

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Fisiología térmica de un depredador *Dasythemis* sp. (Odonata: Libellulidae) y su presa *Hypsiboas pellucens* (Anura: Hylidae) y sus posibles implicaciones frente al cambio climático.

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias
Biológicas

PAOLA ALEJANDRA CHÁVEZ LANDI

QUITO, 2017

CERTIFICACIÓN

Yo, Andrés Merino-Viteri certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Paola Alejandra Chávez Landi ha sido concluida de conformidad con las normas establecida; por lo tanto pude ser presentada para la calificación correspondiente.

Andrés Merino-Viteri

Director de Disertación

Quito, 25 de Enero del 2017

DEDICATORIA

“Si lo puedes soñar lo puedes lograr”

Walt Disney.

Esta tesis esta dedica a mis abuelos, Josefa (†) y Vicente, porque jamás dejaron de creer en mí, los amo, en tu nombre abuelita.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por cada puerta que abrió para que este y muchos sueños más se cumplieran.

A la Dirección General Académica de la PUCE por el financiamiento al proyecto “Potenciales impactos del cambio de la temperatura en las interacciones presa-predador en hábitats fitotelmata y sus implicaciones frente al cambio climático” código M13414.

A Andrés Merino-Viteri, director de mi proyecto de disertación, por haberme brindado la oportunidad de trabajar en este proyecto, por su confianza, apoyo, paciencia, guía y correcciones durante todo este proceso.

A Miguel Tejedo y Luis Miguel Gutiérrez Pesquera por su oportuna ayuda y correcciones durante la realización de este proyecto.

A Pol Pintanel, por su guía, paciencia y confianza para la elaboración de este proyecto, por el tiempo dedicado aún a la distancia, los consejos oportunos, su apoyo y amistad incondicional durante estos dos años que tuve la oportunidad de compartir contigo.

A la Iniciativa de Conservación “Balsa de los Sapos” por haber brindado sus instalaciones para este proyecto y a su personal Freddy, Florcita y Javi por toda su ayuda.

A Estela Landi, mi madre, compañera, amiga, cómplice y pilar fundamental de mi vida, por su amor, paciencia, confianza y apoyo durante toda mi existencia y porque a pesar de la distancia haz estado siempre conmigo dándome la fuerza necesaria para salir adelante, sin ti no hubiera logrado cumplir esta meta, te amo mamita.

A Raúl Freire, mi padre de corazón, por su amor, tiempo, apoyo y confianza desde el día en que decidiste ser mi papá, por siempre creer en mí y haberme inculcado los valores necesarios para poder convertirme en una profesional y persona de bien, te amo papi.

A mi hermanos Felipe, Nathaly y Anahí, a ti ñaño por haber sido mi ejemplo a seguir, por tu apoyo emocional y económico durante toda mi carrera y por haberme extendido tu ayuda cuando más la necesitaba, a uds ñañas por su cariño, apoyo y confianza durante estos años y porque a pesar de la distancia siempre sé que puedo contar con uds, los amo hermanos.

A mis abuelos Vicente, Josefa (†) y mami Luz, por todo su tiempo dedicado en mi crianza, por siempre haber confiado en mí y por haberme alentado en cada paso que daba en mi vida, no hubiera llegado tan lejos sin uds, los amo.

A Gisella Fiallos, mi madrina, por su cariño incondicional, por su apoyo emocional y económico durante estos cinco años de mi carrera, gracias por tu ayuda y por haber confiado en mí cuando más lo necesitaba.

A Michelle Haro, mi mejor amiga, hermana de vida y cómplice, por su amor, confianza y apoyo incondicional durante estos maravillosos años de universidad, por ser mi fortaleza en los momentos más duros de mi vida, por siempre haber confiado en mí, por sus consejos y regaños y sobre todo por haberse convertido en mi familia, gracias por enseñarme lo que es el verdadero significado de la amistad.

A Josué Arteaga, mi mejor amigo y hermano, por su cariño, confianza, ayuda y amistad durante esta maravillosa etapa de la universidad, por su paciencia cada vez que recurría a él, por su guía y consejos durante la realización de este proyecto, gracias por enseñarme cada día cosas nuevas y sobre todo por ser un confidente y cómplice de vida.

A Caro Castro, Sofi Amores, Dani Escobar, Katy Padilla y Andresito Melo, amigos y compañeros, por haber compartido maravillosos momentos en esta etapa universitaria y por haber descubierto juntos el fascinante mundo de la biología.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	11
2. ABSTRACT.....	12
3. INTRODUCCIÓN	13
4. OBJETIVOS	21
4.1. GENERAL	21
4.2. ESPECÍFICOS	21
5. MATERIALES Y MÉTODOS	22
5.1. COLECCIÓN DE ESPECÍMENES	22
5.2. TOLERANCIAS TÉRMICAS	22
5.3. CURVAS DE RENDIMIENTO DE LOCOMOCIÓN	23
5.4. TEMPERATURAS PREFERIDAS	24
5.6. COLECCIÓN DE DATOS MICRO AMBIENTALES	25
5.7. ANÁLISIS DE VULNERABILIDAD FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO	26
6. RESULTADOS.....	27
6.1. TOLERANCIAS TÉRMICAS	27
6.2. CURVAS DE RENDIMIENTO DