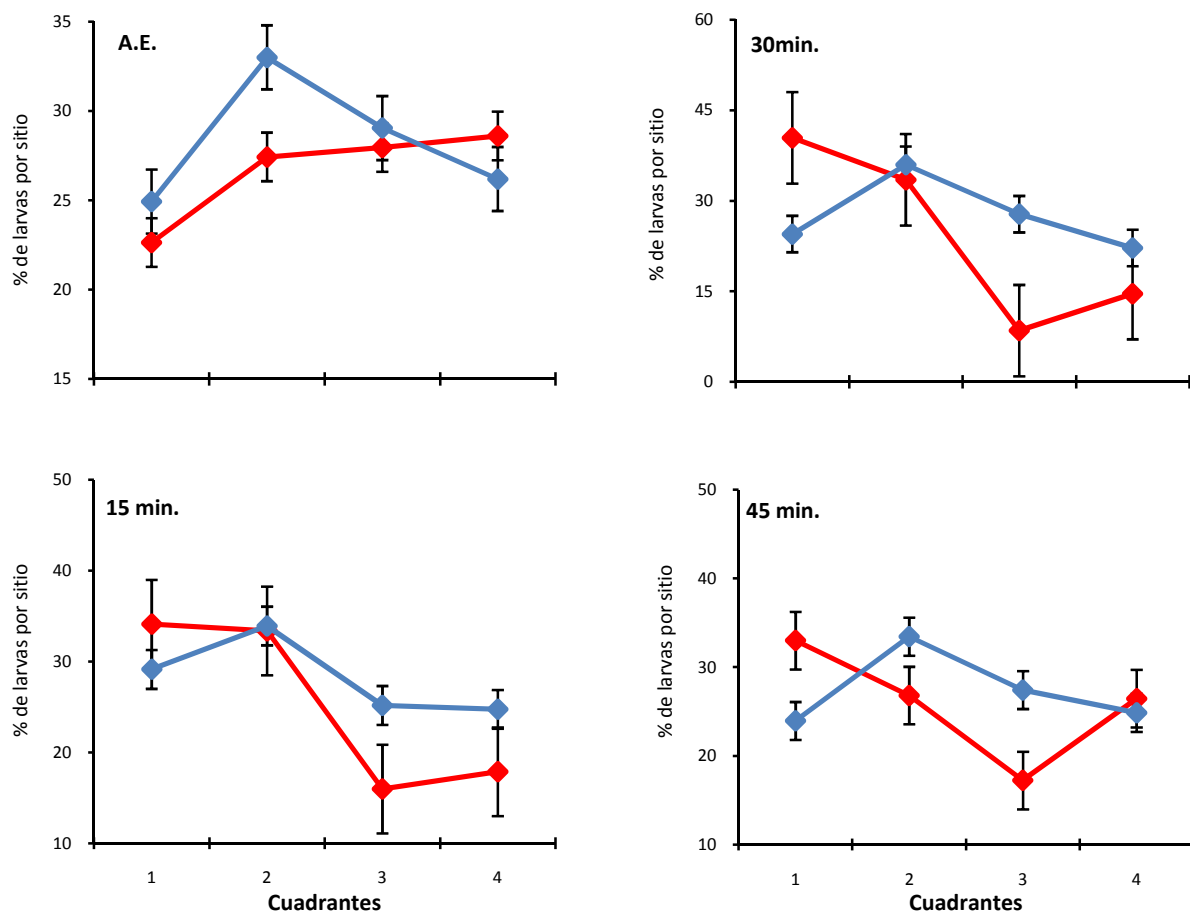


Figura 4.6: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de los predadores (*Moenkhausia dichroua*) sobre la dispersión de las larvas de *Rhinella schneideri* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

➤ ***Scinax nasicus***

**Efecto de la densidad y señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la actividad y ubicación de las larvas**

En las experiencias realizadas con *B. elongatum* no se observaron diferencias significativas entre las sucesivas réplicas (MANCOVA Wilk's Lambda = 0,733;  $f_{16,144} = 0,965$ ;  $p = 0,49$ ), demostrando que el diseño de muestreo no tuvo influencia sobre el efecto de los tratamientos.

Efecto sobre la proporción de larvas activas

El análisis estadístico demostró que la actividad de las larvas fue influenciada significativamente por el efecto de la densidad (ANOVA  $f_{1, 238} = 3,96$ ;  $p = 0,047$ ). Se observó que en las larvas del grupo II (alta densidad) la actividad fue significativamente mayor respecto a las larvas del grupo I (baja densidad) (Figura 4.7).

En las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,59$ ;  $p = 0,62$ ) (Figura 4.7).

En las larvas del grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre tratamientos (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,95$ ;  $p = 0,035$ ). Mediante el test *a posteriori* se determinó que las diferencias correspondían únicamente a los tratamientos 1 (antes de introducir el estímulo químico de los predadores) y 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (Test de Tukey: Tratamientos 1 ~ 2; Diferencia = 8,40; Diferencia estandarizada = 2,62; Valor crítico = 2,607;  $p = 0,047$ ). Se observó que en el tratamiento 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores), la proporción de larvas activas fue significativamente menor respecto al tratamientos 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (Figura 4.7).

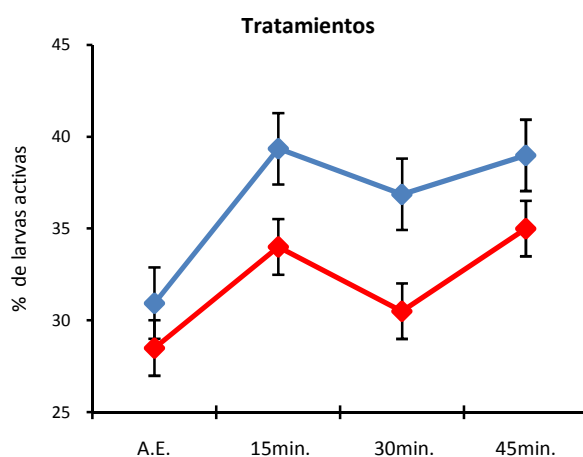


Figura 4.7: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la actividad en larvas de *Scinax nasicus* ( — baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

#### Efecto sobre la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes

En las larvas del grupo I (baja densidad) se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en los tratamientos 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 7,05$ ;  $p = 0,0001$ ), 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo) (ANOVA  $f_{3, 116} = 6,07$ ;  $p = 0,001$ ) y 3 (30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 7,34$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 4.8).

En las larvas del grupo I no se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes en el tratamiento 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 1,88$ ;  $p = 0,13$ ) (Figura 4.8).

En las larvas del grupo I se observó que antes de agregar el estímulo químico de *Belostoma elongatum*, así como a los 15 y 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico de los predadores, la proporción de larvas en el cuadrante 4 fue significativamente mayor respecto a los cuadrantes restantes (Figura 4.7, Tabla 4.14, 4.15, 4.16).

Tabla 4.14: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir las señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
3 ~ 2	19,629	4,098	2,607	0,000	Sí
3 ~ 1	12,062	2,519	2,607	0,062	No
3 ~ 4	2,674	0,558	2,607	0,944	No
4 ~ 2	16,954	3,540	2,607	0,003	Sí
4 ~ 1	9,388	1,960	2,607	0,209	No
1 ~ 2	7,566	1,580	2,607	0,394	No

Tabla 4.15: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
4 ~ 2	23,197	4,113	2,607	0,000	Sí
4 ~ 1	13,387	2,374	2,607	0,088	No
4 ~ 3	7,232	1,282	2,607	0,576	No
3 ~ 2	15,965	2,831	2,607	0,028	Sí
3 ~ 1	6,155	1,091	2,607	0,696	No
1 ~ 2	9,810	1,739	2,607	0,308	No

Tabla 4.16: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
4 ~ 2	20,785	4,499	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 3	15,729	3,404	2,607	0,005	Sí
4 ~ 1	12,631	2,734	2,607	0,036	Sí
1 ~ 2	8,154	1,765	2,607	0,296	No
1 ~ 3	3,098	0,671	2,607	0,908	No
3 ~ 2	5,056	1,094	2,607	0,694	No

En las larvas del grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir la señales químicas de predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 19,81$ ;  $p = 0,0001$ ). Se observó que en los cuadrantes 1 y 2 la proporción de larvas fue significativamente menor respecto a los cuadrantes 3 y 4 (Figura 4.8, Tabla 4.17).

Tabla 4.17: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
3 ~ 2	16,597	6,138	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 1	16,595	6,137	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 4	4,366	1,615	2,607	0,374	No
4 ~ 2	12,231	4,523	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 1	12,228	4,522	2,607	0,0001	Sí
1 ~ 2	0,003	0,001	2,607	1,000	No

En las larvas del grupo II no se observaron diferencias significativas en la ubicación de larvas entre cuadrantes en los tratamientos 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,35$ ;  $p = 0,07$ ), 3 (30 minutos posteriores a la introducción del estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 2,21$ ;  $p = 0,09$ ) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 1,97$ ;  $p = 0,12$ ) (Figura 4.8).



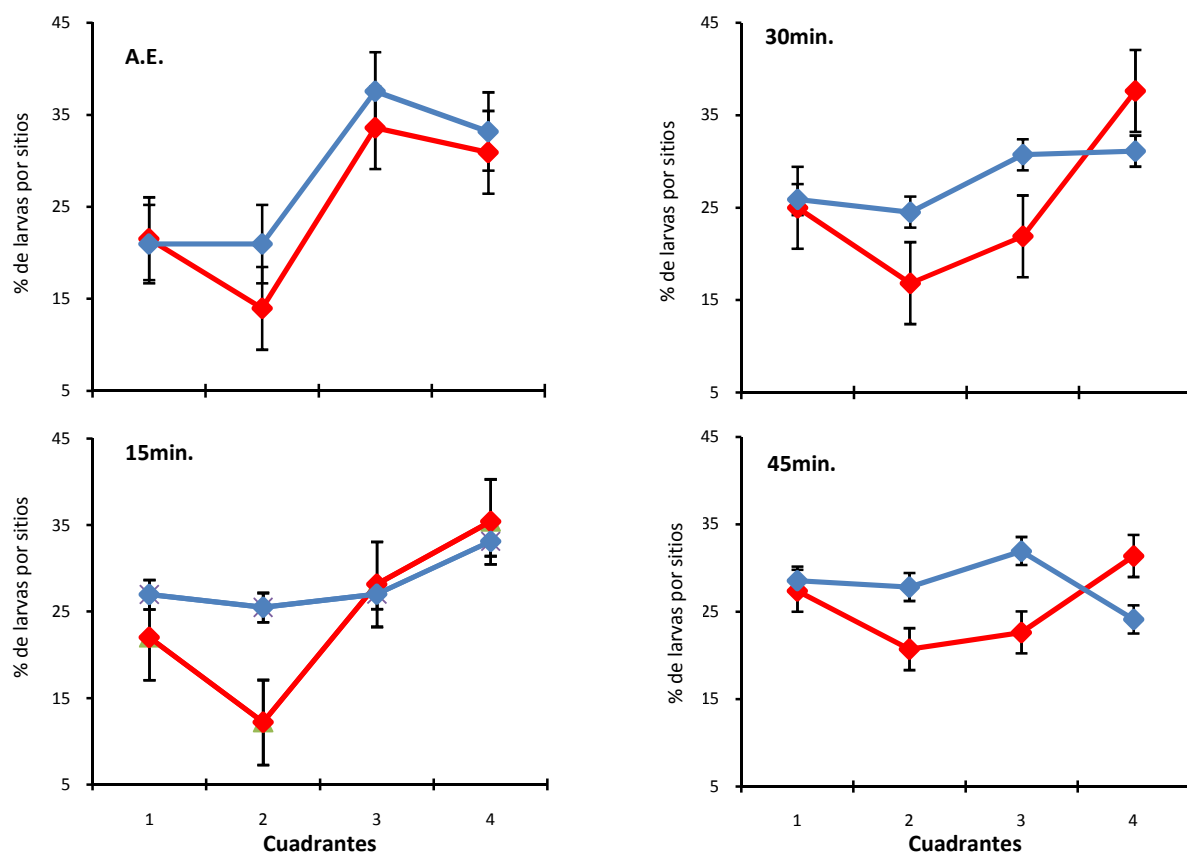


Figura 4.8: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Belostoma elongatum* sobre la actividad en larvas de *Scinax nasicus* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

### **Efecto de la densidad y señales químicas de *Moenkausia dichroua* sobre la actividad y ubicación de las larvas**

En las experiencias realizadas con *M. dichroua* no se observaron diferencias significativas entre las sucesivas réplicas (MANCOVA Wilk's Lambda = 0,744;  $f_{16, 232} = 1,069$ ;  $p = 0,38$ ), indicando que el diseño de nuestro no tuvo influencia sobre el efecto de los tratamientos.

#### Efecto sobre la proporción de larvas activas

El análisis estadístico demostró que la actividad de las larvas fue influenciada significativamente por el efecto de la densidad (ANOVA  $f_{1, 228} = 6,36$ ;  $p = 0,012$ ). Se observó que en las larvas del grupo II (alta densidad) la actividad fue significativamente mayor respecto a las larvas del grupo I (baja densidad) (Figura 4.9).

En las larvas correspondientes al grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre ninguno de los cuatro tratamientos realizados (ANOVA  $f_{3, 112} = 0,01$ ;  $p = 0,99$ ) (Figura 4.9).

En las larvas del grupo II (alta densidad) se observaron diferencias significativas en la proporción de larvas activas entre los tratamientos 1 (antes de introducir el estímulo químico de los predadores) versus 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 4,26$ ;  $p = 0,006$ ) (Tabla 4.18). Se observó que en el tratamiento 1 la proporción de larvas activas fue significativamente mayor respecto a los tratamientos 2 y 4 (Figura 4.9).

Tabla 4.18: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias significativas entre los cuatro tratamientos realizados en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad) expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*. Alfa= 0,05.

Tratamientos	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
A.E. ~ 45 min	10,869	3,164	2,607	0,011	Sí
A.E. ~ 15 min	10,253	2,985	2,607	0,018	Sí
A.E. ~ 30 min	8,112	2,362	2,607	0,090	No
30 min ~ 45 min	2,757	0,803	2,607	0,853	No
30 min ~ 15 min	2,141	0,623	2,607	0,924	No
15 min ~ 45 min	0,616	0,179	2,607	0,998	No

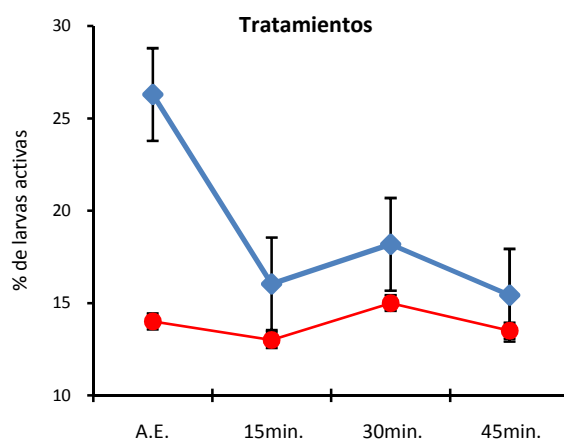


Figura 4.9: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Moenkausia dichroua* sobre la actividad en larvas de *Scinax nasicus* ( — baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

### Efecto sobre la ubicación de las larvas en los diferentes cuadrantes

En las larvas del grupo I (baja densidad) no se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de introducir el estímulo de los predadores) (ANOVA  $f_{3, 116} = 0,89$ ;  $p = 0,44$ ).

En las larvas del grupo I se observaron diferencias significativas en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en los tratamientos 2 (15 minutos posteriores a la introducción del estímulo) (ANOVA  $f_{3, 116} = 8,30$ ;  $p = 0,0001$ ), 3 (30 minutos posteriores a

la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 10,98$ ;  $p = 0,0001$ ) y 4 (45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico) (ANOVA  $f_{3, 116} = 8,62$ ;  $p = 0,0001$ ) (Figura 4.10).

En las larvas del grupo I se observó que a los 15 minutos posteriores a la introducción del estímulo de los predadores, la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 4 (Figura 4.10, Tabla 4.19).

Tabla 4.19: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
4 ~ 2	23,021	4,730	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 3	18,000	3,699	2,607	0,002	Sí
4 ~ 1	15,243	3,132	2,607	0,012	Sí
1 ~ 2	7,777	1,598	2,607	0,384	No
1 ~ 3	2,757	0,566	2,607	0,942	No
3 ~ 2	5,021	1,032	2,607	0,731	No

En las larvas del grupo I, a los 30 minutos posteriores de la introducción del estímulo químico de *Belostoma elongatum*, se observó una menor proporción de larvas en el cuadrante 2 (Figura 4.10, Tabla 4.20).

Tabla 4.20: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
4 ~ 2	24,132	5,281	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 1	11,000	2,407	2,607	0,081	No
4 ~ 3	3,366	0,737	2,607	0,882	No
3 ~ 2	20,766	4,544	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 1	7,634	1,670	2,607	0,344	No
1 ~ 2	13,132	2,874	2,607	0,025	Sí

En las larvas del grupo I, a los 45 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico, se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en el cuadrante 3 (Figura 4.10, Tabla 4.21).

Tabla 4.21: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 4 (45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroua*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo I (baja densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	<i>p</i>	Significativo
3 ~ 2	21,000	4,815	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 1	16,500	3,783	2,607	0,001	Sí
3 ~ 4	11,000	2,522	2,607	0,062	No
4 ~ 2	10,000	2,293	2,607	0,106	No
4 ~ 1	5,500	1,261	2,607	0,589	No
1 ~ 2	4,500	1,032	2,607	0,731	No

En larvas del grupo II se observaron diferencias significativas en la ubicación de larvas por cuadrante en los cuatro tratamientos realizados, antes de introducir las señales químicas de los predadores (ANOVA  $f_{3, 116} = 10,64$ ;  $p = 0,0001$ ), a los 15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas (ANOVA  $f_{3, 116} = 34,75$ ;  $p = 0,0001$ ), a los 30 minutos posteriores a la introducción del estímulo del predador (ANOVA  $f_{3, 116} = 7,85$ ;  $p = 0,0001$ ) y a los 45 minutos posteriores a la introducción de señales químicas de *Moenkausia dichroua* (ANOVA  $f_{3, 116} = 9,61$ ;  $p = 0,0001$ ). En los cuatro tratamientos realizados se observó que la mayor proporción de larvas se ubicó en los cuadrantes 3 y 4 (Figura 4.10, Tablas 4.22, 4.23, 4.24, 4.25).

Tabla 4.22: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 1 (antes de la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
3 ~ 2	15,429	4,958	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 1	13,933	4,477	2,607	0,000	Sí
3 ~ 4	6,165	1,981	2,607	0,201	No
4 ~ 2	9,264	2,977	2,607	0,018	Sí
4 ~ 1	7,768	2,496	2,607	0,066	No
1 ~ 2	1,496	0,481	2,607	0,963	No

Tabla 4.23: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 2 (15 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
4 ~ 1	26,385	8,166	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 2	24,609	7,616	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 3	4,928	1,525	2,607	0,426	No
3 ~ 1	21,457	6,641	2,607	0,0001	Sí
3 ~ 2	19,681	6,091	2,607	0,0001	Sí
2 ~ 1	1,776	0,550	2,607	0,946	No

Tabla 4.24: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 3 (30 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroura*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
4 ~ 2	12,278	4,771	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 1	7,592	2,950	2,607	0,020	Sí
4 ~ 3	5,343	2,076	2,607	0,167	No
3 ~ 2	6,935	2,695	2,607	0,040	Sí
3 ~ 1	2,249	0,874	2,607	0,818	No
1 ~ 2	4,686	1,821	2,607	0,269	No

Tabla 4.25: Test *a posteriori* (Tukey) correspondiente al ANOVA realizado para determinar diferencias en la ubicación de las larvas entre cuadrantes en el tratamiento 4 (45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Moenkausia dichroua*) en larvas de *Scinax nasicus* pertenecientes al grupo II (alta densidad). Alfa= 0,05.

Cuadrantes	Diferencia	Diferencia estandarizada	Valor crítico	$p$	Significativo
4 ~ 1	15,242	5,114	2,607	0,0001	Sí
4 ~ 2	10,548	3,539	2,607	0,003	Sí
4 ~ 3	5,705	1,914	2,607	0,228	No
3 ~ 1	9,537	3,200	2,607	0,009	Sí
3 ~ 2	4,843	1,625	2,607	0,369	No
2 ~ 1	4,694	1,575	2,607	0,397	No

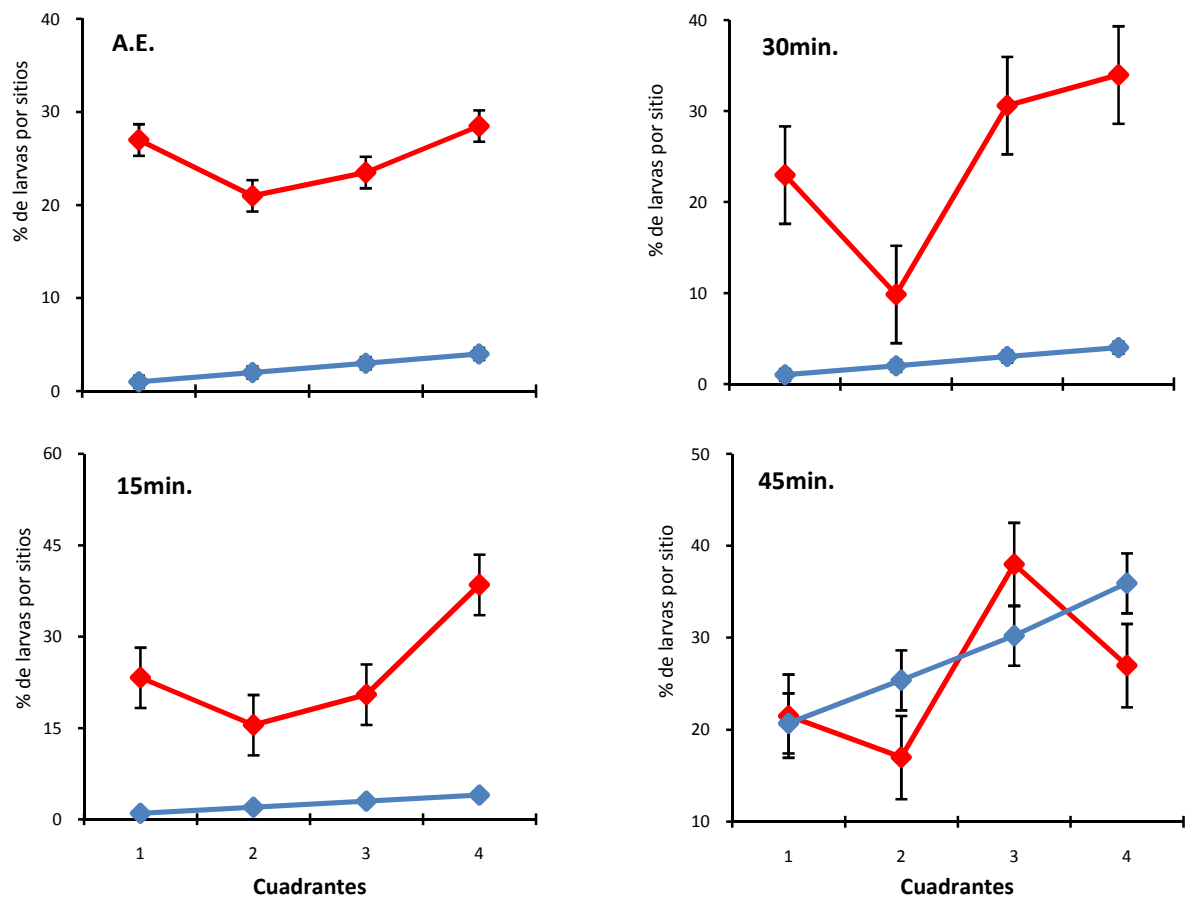


Figura 4.10: Efecto de la interacción entre la densidad y las señales químicas de *Moenkausia dichroua* sobre la actividad en larvas de *Scinax nasicus* (— baja densidad, — alta densidad). A.E. = antes de introducir el estímulo de los predadores.

## DISCUSIÓN

### **Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre la actividad de las larvas**

En este trabajo se investigó el efecto de la densidad sobre el comportamiento de las larvas desde dos perspectivas: en primera instancia, analizando cambios en la actividad considerando el tamaño del grupo en general (baja densidad versus alta densidad) sin incidencia de los tratamientos realizados y, en segundo lugar, registrando los cambios inducidos por los tratamientos (señales de predadores) en cada grupo de individuos.

En el primer caso se observó que la densidad influye de manera diferencial en las especies consideradas, siendo algunas de ellas más susceptibles a los cambios en el tamaño del grupo. En el caso de *Physalaemus albonotatus*, las larvas expuestas a señales de *Moenkausia dichroua* mostraron un incremento de la actividad cuando la densidad fue alta. En cambio, en las larvas de *Rhinella schneideri* el efecto de la densidad no tendría influencia sobre el comportamiento (actividad) de los individuos. Sin embargo, este factor pareciera ser mas importante en larvas de *Scinax nasicus*, ya que tanto en las experiencias realizadas con *Moenkausia dichroua* como con *Belostoma elongatum* se observó un incremento en la proporción de larvas activas cuando la densidad fue mayor.

Estos cambios observados en el nivel de actividad a densidades altas pueden ser claramente explicados si se considera la competencia intraespecífica por el espacio disponible, así como por los recursos consumibles (Kehr 1987).

En segundo término se consideró el efecto de los predadores, en función de la densidad, sobre la actividad de las larvas. En este caso se observó que tanto en las larvas de *Rhinella schneideri* como en las de *Scinax nasicus*, los individuos mostraron cambios en el nivel de actividad al estar expuestos a señales de predadores cuando la densidad fue mayor, sin observarse cambios en el comportamiento de estas especies cuando se encontraron a bajas densidades. *Physalaemus albonotatus*, en cambio, respondió al estímulo de señales de predadores invertebrados (*Belostoma elongatum*) cuando se encontró en bajas densidades, no observándose cambios en el comportamiento de las larvas cuando se encontraban en altas densidades o al estar expuestas a *Moenkausia dichroua*. Estos resultados contrastan con la mayoría de los trabajos previos, los que plantean que hay una inversión en el comportamiento de defensa cuando la competencia



es menor (Perotti *et al.* 2006, Stav *et al.* 2007, Teptlisky y Laurila 2007, Jara y Perotti 2010). En este estudio no se observó un comportamiento defensivo en larvas expuestas a bajas densidades, ya que no se registraron diferencias en la proporción de larvas activas antes y después de introducir la señal química de los predadores.

Sin embargo, se observó que las larvas que se encuentran en grupos mas grandes muestran un comportamiento mas aventurado; esto puede deberse a que la presencia de un mayor número de coespecíficos diluiría o reduciría el riesgo de predación (Spieler 2005), o el sólo incremento en el número de competidores potenciales puede, así mismo, influenciar la actividad (Griffiths y Foster 1998). Por ejemplo, Relyea (2004) observó que la actividad de *Rana sylvatica* en presencia de predadores odonatos se incrementó a medida que aumentaba la densidad de coespecíficos.

Por otro lado se espera que las larvas reduzcan la actividad ante la presencia de predadores. En este caso se observó que las larvas de *Rhinella schneideri* expuestas a *Moenkausia dichrourea* y las de *Scinax nasicus* expuestas a *Belostoma elongatum* aumentaron el nivel de actividad a los 15 minutos posteriores a la introducción el estímulo químico, en tanto *Physalaemus albonotatus* aumentó la actividad recién a los 45 minutos posteriores a la introducción de las señales químicas de *Belostoma elongatum*. El único caso en el que se observó una reducción del nivel de actividad fue en las larvas de *Scinax nasicus* en respuesta a las señales químicas de *Moenkausia dichrourea*. Estas diferencias en las respuestas pudieron deberse al hecho que las larvas reducen la actividad sólo ante la presencia de un predador eficaz, lo cual ha sido observado en otros estudios con larvas de *Rhinella spinulosa*, *Pleurodema thaul*, *Pleurodema bufoninum*, *Bufo viridis* y *Bufo arenarum* (Perotti *et al.* 2006, Stav *et al.* 2007, Jara y Perotti 2010).

En este caso, el aumento de la actividad en los individuos expuestos a *Belostoma elongatum* pudo deberse al hecho que las larvas trataban de alejarse de la zona de riesgo, aunque es sabido que un aumento en la actividad incrementa la probabilidad de encuentro con los predadores *site-and-wait* (Jara y Perotti 2010). Sin embargo, en este caso los individuos de *Belostoma elongatum* son predadores de gran tamaño que necesitan que la presa alcance cierta dimensión para poder ser capturada, y en este estudio las larvas no alcanzaban todavía el tamaño necesario como para incrementar su vulnerabilidad ante éste predador específico. Por lo tanto, el aumento de la actividad

observado en las larvas estaría indicando que los cambios en el comportamiento pueden ser una respuesta adaptativa al tamaño.

En cambio en *Rhinella schneideri* ocurre lo opuesto, ya que las larvas en el estadio de desarrollo estudiado tienen mayor tamaño que los predadores (*Moenkausia dichroua*), reduciendo de esta forma su probabilidad de captura.

En el caso de las larvas de *Scinax nasicus*, los individuos de *Moenkausia dichroua* representan un predador muy eficaz en esta etapa de desarrollo, siendo las larvas muy susceptibles a la captura; por lo tanto es entendible que en este caso se haya observado una disminución del nivel de actividad a los 15 minutos posteriores a la introducción del estímulo químico, manteniéndose este comportamiento hasta los 45 minutos. La variación en el comportamiento observado en las larvas estaría indicando que podría existir una relación entre el nivel de actividad y el grado de eficacia de los predadores.

#### **Efecto de la densidad y señales químicas de predadores sobre la ubicación de las larvas**

Los resultados del presente trabajo mostraron que existe un comportamiento diferencial en las larvas respecto a la disposición que adoptan frente a la presencia de señales químicas de predadores.

Las larvas de *Physalaemus albonotatus* expuestas a señales de *Belostoma elongatum* mostraron una tendencia a mantenerse agrupadas, tanto cuando se encontraron a bajas como a altas densidades. Sin embargo, en las larvas del grupo I (baja densidad) existió una tendencia a alejarse de la zona de riesgo a los 15 minutos posteriores a la introducción del estímulo del predador, regresando a la zona de peligro a los 30 minutos, pero manteniéndose agrupadas a través de toda la experiencia. En cambio, en el grupo II (alta densidad) el alejamiento del cuadrante 1 (zona de riesgo) se mantiene hasta los 45 minutos posteriores.

En la experiencia realizada con señales químicas de *Moenkausia dichroua*, en las larvas de esta misma especie (*Physalaemus albonotatus*) se observó que, cuando la densidad fue baja, los individuos se mantuvieron juntos antes de introducir el estímulo químico. Sin embargo, existió una tendencia a la dispersión en las larvas a partir de los 15 minutos posteriores, la cual se mantuvo hasta los 45 minutos. En cambio, cuando la densidad fue alta, se alejaron de la zona de peligro a los 15 minutos posteriores a la

introducción de señales químicas del predador, regresando al mismo lugar a los 30 minutos siguientes.

Esta tendencia hacia una fuerte agregación es característica en larvas del género *Bufo* (*Rhinella*) (Kehr 1994, Kehr y Marangoni 1999). Por su parte, Jara y Perotti (2006) observaron que las larvas de *Bufo spinulosus* producen agregaciones en las zonas superficiales de las charcas sin vegetación cuando *Belostoma elongatum* está ausente. Sin embargo, nunca fue observado un comportamiento gregario, con esas características, en larvas de *Physalaemus albonotatus*.

En el caso de *Rhinella schneideri* se observó que, cuando se encontraron tanto a altas como a bajas densidades, las larvas no reflejaron diferencias en la disposición antes de introducir el estímulo químico; sin embargo, mostraron una disposición agregada, pero sin alejarse de la zona de riesgo a los 15 minutos posteriores. Kehr (1994) observó, en condiciones naturales, una marcada tendencia a la agregación en larvas de *Bufo paracnemis* (*Rhinella schneideri*) en estadios tempranos del desarrollo, la cual va migrando hacia una tendencia dispersiva a medida que transcurre el tiempo de desarrollo de las larvas. Como estas experiencias se realizaron en estadios tempranos de desarrollo, la tendencia a la agregación observada puede ser característica de la especie y no una respuesta a la presencia de predadores, ya que no se observó un alejamiento del cuadrante 1 (zona de riesgo).

Las larvas de *Scinax nasicus*, en presencia de señales químicas de *Belostoma elongatum*, mostraron una tendencia al agrupamiento en larvas pertenecientes al grupo I (baja densidad). Sin embargo, en los individuos del grupo II (alta densidad), a los 15 minutos posteriores de la introducción del estímulo químico no existieron diferencias significativas entre cuadrantes, indicando una tendencia a la dispersión.

Cuando las larvas de esta misma especie (*Scinax nasicus*) estuvieron expuestas a señales químicas de *Moenkausia dichroua*, se mantuvieron agregadas pero se alejaron de la zona de riesgo luego de la introducción del estímulo químico. Estos resultados coinciden con los expuesto por Benard (2006) y Awan y Smith (2007) en respuesta a la presencia de peces, ya que las larvas de *Pseudacris regilla* y *Rana sylvatica* mostraron un alejamiento de la zona donde se introdujeron señales químicas de peces.

Si bien la tendencia a la agregación observada en larvas de *Physalaemus albonotatus* y *Scinax nasicus* puede ser confundidas con el mero alejamiento de la zona de peligro, en este caso, se registró que dicha tendencia se mantuvo durante el tiempo que duró la experiencia. Por lo tanto se podría considerar que las larvas de estas especies, en estadios tempranos del desarrollo, mostraron una predisposición a agruparse en respuesta a la presencia de señales químicas de predadores.

Las tendencias observadas en la disposición de las larvas en función del sitio donde se introduce el estímulo estarían indicando que el comportamiento de los individuos podría variar en función del tipo de predador.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMS P.A. 1991. Life history and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology* 72: 1242–1252.
- ABRAMS P.A. y M. VOS. 2003. Adaptation, density dependence and the responses of trophic level abundances to mortality. *Evol. Ecol. Res.* 5: 1113–1132.
- ANHOLT B.R. y E.E. WERNER. 1998. Predictable changes in predation mortality as a consequence of changes in food availability and predation risk. *Evol. Ecol.* 12: 729–738.
- AWAN R.A. y G.R. SMITH. 2007. The effect of group size on the responses of wood frog tadpoles to fish. *Am. Mid. Nat.* 158: 79–84.
- BLACK A.R. 1993. Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: Life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnol. Oceanogr.* 38: 986–996.
- BENARD M.F. 2006. Survival trade-offs between two predator-induced phenotypes in pacific treefrogs (*Pseudacris regilla*). *Ecology* 87: 340–346.
- BOHLIN T. y J.I. JOHNSON. 2004. A model of foraging activity and group size: can the relative importance of predation risk dilution and competition be evaluated experimentally? *Anim. Behav.* 68: F1–F5.
- BOLNICK D.I. y E.L. PREISSER. 2005. Resource competition modifies the strength of trait-mediated predator-prey interactions: a meta-analysis. *Ecology* 86: 2771–2779.
- BRONMARK C. y J.G. MINER. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in Crucian Carp. *Science* 258: 1348–1350.
- BUTLER M.J. 1988. In situ observations of bluegill (*Lepomis macrochirus* Raf.) foraging behavior: the effects of habitat complexity, group size, and predators. *Copeia* 1988: 939–944.
- CHASE J.M. 1999. To grow or to reproduce? The role of life-history plasticity in food web dynamics. *Am. Nat.* 154: 571–586.
- CIPOLLINI D. 2004. Stretching the limits of plasticity: can a plant defend against both competitors and herbivores? *Ecology* 85: 28–37.
- CROWL T.A. y A.P. COVICH. 1990. Predator-induced life-history shifts in a freshwater snail. *Science* 247: 949–951.
- DOWNES S. y A.M. HOEFER. 2004. Antipredatory behavior in lizards: interactions between group size and predation risk. *Anim. Behav.* 67: 485–492.
- FAIRBANKS B. y F.S. DOBSON. 2007. Mechanisms of the group-size effect on vigilance in Columbian ground squirrels: dilution versus detection. *Anim. Behav.* 73: 115–123.
- FRASER D.J. y J.F. GILLIAM. 1987. Feeding under predation hazard: response of the guppy and Hart's rivulus from sites with contrasting predation hazard. *Behav. Ecol. Socio.* 21: 203–209.
- GOSNER K.L. 1960. A simplified table for staging anurans embryos and larvae with notes of identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- GRIFFITHS R.A. y J.P. FOSTER. 1998. The effect of social interactions on tadpole activity and growth in the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *B. calamita*, and *Rana temporaria*). *J. Zool.* 245: 431–437.

- GUREVITCH J., J.A. MORRISON y L.A. HEDGES. 2000. The interaction between competition and predation: a metaanalysis of field experiments. *Am. Nat.* 155: 435–453.
- JARA F.G. y M.G. PEROTTI. 2006. Variación ontogenética en la palatabilidad de los renacuajos de *Bufo spinulosus papillosus* Philippi, 1902 (Anura, Bufonidae). *Cuad. Herpetol.* 19: 37–42.
- JARA F. y M.G. PEROTTI. 2010. Risk of predation and behavioral response in three anuran species: influence of tadpole size and predator type. *Hydrobiologia* 644: 313–324.
- KEHR A.I. 1987. Crecimiento individual en larvas de *Hyla pulchella pulchella* y *Bufo fernandezae* en condiciones controladas de coexistencia y densidad (Amphibia Anura). *Cuad. Herpetol.* 3: 1–6.
- KEHR A.I. 1994. Patrones de dispersión espacio-temporales y su influencia en la biología larval de *Bufo arenarum* (Amphibia: Anura). *Neotrópica* 40: 35–40.
- KEHR A.I. y F. MARANGONI. 1999. Variación intrapoblacional en el crecimiento y tamaño en la metamorfosis de *Bufo paracnemis*, bajo condiciones naturales. *Neotrópica* 45: 63–68.
- LARDNER B. 2000. Morphological and life history response to predators in larvae of seven anurans. *Oikos* 88: 169–180.
- LEIBOLD M. y A.J. TESSIER. 1991. Contrasting patterns of body size for *Daphnia* species that segregate by habitat. *Oecologia* 86: 342–348.
- McNAMARA J.M. y A.I. HOUSTON. 1987. Starvation and predation as factors limiting population size. *Ecology* 68: 1515–1519.
- NICIEZA A.G. 1999. Context-dependent aggregation in common frog *Rana temporaria* tadpoles: influence of developmental stage, predation risk and social environment. *Funct. Ecol.* 13: 852–858.
- PEACOR S.D. 2003. Phenotypic modifications to conspecific density arising from predation risk assessment. *Oikos* 100: 409–415.
- PEROTTI M.G., L.A. FITZGERALD, L. MORENO y M. PUETA. 2006. Behavioral responses of *Bufo arenarum* tadpoles to odonate naiad predation. *Herpetol. Conserv. Biol.* 1: 117–120.
- PIGLIUCCI M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Johns Hopkins University Press, Maryland. 287 pp.
- RELYEA R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82: 523–540.
- RELYEA R.A. 2002. Competitor-induced plasticity in tadpoles: Consequences, cues, and connections to predator-induced plasticity. *Ecol. Monogr.* 72: 523–540.
- RELYEA R.A. 2004. Fine-tuned phenotypes: tadpole plasticity under 16 combinations of predators and competitors. *Ecology* 85: 172–179.
- ROBERTS G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Anim. Behav.* 51: 1077–1086.
- SKELLY D.K. 1994. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. *Anim. Behav.* 48: 465–468.
- SKELLY D.K. 1996. Pond drying, predators and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996: 599–605.

- SKELLY D.K. 1997. Tadpole communities. *Am. Sci.* 85: 36–45.
- SCHMIDT B.R. y J. VAN BUSKIRK. 2004. A comparative analysis of predator-induced plasticity in larval *Triturus newts*. *J. Evol. Biol.* 18: 415–425.
- SPIELER M. 2003. Risk of predation affects aggregation size: a study with tadpoles of *Phrynomantis microps* (Anura: Microhylidae). *Anim. Behav.* 65: 179–184.
- SPIELER M. 2005. Can aggregation behaviour of *Phrynomantis microps* tadpoles reduce predation risk? *Herpetol. J.* 15: 153–157.
- SPITZE K. 1991. Chaoborus predation and life-history evolution in *Daphnia pulex*: temporal patterns of population diversity, fitness, and mean life history. *Evolution* 45: 82–92.
- STAV G., B.P. KOTLER y L. BLAUSTEIN. 2007. Direct and indirect effects of dragonfly (*Anax imperator*) nymphs on green toad (*Bufo viridis*) tadpoles. *Hydrobiologia* 579: 85–93.
- STEARNS S.C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39: 436–251.
- TEPLITSKY C. y A. LAURILA. 2007. Flexible defense strategies: competition modifies investment in behavioral vs. morphological defenses. *Ecology* 88: 1641–1646.
- TEPLITSKY C., H. PIHA, A. LAURILA y J. MERILA. 2005. Common pesticide increases costs of antipredator defenses in *Rana temporaria* tadpoles. *Environ. Sci. Technol.* 39: 6079–6085.
- VAN BUSKIRK J. 2000. The costs of an inducible defense in anuran larvae. *Ecology* 81: 2813–2821.
- VAN BUSKIRK J. 2002. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *Am. Nat.* 160: 87–102.
- WATT P.J., S.F. NOTTINGHAM y S. YOUNG. 1997. Toad tadpole aggregation behavior evidence for a predator avoidance function. *Anim. Behav.* 54: 865–872.
- WERNER E.E. y B.R. ANHOLT. 1996. Predator-induced behavioral indirect effects: consequences to competitive interactions in anuran larvae. *Ecology* 77: 157–169.

## Capítulo V: Efecto del hidropериодо



### INTRODUCCIÓN

Los factores bióticos tales como competencia interespecífica, composición de la comunidad (Morin 1983), competencia intraespecífica (Kehr 1989, Scott 1990, Kehr y Marangoni 1999) y predación (Fauth y Resetarits 1991, Kehr y Schnack 1991) influyen la supervivencia y el tiempo de metamorfosis en los anfibios. Sin embargo, los factores abióticos pueden ser tan importantes como los anteriores. Entre ellos, uno de los que reviste importancia es el hidropериодо (Semlitsch *et al.* 1996) o sea el tiempo transcurrido entre el llenado y el secado de una charca y otros humedales estacionales.

La tasa de desecación depende de las características geológicas del ambiente (el sustrato) y de factores climáticos tales como la frecuencia de las lluvias y la tasa de evaporación (Newman 1989). En estos hábitats impredecibles, la desecación es probablemente el factor ambiental más importante que afecta la supervivencia de los organismos, y las especies que se reproducen en tales hábitats tienen diversos rasgos evolutivos que les permite un desarrollo exitoso.

Dentro de los cambios que ocurren en ambientes efímeros, el más remarcable es la pérdida de agua, la cual produce severas consecuencias, incluyendo un incremento en la densidad de la población, reducción en la cantidad de alimento y un incremento en la temperatura del agua (Wilbur 1990, Kehr 1994). En organismos con ciclos de vida complejos, la aceleración del desarrollo larval en charcas que se secan es un clásico ejemplo de plasticidad adaptativa (Newman 1992, Gotthard y Nylin 1995) ya que, cuando un hábitat acuático se seca, muchos individuos que habitan la charca se enfrentan con una mortalidad catastrófica (Newman 1992). Los estudios experimentales (Wilbur 1987) y de observación (Semlitsch *et al.* 1996) sugieren que el hidropериодо puede tener un



efecto mas allá de los individuos por determinar la composición de la comunidad a través de la mediación de factores bióticos (por ejemplo- competencia intra- e interespecífica y predación).

Sin embargo, la pérdida de agua está asociada con cambios en otros atributos ecológicos importantes, incluyendo la temperatura (Newman 1989, 1992, Tejedo y Reques 1994) y la cantidad de alimento (Newman 1994). En particular, la temperatura del agua ha sido reconocida como un importante factor que afecta los patrones de desarrollo, porque en charcas pequeñas que se secan, la temperatura media es alta y la variación diaria es mayor que en grandes charcas permanentes (Newman 1989, Tejedo y Reques 1994). La temperatura, por otro lado, está fuertemente asociada con la cantidad de agua que hay en los ambientes temporarios; la pérdida de agua puede causar una elevación en la temperatura media y un incremento en la variación termal diaria en los cuerpos de agua (Wilbur 1990).

Los hábitats acuáticos temporarios son usados con frecuencia por muchos anfibios como sitios nupciales por sus características de alta productividad primaria (Wassersug 1975) y poca presencia de predadores, ya que los peces y otras especies requieren hábitats acuáticos relativamente más permanentes (Heyer *et al.* 1975, Woodward 1983).

Muchas especies de anfibios se crían en charcas temporarias que se llenan en forma esporádica por lluvia y luego se secan a diferentes tasas. Estas especies tienden a tener cortos periodos de desarrollo comparado con otras que se reproducen en ambientes más permanentes (Denver 1997). El beneficio de acelerar el desarrollo cuando una charca se seca es claro, pero debe haber también un costo; de otra forma es probable que la selección natural acelerare la fase larval haciéndola redundante. Las larvas de anfibios que se desarrollan en ambientes temporarios muestran una tendencia a reducir el tiempo de desarrollo migrando rápido hacia el ambiente terrestre, evitando así los constantes cambios en los factores bióticos y abióticos característicos de los cuerpos de agua temporarios (Duellman y Trueb 1986).

Efectivamente, la aceleración del desarrollo en charcas de corta duración está asociada con un tamaño pequeño durante la metamorfosis; esto puede afectar en forma negativa la supervivencia de los juveniles y los sucesos reproductivos en los adultos (Smith 1987, Semlitsch *et al.* 1988). En las hembras, un tamaño pequeño en el adulto está

relacionado con una baja fecundidad (Banks y Beebee 1986), mientras que en los machos el menor tamaño puede reducir la habilidad en la competencia para el acceso a las hembras durante la estación reproductiva (Ryan 1980, Reading y Clarke 1983).

Algunos trabajos sugieren el posible efecto de la temperatura en la duración del periodo larval en anuros en ambientes temporarios (Crump 1989, Newman 1989), en tanto Loman (2002) detectó un efecto significativo de la temperatura en el tiempo de desarrollo de *Rana arvilis* y *R. temporaria*, refiriéndose a dicha variable como la más importante para determinar el tiempo de desarrollo de las larvas de estas especies. Sin embargo, Brady y Griffiths (2000) han sugerido que el crecimiento y desarrollo está influenciado por diferentes factores ambientales, tales como la temperatura, que promueve el desarrollo de las larvas, mientras que los cambios en el volumen de agua determinarían el tamaño del cuerpo.

Las experiencias desarrolladas en el curso de este trabajo se realizaron con el objetivo de determinar la influencia del hidroperiodo sobre el periodo larval, teniendo en cuenta el tiempo de desarrollo y el tamaño del cuerpo de las larvas. Se espera que las larvas aceleren la tasa de desarrollo cuando el volumen de agua disminuye y lo retrasen cuando el volumen de agua se restituye.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Diseño experimental:**

Las experiencias se realizaron en condiciones de mesocosmos con larvas de *Physalaemus albonotatus* y *Rhinella schneideri*. Las mismas se llevaron a cabo en tanques con 500 litros de capacidad (88 cm de diámetro x 90 cm de altura). El diseño experimental consistió de cuatro tratamientos que fueron replicados tres veces obteniendo un total de 12 unidades experimentales. En cada uno de los tanques se colocaron 300 larvas. Los tratamientos se diseñaron de la siguiente manera: tres tanques se mantuvieron constantes con 300 l de agua (tratamiento 1); tres tanques se mantuvieron constantes con 150 l (tratamiento 2); en tres tanques se inició la experiencia con 300 l y se disminuyó la cantidad de agua gradualmente hasta llegar a 150 l (tratamiento 3); en otros tres

tanques se partió de un volumen inicial de 150 l y se agregó gradualmente agua hasta alcanzar los 300 l (tratamiento 4) (Esquema 5.1). La temperatura se registró mediante *data logger* colocados en los tanques N° 5 (300 l constantes) y N° 7 (150 l constantes), los cuales fueron programados para registrar la temperatura del agua cada una hora a lo largo de todo el tiempo que duró la experiencia.

Se registraron las condiciones fisicoquímicas del agua: conductividad 81,3 +- 1 ms/cm, pH 8,75 +- 1, oxígeno disuelto 7,01+- 1 ppm. Como así también la composición de algas que coloniza los tanques, la cual consistió en Cianobacterias (*Leptolyngbya*), Chlorophytas (*Cosmarium*, *Chlorelas*), Euglenophytas (*Euglena*, *Trachelomonz*) y Dinophytas.

Esquema 5.1: Diseño experimental básico para todas las experiencias realizadas con larvas de anfibios indicando los tratamientos y las réplicas respectivas consideradas.

Tanques de 500 l	Tratamientos			
	Volumen constante		Volumen variable	
	300 l	150 l	300 l ↓	150 l ↑
Nº de larvas por recipiente	300	300	300	300
Nº de réplicas	3	3	3	3
Total de larvas por tratamiento	900	900	900	900
Total de larvas por experiencia	3600			

Debido a que *Physalaemus albonotatus* es una especie que se desarrolla principalmente en ambientes temporarios, las larvas presentan un corto periodo de desarrollo, lo cual les permite reducir el tiempo de duración de los estadios larvales; por lo tanto en esta especie la experiencia tuvo una duración de 15 días. Las larvas fueron colocadas en los tanques y se dejaron aclimatar durante dos días, luego se extrajeron 15 litros de agua de tres tanques para simular la desecación y se agregaron 15 litros de agua en los tres tanques correspondientes para simular la caída de lluvia y producir el aumento del volumen. Este procedimiento se realizó durante cinco días consecutivos, dejando transcurrir otra vez dos días de aclimatación, repitiendo la mecánica durante otros cinco días consecutivos. Las larvas fueron fijadas a los quince días de iniciada la experiencia.

*Rhinella schneideri*, por su parte, es una especie que presenta ciclos larvales más prolongados, debido probablemente a una mayor flexibilidad en cuanto a selección de hábitat se refiere, pudiendo reproducirse tanto en ambientes semipermanentes como permanentes. Por lo tanto, el riesgo de desecación al cual está expuesta es menor, razón por la cual la experiencia tuvo una duración de 30 días. Se colocaron las larvas en los tanques y se dejó aclimatar un día. Se extrajeron y se agregaron 15 litros de agua cada tres días (a los tanques correspondientes) a lo largo de toda la duración de la experiencia. Las larvas fueron fijadas a los treinta días.

En estas experiencias no se dejó que las larvas alcanzaran la metamorfosis porque el objetivo principal fue observar modificaciones -tanto en la morfología como en el crecimiento y desarrollo- exclusivamente durante la etapa larval.

### **Análisis estadístico**

El análisis estadístico se realizó sobre una muestra de 20 larvas correspondientes a cada tanque. Se calculó la media para cada muestra, obteniéndose un total de 12 datos para cada una de las 7 variables analizadas.

En primer lugar se realizó un test de normalidad (Shapiro-Wilk) para cada una de las variables a fin de determinar si los datos se ajustan a una distribución normal.

Para analizar el efecto de la variación en el volumen de agua sobre las variables morfológicas, tasa de crecimiento y tasa de desarrollo se realizaron dos MANOVAS (Análisis multivariados de la varianza) de un factor.

Primero se realizó un MANOVA utilizando los tratamientos como factor y las tasas de crecimiento y tasas de desarrollo como variables dependientes. Luego se realizó el mismo análisis utilizando solamente las variables morfológicas; los tratamientos fueron incluidos como factor y las variables morfológicas como dependientes.

Para analizar el efecto de la densidad se consideraron solamente las larvas expuestas a volúmenes constantes de agua (300 l y 150 l). Estos datos fueron analizados mediante un test aleatorio (ANOVA - Análisis de la varianza) utilizando el software EcoSim (Gotelli y Entsminger 2003). El EcoSim realiza repeticiones aleatorias de Monte Carlo para crear "seudo-muestras" y luego estadísticamente compara los patrones de las muestras

aleatorias con los de la matriz real de datos. En este análisis todos los valores de la matriz original fueron reorganizados aleatoriamente 1.000 veces.

Para determinar cuál fue la variación interna de cada variable se calculó el Coeficiente de variación (CV) para cada una de las variables en los tres tratamientos.

## RESULTADOS

### ➤ *Physalaemus albonotatus*

#### **Efecto del volumen de agua sobre la morfología, crecimiento y desarrollo de las larvas**

El test de Shapiro-Wilk mostró que en todas las variables consideradas los datos se ajustaron a una distribución normal (**LC**  $W = 0,95$ ;  $p = 0,65$ ; **LCo**  $W = 0,93$ ;  $p = 0,39$ ; **AC**  $W = 0,93$ ;  $p = 0,43$ ; **ACo**  $W = 0,95$ ;  $p = 0,93$ ; **AMsc**  $W = 0,92$ ;  $p = 0,37$ ). El análisis estadístico multivariado realizado con las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo para determinar el efecto del volumen de agua reflejó que no hay diferencias significativas entre los tratamientos (MANOVA Wilk's Lambda = 0,849;  $f_{6, 14} = 0,199$ ;  $p = 0,972$ ) (Tabla 5.1). Si bien los valores de medias entre tratamientos para cada variable no mostraron diferencias significativas, se observó una tendencia en las respuestas de las larvas, ya que tanto en la tasa de crecimiento como en la tasa de desarrollo se observó que los valores medios más altos se registraron en el tratamiento 3 (descenso en el volumen de agua) y las medias más bajas en el tratamiento 1 (volumen alto constante) (Figura 5.2).

El análisis estadístico multivariado (MANOVA) realizado con las cinco variables morfológicas para determinar el efecto del volumen de agua mostró que no hay diferencias significativas entre ningún tratamiento (MANOVA Wilk's Lambda = 0,177;  $f_{15, 11} = 0,666$ ;  $p = 0,773$ ) (Tabla 5.2). Sin embargo, los valores medios registrados en estas variables reflejaron el mismo patrón señalado en las tasas de crecimiento y desarrollo, ya que en las 5 variables analizadas, los valores de medias más bajas correspondieron al tratamiento 1 (volumen alto constante), mientras que los valores de medias más altos se registraron en larvas pertenecientes al tratamiento 3 (descenso en el volumen de agua) (Figura 5.1).

En este caso, como no se registró ninguna diferencia significativa en el crecimiento de las larvas, no se utilizó ningún método para eliminar el efecto del tamaño de las larvas al analizar las variables morfológicas.

Tabla 5.1: Resultados del MANOVA considerando los tratamientos (factor) y su influencia sobre las variables tasa de crecimiento (TCr) y tasa de desarrollo (TDs) en larvas de *Physalaemus albonotatus*.

<b>Test para el efecto Tratamiento</b>					
<b>Test Univariado F</b>					
Variable	<i>ss</i>	<i>gl</i>	<i>ms</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
<b>TCr</b>	0,004	3, 8	0,001	0,114	0,950
Error	0,084		0,010		
<b>TDs</b>	0,001	3, 8	0,001	0,286	0,834
Error	0,001		0,001		
Test estadístico multivariado: Wilk's Lambda = 0,849; $f_{6, 14} = 0,199$ ; $p = 0,972$					

Tabla 5.2: Resultados del MANOVA considerando los tratamientos (factor) y su influencia sobre las cinco variables morfológicas en larvas de *Physalaemus albonotatus*. (LC = longitud del cuerpo, LCo = longitud de la cola, AC = altura del cuerpo, ACo = altura de la cola, AMsc = altura de la musculatura caudal).

<b>Test para el efecto Tratamiento</b>					
<b>Test Univariado F</b>					
Variable	<i>ss</i>	<i>gl</i>	<i>ms</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
<b>LC</b>	0,111	3, 8	0,037	0,123	0,944
Error	2,408		0,301		
<b>LCo</b>	0,263	3, 8	0,088	0,140	0,933
Error	5,015		0,627		
<b>AC</b>	0,047	3, 8	0,016	0,168	0,915
Error	0,737		0,092		
<b>ACo</b>	0,020	3, 8	0,007	0,111	0,951
Error	0,473		0,059		
<b>AMsc</b>	0,009	3, 8	0,003	0,354	0,788
Error	0,067		0,008		
Test estadístico multivariado: Wilk's Lambda = 0,177; $f_{15, 11} = 0,666$ ; $p = 0,773$					

Los coeficientes de variación presentaron valores bajos para las cinco variables morfológicas analizadas en cada uno de los tratamientos, siendo el mayor porcentaje de variación observado 15,3% correspondiente a la variable **AC** para el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua) (Tabla 5.3). En el caso de las variables **TCr** y **TDs**, se observó que la variación interna en cada tratamiento fue baja para el caso de la tasa de crecimiento, presentando las larvas una mayor variación en la tasa de desarrollo para los cuatro tratamientos correspondiendo el valor más alto 25,42% al tratamiento 4 (incremento del volumen de agua) (Tabla 5.4).

Tabla 5.3: Resultados de los Coeficientes de Variación (CV) en larvas de *Physalaemus albonotatus* para cada una de las variables morfológicas en los cuatro tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua). Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%) (ver abreviaturas en la tabla 5.2).

Tratamientos	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
300 l constante	11,06	9,77	12,44	9,68	11,37
150 l constante	3,44	10,66	0,59	5,17	8,57
300 l en disminución	11,24	12,03	10,12	11,44	10,02
150 l en aumento	15,93	14,62	15,73	14,67	11,84

Tabla 5.4: Resultados de los Coeficientes de variación (CV) en larvas de *Physalaemus albonotatus* para las variables tasa de crecimiento y desarrollo en los cuatro tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua). Los datos se encuentran expresados en porcentaje (%).

Tratamientos	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
300 l constante	11,13	15,82
150 l constante	4,36	22,79
300 l en disminución	7,59	16,31
150 l en aumento	13,08	25,42

**Efecto de la densidad sobre la morfología crecimiento y desarrollo de las larvas**

Los análisis mediante test aleatorios (ANOVAs) realizados para determinar diferencias entre larvas expuestas a diferentes densidades no mostraron diferencias significativas entre ningún tratamiento para ninguna de las variables consideradas (Tabla 5.5 y 5.6). Las larvas expuestas a un volumen de agua constante alto (300 l) -que representó una densidad de una larva por litro de agua- alcanzaron el mismo tamaño y estadio de desarrollo al mismo tiempo (15 días) que las larvas que estuvieron expuestas a un volumen de agua constante bajo (150 l), las cuales representaron una densidad de dos larvas por litro de agua.

Tabla 5.5: Resultados de los análisis aleatorios (ANOVA) realizados en larvas de *Physalaemus albonotatus* para determinar diferencias entre tratamientos con diferentes densidades para cada una de las cinco variables morfológicas (ver abreviaturas en tabla 5.2).

	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
Índice observado	0,219	0,151	0,332	0,390	0,920
Media del índice simulado	1,532	3,304	1,268	1,884	6,338
Varianza del índice simulado	5,383	57,253	1,790	10,356	281,14
P (observado <= esperado)	0,303	0,396	0,413	0,388	0,700
P (observado >= esperado)	0,796	0,712	0,690	0,709	0,394

Tabla 5.6: Resultados de los análisis aleatorios (ANOVA) realizados en larvas de *Physalaemus albonotatus* sobre las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo, utilizando la densidad como tratamientos.

	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
Índice observado	0,297	0,843
Media del índice simulado	1,414	1,823
Varianza del índice simulado	3,837	8,077
P (observado <= esperado)	0,413	0,694
P (observado >= esperado)	0,680	0,402



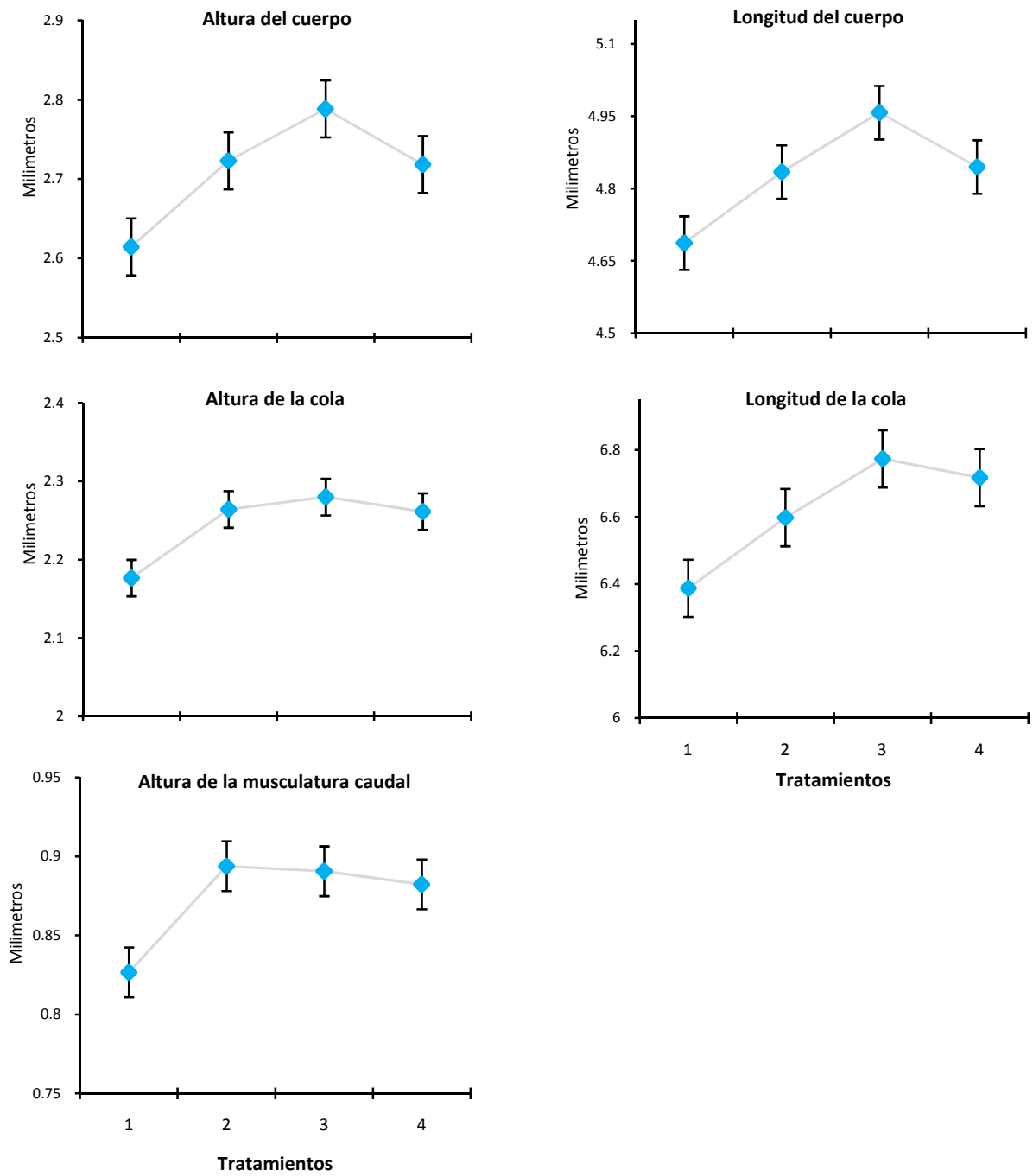


Figura 5.1: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre las variables morfológicas en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

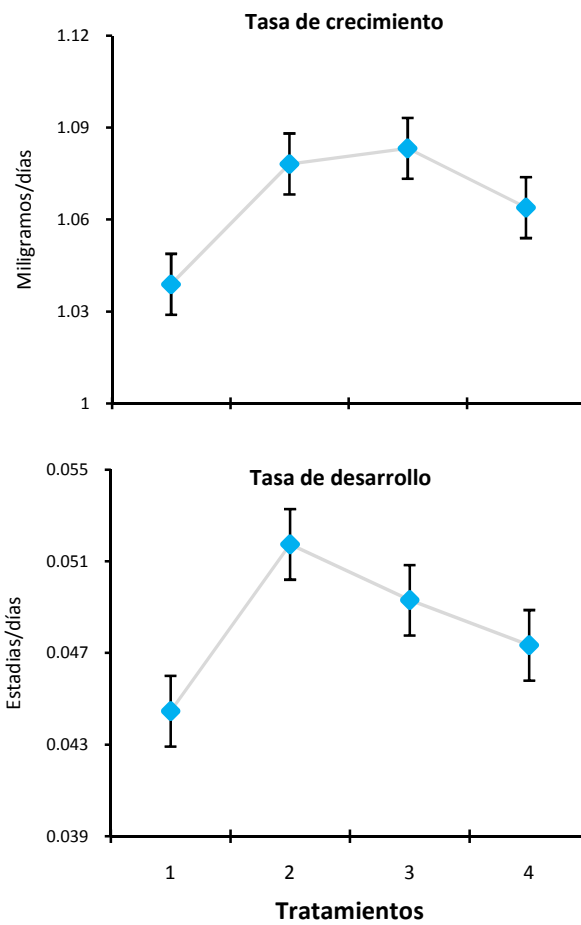


Figura 5.2: Efecto de la variación del volumen de agua sobre las variables tasa de desarrollo y tasa de crecimiento en larvas de *Physalaemus albonotatus*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Las temperaturas registradas en esta experiencia mediante el uso de *data logger* no mostraron diferencias significativas entre tanques con 300 l y 150 l. A su vez, las mínimas diferencias observadas se contraponen a lo esperado, ya que el tanque con mayor profundidad presentó una temperatura promedio superior (51 cm; 23,64°C) respecto al tanque con menor profundidad de agua (21,5 cm; 23,05°C).

➤ ***Rhinella schneideri***

**Efecto del volumen de agua sobre la morfología, crecimiento y desarrollo de las larvas**

El test de normalidad (Shapiro-Wilk) mostró que todas las variables consideradas ajustaron sus datos a una distribución normal (**LC**  $W = 0,97$ ;  $p = 0,92$ ; **LCo**  $W = 0,96$ ;  $p = 0,85$ ; **AC**  $W = 0,94$ ;  $p = 0,60$ ; **ACo**  $W = 0,97$ ;  $p = 0,96$ ; **AMsc**  $W = 0,98$ ;  $p = 0,99$ ). El análisis estadístico multivariado (MANOVA) realizado sobre las variables tasa de crecimiento y desarrollo mostró que no hay diferencias significativas entre ninguno de los cuatro tratamientos (MANOVA Wilk's Lambda = 0,581;  $f_{6, 14} = 0,728$ ;  $p = 0,635$ ) (Tabla 5.7).

Si bien los valores medios entre tratamientos para cada una de las variables no mostraron diferencias significativas, se advirtió cierta tendencia en las respuestas de las larvas ya que en ambas variables se observó que los valores medios más altos se registraron en el tratamiento 1 (volumen alto constante), y las medias más bajas en el tratamiento 4 (incremento en el volumen de agua) (Figura 5.4).

En el caso de las variables morfológicas tampoco se observaron diferencias significativas entre ninguno de los cuatro tratamientos (MANOVA Wilk's Lambda = 0,047;  $f_{15, 11} = 1,518$ ;  $p = 0,241$ ) (Tabla 5.8), esto significó que las larvas expuestas a diferentes regímenes de volúmenes de agua alcanzaron tamaños similares al mismo tiempo. Sin embargo, los valores medios registrados en estas variables mostraron el mismo patrón señalado para las tasa de crecimiento y desarrollo, ya que en las 5 variables morfológicas analizadas los valores de medias más bajas correspondieron al tratamiento 4 (incremento en el volumen de agua), mientras que los valores de medias más altos se registraron en las larvas pertenecientes al tratamiento 1 (volumen alto constante) (Figura 5.3).

En este caso no se eliminó el efecto del tamaño de las larvas del análisis estadístico en la morfología porque no se observaron diferencias significativas en el crecimiento entre larvas de diferentes tratamientos.

Tabla 5.7: Resultados del MANOVA considerando los tratamientos (factores) y su influencia sobre las variables tasa de crecimiento (TCr) y tasa de desarrollo (TDs) en larvas de *Rhinella schneideri*.

<b>Test para el efecto Tratamiento</b>					
<b>Test Univariado F</b>					
Variable	<i>ss</i>	<i>gl</i>	<i>ms</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
<b>TCr</b>	0,012	3, 8	0,004	1,251	0,354
Error	0,025		0,003		
<b>TDs</b>	0,001	3, 8	0,001	0,971	0,452
Error	0,001		0,001		
Test estadístico multivariado: Wilk's Lambda = 0,581; $f_{6, 14} = 0,728$ ; $p = 0,635$					

Tabla 5.8: Resultados del MANOVA considerando los tratamientos (factores) y su influencia sobre las cinco variables morfológicas en larvas de *Rhinella schneideri* (ver abreviaturas en la tabla 5.2).

<b>Test para el efecto Tratamiento</b>					
<b>Test Univariado F</b>					
Variable	<i>ss</i>	<i>gl</i>	<i>ms</i>	<i>f</i>	<i>p</i>
<b>LC</b>	0,560	3, 8	0,87	1,044	0,424
Error	1,430		0,179		
<b>LCo</b>	0,508	3, 8	0,169	0,699	0,580
Error	1,945		0,243		
<b>AC</b>	1,187	3, 8	0,062	1,043	0,425
Error	0,479		0,060		
<b>ACo</b>	0,056	3, 8	0,019	0,281	0,832
Error	0,533		0,067		
<b>AMsc</b>	0,014	3, 8	0,005	1,004	0,440
Error	0,037		0,005		
Test estadístico multivariado: Wilk's Lambda = 0,049; $f_{15, 11} = 1,518$ ; $p = 0,241$					

Los coeficientes de variación presentaron valores bajos para las cinco variables morfológicas analizadas, en cada uno de los tratamientos, siendo el mayor porcentaje de variación igual a 10,30% correspondiente a la variable **ACo** para el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua) (Tabla 5.9). En el caso de las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo, se observó que la variación interna en cada tratamiento fue baja para el caso de la **TCr**, presentando las larvas una mayor variación en la tasa de desarrollo para los cuatro tratamientos correspondiendo el valor mas alto 34,97% al tratamiento 4 (incremento del volumen de agua) (Tabla 5.10).

Tabla 5.9: Resultados de los Coeficientes de Variación (CV) en larvas de *Rhinella schneideri* para cada una de las variables morfológicas en los cuatro tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua). Los datos se encuentran expresados en porcentajes (%).

Tratamientos	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
300 l constante	6,50	6,47	7,37	7,43	5,36
150 l constante	1,72	1,44	1,13	4,08	2,23
300 l en disminución	6,56	5,29	5,67	8,64	4,84
150 l en aumento	10,14	9,45	9,02	10,30	9,51

Tabla 5.10: Resultados de los Coeficientes de variación (CV) en larvas de *Rhinella schneideri* para las variables tasa de crecimiento y desarrollo en los cuatro tratamientos. La mayor variación interna se observó en el tratamiento 4 (incremento del volumen de agua). Los datos se encuentran expresados en porcentaje (%).

Tratamientos	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
300 l constante	5,03	19,17
150 l constante	1,06	13,78
300 l en disminución	4,40	26,70
150 l en aumento	7,29	34,97

**Efecto de la densidad sobre la morfología, el crecimiento y desarrollo de las larvas**

Los análisis mediante test aleatorios (ANOVAs) realizados para determinar diferencias entre larvas expuestas a diferentes densidades no mostraron diferencias significativas entre ningún tratamiento para ninguna de las variables consideradas (Tablas 5.11 y 5.12). Las larvas expuestas a un volumen de agua constante alto (300 l) -que representó una densidad de una larva por litro de agua- alcanzaron el mismo tamaño y estadio de desarrollo al mismo tiempo (30 días) que las larvas que estuvieron expuestas a un volumen de agua contante bajo (150 l), las cuales representaron una densidad de dos larvas por litro de agua.

Tabla 5.11: Resultados de los análisis aleatorios (ANOVA) realizados en larvas de *Rhinella schneideri* para determinar diferencias entre tratamientos con diferentes densidades para cada una de las cinco variables morfológicas (ver abreviaturas en la tabla 5.2).

	LC	LCo	AC	ACo	AMsc
Índice observado	2,043	0,568	1,756	0,431	1,823
Media del índice simulado	1,074	1,110	1,061	1,291	1,241
Varianza del índice simulado	0,411	0,487	0,313	2,043	1,874
P (observado <= esperado)	1,000	0,180	0,899	0,400	0,902
P (observado >= esperado)	0,205	0,911	0,195	0,693	0,191

Tabla 5.12: Resultados de los análisis aleatorios (ANOVA) realizados para las variables tasa de crecimiento y tasa de desarrollo en larvas de *Rhinella schneideri* utilizando la densidad como tratamientos.

	Tasa de crecimiento	Tasa de desarrollo
Índice observado	3,057	0,495
Media del índice simulado	1,134	1,355
Varianza del índice simulado	0,782	3,188
P (observado <= esperado)	1,000	0,405
P (observado >= esperado)	0,104	0,682

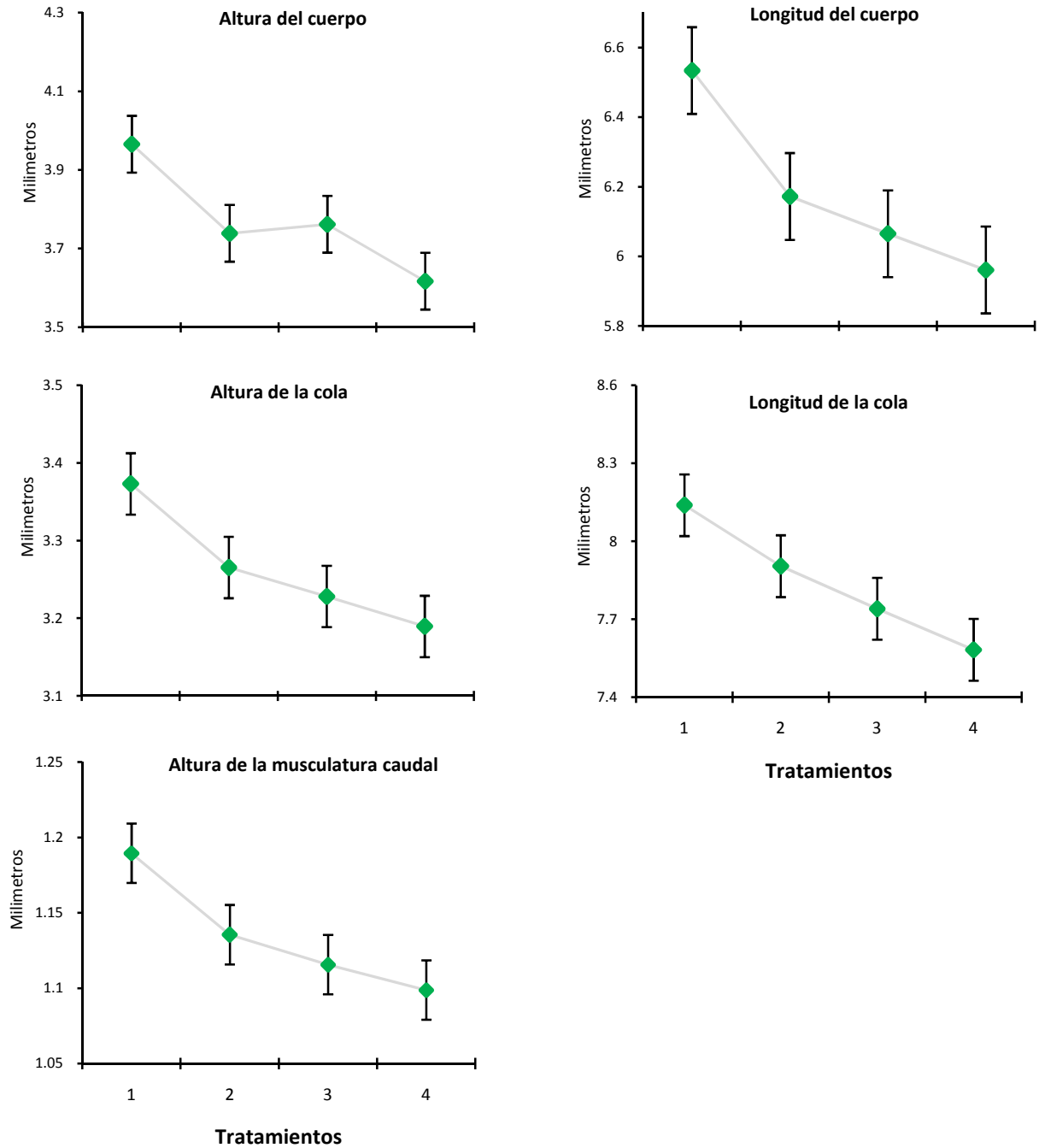


Figura 5.3: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre las variables morfológicas en larvas de *Rhinella schneideri*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

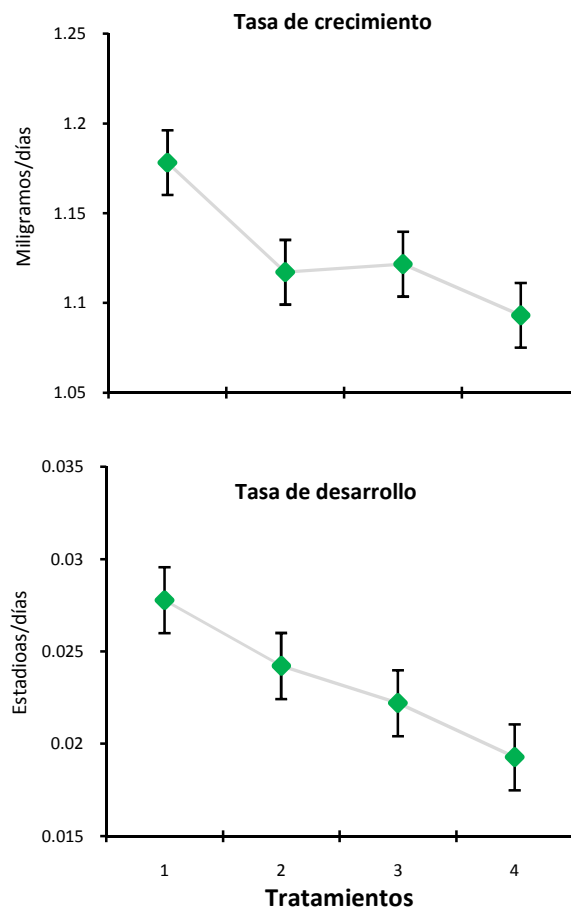


Figura 5.4: Efecto de la variación en el volumen de agua sobre las variables tasa de desarrollo y tasa de crecimiento en larvas de *Rhinella schneideri*. Cada punto representa la media aritmética y las barras el error estándar.

Las temperaturas registradas en esta experiencia mediante el uso de *data logger* no mostraron diferencias significativas entre tanques con 300 l y 150 l. A su vez, las mínimas diferencias observadas siguieron un patrón opuesto al esperado, ya que el tanque con mayor profundidad alcanzó una temperatura promedio superior (51 cm; 20,16°C) respecto al tanque con menor profundidad de agua (21,5 cm; 20,0°C).



## DISCUSIÓN

Una pregunta fundamental, que ha intentado ser respondida a través de diversas investigaciones durante los últimos años, es si pueden diferir la tasa de desarrollo, tasa de crecimiento y masa de los metamórficos entre especies que se reproducen en charcas con diferentes riesgos de predación.

En respuesta a este planteo, la mayoría de los trabajos realizados hasta el momento encontraron plasticidad fenotípica tanto en la edad como el tamaño en la metamorfosis en la mayoría de las familias de anfibios (Werner 1986, Kehr y Adema 1990, Newman 1992, Kehr y Marangoni 1999). Al respecto, diversas especies (*Scaphiopus couchii*, *Hyla pseudopuma*, *Ambystoma talpoideum*, *Bufo americanus*) de distintas familias han mostrado la capacidad de acelerar la tasa de desarrollo al secarse la charca (Wilbur 1987, Semlitsch y Wilbur 1988, Newman 1988, Crump 1989, Newman 1989).

Se considera que una gran proporción de las larvas que sobreviven se metamorfosean principalmente cuando el volumen de agua decrece rápidamente, pudiendo estas variaciones producir una aceleración de la metamorfosis. Esta respuesta plástica incrementaría la supervivencia ante condiciones extremadamente hostiles y es, claramente, un valor adaptativo (Newman 1992, Gotthard y Nylin 1995).

Sin embargo, en contraposición a lo expresado en el párrafo anterior, Maciel y Juncá (2009) observaron que las larvas de *Pleuroderma diplolister* que se desarrollaron en un volumen reducido de agua y expuestas a 30°C retrasaron su desarrollo en unos 5 días cuando fueron comparadas con larvas que se desarrollaron en volúmenes constantes de agua y a una temperatura de 30°C.

En el presente trabajo se observó que no hay diferencias estadísticas que indiquen que las larvas de *Physalaemus albonotatus* y *Rhinella schneideri* aceleran la tasa de crecimiento y desarrollo cuando se encuentran expuestas a una reducción en el volumen de agua. Sin embargo, las larvas de *Physalaemus albonotatus*, que son características de ambientes temporarios, mostraron una marcada tendencia a acelerar la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo cuando estuvieron expuestas a una constante reducción del volumen de agua, siendo menores la tasa de crecimiento y de desarrollo cuando el volumen de agua se mantuvo elevado y constante. En el caso de las larvas de *Rhinella schneideri*, características de ambientes semipermanentes, aunque tampoco

existen diferencias significativas entre tratamientos, la tendencia observada en las larvas fue opuesta a las de *Physalaemus albonotatus*, ya que en este caso las larvas mostraron una tendencia a incrementar la tasa de crecimiento y desarrollo cuando se mantuvieron a volúmenes altos y constantes.

Richter-Boix *et al.* (2011) plantean que las comparaciones controladas por filogenia indican que las especies que se reproducen en charcas con incremento de la desecación han desarrollado tasas de desarrollo significativamente mayores que su contraparte de lagunas más permanentes.

Las especies que típicamente se reproducen en charcas temporales tienen una rápida tasa de desarrollo en comparación con aquellas especies que por lo general se reproducen en ambientes más permanentes. Estas respuestas evolutivas están asociadas con una reducción del tamaño del cuerpo en la metamorfosis y una baja tasa media de crecimiento.

Estas observaciones se reflejan en el presente trabajo, ya que si bien no existen efectos detectables cuando se analiza cada una de estas especies expuesta a un riesgo de desecación, es evidente que las larvas que se reproducen en ambientes temporarios mostraron una aceleración en la tasa de desarrollo, ya que larvas de *Physalaemus albonotatus*, mantenidas durante un periodo 15 días alcanzaron en promedio el estadio de desarrollo 28 de Gosner (1960), siendo el peso promedio de las larvas 20 mg y la tasa de desarrollo promedio fue de 0,048 estadio/tiempo. En cambio *Rhinella schneideri* alcanzó un estadio promedio de 28 (Gosner 1960) en un periodo de 30 días, con un peso promedio de 47 mg, y una tasa promedio de desarrollo de 0,023 estadio/tiempo. Esto indicaría que las larvas de *Rhinella schneideri*, que se crían en ambientes semipermanentes a permanentes, necesitarían un periodo de tiempo igual al doble que las larvas de *Physalaemus albonotatus* para alcanzar un mismo estadio de desarrollo. Estas tendencias también pueden percibirse si se observan los valores promedios de la tasa de desarrollo para ambas especies, ya que es el doble en el caso de *Physalaemus albonotatus*, lo cual significa que esta especie incrementa su desarrollo a una tasa de 0,048 estadio/días, mientras que *Rhinella schneideri* lo hace a un ritmo de 0,023 estadio/días.

Richter-Boix *et al.* (2011) plantean que si bien diversas especies fueron plásticas y capaces de decrecer el tiempo de desarrollo cuando estuvieron expuestas a la desecación, esta respuesta no fue general a través de todos los taxones.

Por otra parte Newman (1989) encontró que en experiencias de desecación al aire libre los perfiles térmicos cambian dramáticamente. Es decir que las charcas poco profundas (alrededor de 10 cm) son perceptiblemente más calientes en la parte inferior comparadas con charcas más profundas (mayores a 20 cm). Sin embargo, los resultados expuestos por Laurila y Kujasalo (1999) indican que no son necesarias altas temperaturas para inducir una aceleración del desarrollo en respuesta al secado de la charca en larvas de *Rana temporaria*. Estos autores observaron que las pequeñas diferencias detectadas en la temperatura provocaron una reducción en la tasa de desarrollo.

En este trabajo no se encontraron diferencias significativas en la temperatura entre tanques con 300 litros versus tanques con 150 litros; a su vez, las mínimas diferencias observadas coincidieron con lo expuesto por Laurila y Kujasalo (1999), ya que siguieron un patrón opuesto al esperado. Los tanques con 300 litros registraron una temperatura apenas superior con relación a los tanques de 150 litros donde la temperatura fue mas baja, en contraposición a lo previsto.

Maciel y Juncá (2009) encontraron que la interacción entre ambos factores (temperatura y volumen de agua) no tuvo influencia en el desarrollo de larvas de *Pleurodema diplolister* y *Rhinella granulosa* y que, contrariamente a lo esperado, la temperatura fue responsable de una reducción del tiempo de desarrollo en larvas de ambas especies. También consignaron que las larvas de ambas especies crecieron menos cuando experimentan reducción en el volumen de agua. Sin embargo, al contrario de lo registrado para *P. diplolister*, la longitud hocico-cloaca para larvas de *R. granulosa* estuvo influenciada por la temperatura. Las larvas de *R. granulosa* responden a la temperatura de 33°C por crecer más que aquellas expuestas a 26°C.

Sin embargo, Maciel y Juncá (2009) consideran que *P. diplolister* pertenece a una familia exclusiva de América del Sur y usa solo charcas temporarias para reproducirse, en cambio *R. granulosa* pertenece a una familia cosmopolita con larvas que se desarrollan en cualquier ambiente ya sea permanente o temporario y por esta razón es posible que diferentes presiones de selección actúen en cada especie durante su evolución. Sus

respectivos ambientes pueden conducir las larvas a responder de manera diferente a distintos cambios ambientales (Newman 1992).

En un ambiente constante, las larvas pueden mejorar y realizar su aptitud para continuar creciendo y metamorfosearse a un mayor tamaño. La supervivencia dependiente del tamaño y los sucesos reproductivos explican por qué la metamorfosis temprana no es expresada en todos los ambientes (Laurila y Kujasalo 1999).

Por otro lado, el efecto de la reducción del volumen de agua por lo general puede ser confundido con el efecto del aumento de la densidad de la población. En la mayoría de las especies de anfibios, el incremento de la densidad tiende a disminuir la tasa de crecimiento y desarrollo (Kehr y Adema 1990, Scott 1990, Kehr 1994, Kehr y Marangoni 1999). Sin embargo, Newman (1994) señala que la metamorfosis fue acelerada en larvas donde la densidad se incrementó en experiencias de laboratorio con *Scaphiopus couchii*, sugiriendo que el estrés causado por la densidad puede funcionar como un estímulo acelerando el tiempo de metamorfosis, en particular en especies que se desarrollan en charcas efímeras. Resultados similares fueron observados en *Bufo paracnemis* (*Rhinella schneideri*) (Kehr y Marangoni 1999) y *B. arenarum* (Kehr y Adema 1990, Kehr 1994) en condiciones naturales, mientras que también fue observado en *Hyla pulchella* aunque en condiciones experimentales de laboratorio (Kehr 1989). Acosta (2010) determinó que en larvas de *Rhinella arenarum*, la densidad jugó un rol importante influenciando las tasas de crecimiento y desarrollo en larvas que fueron criadas en condiciones de laboratorio.

Los resultados del presente trabajo no mostraron diferencias significativas entre larvas expuestas a diferentes densidades. En este caso el aumento de la densidad no influenció ninguna respuesta por parte de las larvas, tanto en la tasa de crecimiento como desarrollo. Sin embargo, se debe tener en cuenta que un cambio de diseño, ya sea aumentando el tiempo de duración de las experiencias así como el número de réplicas para cada tratamiento, pueden a futuro ayudar a determinar si estas tendencias observadas son resultado de un efecto producido por los cambios ambientales presentándose como respuestas fenotípicas de las larvas.

Los modelos teóricos plantean que es necesario un tamaño crítico para disparar la metamorfosis (Day y Rowe 2002), sugiriendo que especies expuestas a un alto riesgo han desarrollado tamaños por debajo del umbral para reducir el tiempo de desarrollo. Morey

y Reznick (2004) consignan que especies de *Scaphiopus* que habitan charcas efímeras tienen un tiempo de desarrollo y tamaño umbral más corto para alcanzar la metamorfosis, y los resultados presentados hasta el momento sugieren que éste es el patrón general.

Se espera que las especies que se reproducen en charcas efímeras alcancen la metamorfosis con un menor tamaño comparativo del cuerpo que su contraparte que se reproducen en charcas permanentes, lo cual puede explicar las diferencias significativas en el tiempo de desarrollo observado entre grupos. En su lugar, los patrones contrastantes entre grupos sugieren que las especies que crían en charcas efímeras asignan recursos de preferencia a la tasa de desarrollo y no tanto a la del crecimiento (Wilbur y Collins 1973, DeWitt *et al.* 1998, Harris 1999).

## BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA N.R. 2010. Plasticidad fenotípica en la metamorfosis de larvas de *Rhinella arenarum* del Valle de Lerma, Salta. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata. 172 pp.
- BANKS B. y T.J.C. BEEBEE. 1986. A comparison of the fecundities of two species of toad (*Bufo bufo* and *B. calamita*) from different habitat types in Britain. *J. Zool.* 208: 325–337.
- BRADY L. y R. GRIFFITHS. 2000. Developmental response to pond desiccation in tadpoles of the British anuran amphibians. *J. Zool.* 252: 61–69.
- CRUMP M.L. 1989. Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia* 1988: 794–797.
- DAY T. y L. ROWE. 2002. Developmental thresholds and the evolution of reaction norms for age and size at life-history transitions. *Am. Nat.* 159: 338–350.
- DENVER R.J. 1997. Proximate mechanisms of phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Am. Zool.* 37: 172–184.
- DEWITT T.J., A. SIH y D. S. WILSON. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 13: 77–81.
- DUELLMAN W.E. y L. TRUEB. 1986. Biology of Amphibian. McGraw-Hill, New York. 670 pp.
- FAUTH J.E. y W.J. RESETARITS Jr. 1991. Interactions between the salamander *Siren intermedia* and the keystone predator *Notophthalmus viridescens*. *Ecology* 72: 827–838.
- GOSNER K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes of identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- GOTELLI N.J. y G.L. ENTSMINGER. 2003. EcoSim: Null Model Software for Ecology, Version 7. Acquired Intelligence Inc. Kesey-Bear, Burlington, Vermont.
- GOTTHARD K. y S. NYLIN. 1995. Adaptive plasticity and plasticity as adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos* 74: 3–17.
- HARRIS R.N. 1999. The anuran tadpole: evolution and maintenance, pp.279–295. En: MCDIARMID R.W. y R. ALTIG (Eds.). Tadpoles: the biology of anuran larvae. University of Chicago Press, Chicago.
- HEYER W.R., R.W. MCDIARMID y D.L. WEIGMANN. 1975. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100–111.
- KEHR A.I. 1989. Factores dependientes de la densidad y su influencia sobre el crecimiento individual de los estadios larvales de *Hyla pulchella pulchella* (Amphibia: Anura). *Limnobiós* 2: 757–761.
- KEHR A.I. 1994. Density-dependent responses in tadpoles of *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae). *Physis* 49: 31–36.
- KEHR A.I. y E.O. ADEMA. 1990. Crecimiento corporal y análisis estadístico de la frecuencia por clases de edades de los estadios larvales de *Bufo arenarum* en condiciones naturales. *Neotrópica* 36: 67–81.

- KEHR A.I. y F. MARANGONI. 1999. Variación intrapoblacional en el crecimiento y tamaño en la metamorfosis de *Bufo paracnemis* bajo condiciones naturales. *Neotrópica* 45: 63–68.
- KEHR A.I. y J.A. SCHNACK. 1991. Predator-prey relationship between giant water bugs (*Belostoma oxyurum*) and larval anurans (*Bufo arenarum*). *Alytes* 9: 61–69.
- LAURILA A. y J. KUJASALO. 1999. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *J. Anim. Ecol.* 68: 1123–1132.
- LOMAN J. 2002. Temperature, genetic and hydroperiod effects on metamorphosis of brown frogs *Rana arvalis* and *Rana temporaria* in the field. *J. Zool.* 258: 115–129.
- MACIEL T.A. y F.A. JUNCÁ. 2009. Effect of temperature and volume of water on the growth and development of tadpoles of *Pleuroderma diplolister* and *Rhinella granulosa* (Amphibia: Anura). *Zoologia* 26: 413–418.
- MOREY S. y D.N. REZNICK. 2004. The relationship between habitat permanence and larval development in California spadefoot toads: field and laboratory comparisons of developmental plasticity. *Oikos* 104: 172–190.
- MORIN P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53: 119–138.
- NEWMAN R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42: 774–783.
- NEWMAN R.A. 1989. Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology* 70: 1775–1787.
- NEWMAN R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience* 42: 671–678.
- NEWMAN R.A. 1994. Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, *Scaphiopus couchii*. *Ecology* 75: 1085–1096.
- READING C.J. y R.T. CLARKE. 1983. Male breeding behavior and mate acquisition in the common toad *Bufo bufo*. *J. Zool.* 201: 237–246.
- RICHTER-BOIX A., M. TEJEDO y E. REZENDE. 2011. Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation. A comparative analysis. *Ecol. Evol.* 1: 15–25.
- RYAN M.J. 1980. Female mate choice in a neotropical frog. *Science* 209: 523–525.
- SCOTT D.E. 1990. Effects of larval density in *Ambystoma opacum*: an experiment in large-scale field enclosures. *Ecology* 71: 296–306.
- SEMLITSCH R.D., D.E. SCOTT y J.H.K. PECHMANN. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology* 69: 184–192.
- SEMLITSCH R.D., D.E. SCOTT, J.H.K. PECHMANN y J.W. GIBBONS. 1996. Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond, pp. 217–247. En: CODY M.L. y J.A. SMALL-WOOD (Eds.). Long-term studies of vertebrate communities. Academic Press Inc., San Diego.

- SEMLITSCH R.D. y H.M. WILBUR. 1988. Effects of pond drying time on metamorphosis and survival in the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia* 1988: 978–983.
- SMITH D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68: 344–350.
- TEJEDO M. y R. REQUES. 1994. Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. *Oikos* 71: 295–304.
- WASSERSUG R.J. 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *Am. Zool.* 15: 405–417.
- WERNER E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319–341
- WILBUR H.M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 1437–1452.
- WILBUR H. 1990. Coping with chaos: toads in ephemeral ponds. *Trends in Ecol. Evol.* 5: 37–39.
- WILBUR H. y J. COLLINS. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. Nonnormal distributions of competitive ability reflect selection for facultative metamorphosis. *Science* 182: 1305–1314.
- WOODWARD B.D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of a temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology* 64: 1549–1555.



## Capítulo VI: Discusión General



### DISCUSIÓN GENERAL

El fenotipo está determinado por la expresión de un gen ante una condición ambiental particular, y el entendimiento de los factores que funcionan sobre las interacciones del genotipo con el ambiente son un objetivo central en biología evolutiva.

En la naturaleza, donde las condiciones ambientales son constantemente variables, los organismos hacen frente al desafío de maximizar su aptitud bajo condiciones heterogéneas. La selección solucionó este problema de diferentes maneras, las cuales incluyen la canalización ambiental, que reduce la influencia del ambiente en la expresión del rasgo, y la plasticidad fenotípica, donde un solo genotipo puede producir múltiples fenotipos ante diversas condiciones ambientales (Auld *et al.* 2010). Cuando un rasgo es canalizado es capaz de adaptarse bien a un ambiente, pero cuando un rasgo es plástico puede adaptarse bien a muchos ambientes (Bradshaw 1965, Pigliucci 2001). Con todo, a pesar de esta ventaja, la plasticidad sigue estando lejos de ser un rasgo generalizado. Por lo tanto, ha habido mucho interés en la comprensión de cómo se desarrolla la plasticidad, incluyendo los factores que favorecen y obligan su evolución, y la importancia ecológica de estos resultados.

En el presente trabajo se plantearon tres hipótesis las cuales sostienen que:

**1)** Las larvas responden a los predadores en función del riesgo de predación que cada uno representa, es decir, presentan respuestas de tipo generalizadas ante predadores que comparten el hábitat, o tiene la misma probabilidad de captura y responden de manera específica ante predadores más eficaces en cuanto a la tasa de ataque y consumición, lo cual está relacionado con el modo de vida de las larvas.

En este sentido se ha observado que las larvas han desarrollado la capacidad de detectar señales químicas producidas por los predadores, respondiendo cada especie de manera diversa ante dichas señales. Estas respuestas pueden manifestarse en cambios morfológicos como de comportamiento, y dependen del riesgo que esté implicado. Las larvas de *Physalaemus albonotatus* mostraron una tendencia a cambiar la morfología cuando estuvieron ante la presencia de señales químicas de predadores, siendo los cambios en el comportamiento menos acentuados. Estas respuestas fueron generalizadas para ambos predadores, tanto *Belostoma elongatum* como *Moenkausia dichrourea*, indicando que las larvas perciben el mismo riesgo por parte de ambas especies. A su vez, *Physalaemus albonotatus* fue la única especie donde se observó la influencia de los predadores sobre el crecimiento y desarrollo de las larvas.

Las larvas de *Scinax nasicus* invirtieron preferentemente en comportamiento defensivo, ya que no se observaron cambios morfológicos. A su vez, el comportamiento es diferenciado de acuerdo al tipo de predador, lo cual estaría indicando cierta eficacia por parte de la presa en identificar un riesgo específico. Esta tendencia a una respuesta específica por parte de las larvas se observó también en *Elachistocleis bicolor* y *Rhinella schneideri*. En el primer caso (*E. bicolor*) las respuestas morfológicas fueron específicas y las larvas respondieron a la forma en la que son capturadas por el predador, indicando que las respuestas siguieron una tendencia basada en reducir la probabilidad de captura. En el segundo caso (*R. schneideri*) las larvas no mostraron ningún tipo de respuestas ante la presencia de predadores, tanto morfológicas como de comportamiento, y esto pudo deberse al reconocimiento de un predador poco eficaz para esta especie.

Aunque estudios previos realizados sobre la tasa de crecimiento a través del periodo larval demostraron que el crecimiento es mas lento en presencia de predadores que en ausencia de ellos -incluso que algunos alcanzan un umbral seguro de tamaño-, éste no parece ser el patrón para las especies de larvas estudiadas en el presente trabajo, ya que en ningún caso se observó una reducción de la tasa de crecimiento, y en general no existieron alteraciones positivas o negativas en la tasa de desarrollo de las larvas en presencia de predadores. Por el contrario, en una sola experiencia realizada con *Physalaemus albonotatus* se observó una aceleración del crecimiento y desarrollo en presencia de señales químicas de predadores, por lo tanto el clásico *trade off*

ampliamente discutido en los modelos que plantean que acelerar el desarrollo para alcanzar la metamorfosis con un tamaño pequeño pero más rápido, o permanecer dentro del hábitat por periodos más largos y metamorfosearse más grande no es aplicable a estas especies. Sin embargo, el patrón general observado en las especies estudiadas coincide con lo expuesto por Benard (2004) y Relyea (2007) para otras especies de larvas de anfibios.

**2)** Cuando la densidad de competidores es baja, los predadores inducen cambios en el comportamiento, morfología y crecimiento; en cambio, cuando la densidad de competidores es alta, los cambios en comportamiento, morfología y crecimiento están dados por la presencia de competidores.

Los datos observados demostraron que la densidad fue un factor determinante que influyó sobre el crecimiento, desarrollo y comportamiento en la mayoría de las especies de larvas de anfibios estudiadas. Los individuos que se encontraban a bajas densidades, presentaron una mayor tasa de crecimiento, desarrollo y tamaño de las variables morfológicas; sin embargo, la actividad fue menor comparada con las larvas que se mantuvieron a densidades altas. Este comportamiento podría deberse al hecho que cuando el tamaño del grupo es menor, los individuos tienen mayor cantidad de alimento a su disposición y por lo tanto no necesitan aumentar el nivel de actividad para mantener la tasa de consumición.

Al analizar el efecto de la densidad y su interacción con la presencia de señales químicas de predadores se observó que las larvas que se mantuvieron a bajas densidades invirtieron en crecimiento y desarrollo, independientemente de la presencia de predadores. En cambio, a altas densidades se observó que las repuestas ante la presencia de predadores estuvieron dadas principalmente por cambios en el comportamiento, mostrando las larvas una tendencia a alejarse de la zona de riesgo, pero sin disminuir el nivel de actividad.

La influencia de los rasgos mediados por interacciones indirectas son altamente dependientes del contexto, porque el efecto sobre el sujeto esta determinado por el tipo de predador, por el mecanismo antipredador y por la composición del sistema. Los estudios sobre efectos interactivos entre defensas inducidas y competencia

intraespecífica han producido resultados contradictorios, y más estudios son necesarios para entender cómo y porqué la competencia y otros factores ambientales pueden impactar en el balance costo-beneficio y formar la expresión de fenotipos alternativos (Teplitstki y Laurila 2007).

Los rasgos del mecanismo antipredador de las larvas interactúan para determinar la distribución y ensamble en la composición de larvas de anuros a través del efecto *trade off* en el comportamiento. Los rasgos de la presa pueden también interactuar con la preferencia de la presa por parte del predador, lo cual constituye que la presa induce rasgos mediados por las interacciones. Este tipo de respuestas mediadas por interacciones es dependiente de la complejidad del sistema (número de predadores e interacción entre especies de presas) y puede definir características tales como el alimento, el rol del predador y mediar interacciones competitivas (Nomura *et al.* 2011).

**3)** Las larvas responden a cambios en la disponibilidad del agua, acelerando el desarrollo y la tasa de crecimiento (cuando el volumen de agua disminuye) y retrasándolo cuando el volumen de agua se vuelve a restituir.

Esta hipótesis no fue corroborada en el presente estudio debido a que no se observaron diferencias en las tasas de crecimiento y desarrollo en las larvas expuestas a una constante variación en el volumen de agua. Sin embargo, en *Physalaemus albonotatus*, que es una especie que se desarrolla principalmente en ambientes temporarios, se observó una tendencia hacia la aceleración de la tasa de crecimiento y desarrollo.

Esta ausencia de respuestas pudo deberse, por un lado, al hecho que la densidad inicial de las larvas fue baja comparada con la densidad natural encontrada en estas especies, por lo tanto es probable que el tamaño observado en las larvas haya sido resultado de la baja densidad inicial. En la mayoría de los estudios que analizaron el efecto de la desecación, solo cuando la densidad fue alta en charcas de larga duración se observaron metamórficos más grandes que en las charcas de corta duración, por lo tanto tal vez el factor principal que produce algún tipo de inducción en las larvas es la densidad y no el efecto del volumen de agua (Loman 2002, Márquez-García *et al.* 2009).

Por otro lado se ha reportado que la calidad de la dieta tiene una influencia positiva en la asimilación y el tamaño de las larvas (Day y Rowe 2002), por lo tanto es probable que la mono-dieta haya afectado el tamaño, lo que podría indicar que factores independientes a la desecación del hábitat contribuyen a determinar el umbral de crecimiento y desarrollo (Benavides *et al.* 2005). Aunque es evidente por los resultados presentados que las larvas que se desarrollan en charcas con diferentes regímenes hídricos presentan adaptaciones a su ambiente, en este trabajo no se observó un efecto directo de la disminución en el volumen de agua.

La aparente extensa relación existente entre rasgos “nobles” y rasgos de plasticidad que se han discutido representan una problemática para los métodos actuales y un importante área de estudio a futuro.

Cuando la relación entre rasgos “nobles” y de plasticidad es baja en un ambiente pero no en otro, la variación en plasticidad es completamente determinada por la variación en el fenotipo de un ambiente. Si esta relación cambia gradualmente a través de una gama de variación ambiental, se está sugiriendo que la plasticidad en sí misma es producto de la expresión de diversos estados de caracteres en diversos ambientes (Auld *et al.* 2010).

En este sentido varios aspectos de la plasticidad merecen atención, porque influyen la dirección y la fuerza de las interacciones entre el individuo y su ambiente, y por lo tanto, pueden alterar el impacto ecológico de la plasticidad.

Los aspectos a considerar incluyen: el tiempo transcurrido entre la señal ambiental y las respuestas en plasticidad (Padilla y Adolph 1996, Tollrain y Harvel 1999), la posible reversibilidad de las respuestas (Piersma y Drent 2003) y la forma de la norma de reacción respecto al gradiente ambiental (Pigliucci 2001, DeWitt y Scheiner 2004). Por otro lado se debería evaluar la selección de plasticidad en rasgos fisiológicos/bioquímicos, especialmente en respuesta a múltiples factores ambientales, lo cual sería de gran valor para entender los mecanismos que son la base de los costos de la plasticidad (Auld *et al.* 2010).

El interés en las consecuencias ecológicas de la plasticidad se ha ido incrementando en los últimos años, dado que los estudios de plasticidad y su contexto ecológico proveen

una gran oportunidad para revelar no solo patrones y mecanismos de respuesta ambiental, sino también los efectos directos e indirectos de estas respuestas en la relación de los organismo en sus ambientes bióticos y abióticos, y consecuentemente el alto nivel de los procesos ecológicos (Miner *et al.* 2005).

Es más que evidente que en la actualidad nos encontramos a la sombra del conocimiento de la complejidad de las interacciones entre diferentes procesos de determinación fenotípica y sus consecuencias evolutivas.

## BIBLIOGRAFÍA

- AULD R.J., A.A. AGRAWAL y R.A. RELYEA. 2010. Re evaluating the cost and limits of adaptative phenotypic plasticity. *Proc. R. Soc. B.* 277: 503–511.
- BENARD M.F. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organism with complex life histories. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 651–673.
- BENAVIDES A.G., A. VELOSO, P. JIMÉNES y M.A. MÉNDEZ. 2005. Assimilation efficiency in *Bufo spinulosus* tadpoles (Anura: Bufonidae): effect of temperature, diet quality and geographic origin. *Rev. Chil. His. Nat.* 78: 295–302.
- BRADSHAW A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115–155.
- DAY T. y L. ROWE. 2002. Developmental threshold and the evolution of reaction norms for age and size of life history transitions. *Am. Nat.* 159: 338–350.
- DeWITT T.J. y S.M. SCHEINER (Eds.). 2004. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press, New York. 272 pp.
- LOMAN J. 2002. Temperature, genetic and hydroperiod effects of metamorphosis of brown frog *Rana arvalis* and *R. temporaria* in the field. *J. Zool.* 258: 115–129.
- MÁRQUEZ-GARCÍA M., M. CORREA SOLÍS y M.A. MÉNDEZ. 2009. Life-history trait variation in tadpoles of the warty toad in response to pond drying. *J. Zool.* 281: 105–111.
- MINER B.G., S.E. SULTAN, S.G. MORGAN, D.K. PADILLA Y R.A. RELYEA. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20: 685–692.
- NOMURA F., V.H.M. do PRADO, F.R. da SILVA, R.E. BORGES, N.Y.N DIAS, y D. de C. ROSSA-FERES. 2011. Are you experienced: Predator type and predator experience trade-off in relation to tadpoles mortality rates. *J. Zool.* 284: 144–150.
- PADILLA D.K. y S.D. ADOLPH. 1996. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment. *Evol. Ecol.* 10: 105–117.
- PIERSMA T. y J. DRENT. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *Trends Ecol. Evol.* 18: 228–233.
- PIGLUCCI M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. The John Hopkins University Press, Maryland. 287 pp.
- RELYEA R.A. 2007. Getting out alive: how predators affect the decision of metamorphose. *Oecologia* 152: 389–400.
- TEPLITSKY C. y R.A. LAURILA. 2007. Flexible defense strategy: competition modifies the investment in behavioral vs. morphological defenses. *Ecology* 87: 1641–1646.
- TOLLRAIN R. y C.D. HARVELL (Eds.). 1999. The Ecology and Evolution of Inducible Defenses. Princeton University Press, New Jersey. 386 pp.

## Capítulo VII: Conclusiones



### CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en cada una de las experiencias realizadas y el análisis integrado de los mismos permiten arribar a las siguientes conclusiones:

- ✓ Todas las especies de larvas de anuros estudiadas presentaron respuestas plásticas ante cambios en los factores bióticos, sin observarse en este trabajo influencias de los factores abióticos sobre ellas.
- ✓ Todas las especies de larvas de anuros estudiadas fueron capaces de reconocer señales químicas de predadores específicos.
- ✓ Se observaron respuestas específicas y generalizadas en las larvas ante la presencia de señales químicas de predadores, las cuales estuvieron en función del tipo de predador.
- ✓ Las larvas de *Physalaemus albonotatus* respondieron de manera generalizada ante la presencia de señales químicas de diferentes predadores, observándose solamente cambios morfológicos cuantitativos.
- ✓ Las larvas de *Elachistocleis bicolor* respondieron de manera específica ante las señales químicas de diferentes predadores, observándose cambios morfológicos cualitativos.



- ✓ Las larvas expuestas a bajas densidades invirtieron principalmente en crecimiento, probablemente debido a una abundante disponibilidad de recursos.
- ✓ Las larvas de *Rhinella schneideri* y *Scinax nasicus* incrementaron la longitud de las variables morfológicas, así como la tasa de crecimiento y desarrollo cuando se encontraron a bajas densidades.
- ✓ La presencia de señales químicas de predadores no tuvo influencia sobre la tasa de desarrollo de las larvas.
- ✓ No se observó una relación entre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo, indicando que son variables que se comportan de manera independiente.
- ✓ Se observó un comportamiento diferencial en las larvas respecto a la disposición que adoptan frente a la presencia de señales químicas de predadores, el cual varió de acuerdo al tipo de predador y la densidad.
- ✓ La actividad de las larvas fue influenciada por el efecto de la densidad. Se observó que a altas densidades la proporción de larvas activas fue mayor en *Physalaemus albonotatus* y en *Scinax nasicus*.
- ✓ La presencia de señales químicas de predadores produjo una tendencia al agrupamiento en todas las especies de larvas de anfibios.
- ✓ Las larvas de *Physalaemus albonotatus* invirtieron principalmente en respuestas morfológicas, observándose una baja respuesta en el comportamiento ante la presencia de señales químicas de predadores.
- ✓ Las larvas de *Scinax nasicus* respondieron a las señales de predadores con cambios en el comportamiento sin observarse modificaciones evidentes en la morfología.

- ✓ En todas las especies de larvas de anuros se observó una tendencia al alejamiento de la zona de riesgo; sin embargo, el tiempo que los individuos se mantuvieron alejados varió entre especies y en función del predador al cual estuvieron expuestos.
  
- ✓ En las especies estudiadas los cambios en el volumen de agua no tuvieron influencia sobre la morfología, crecimiento o desarrollo de las larvas.
  
- ✓ Se observó que larvas con mayor flexibilidad en lo que a selección de hábitats se refiere (*Rhinella schneideri*), necesitaron un periodo de tiempo igual al doble que las larvas de ambientes temporarios (*Physalaemus albonotatus*) para alcanzar el mismo estadio de desarrollo, probablemente debido al ciclo de vida de las larvas y las diferencias en las tasas de crecimiento observadas.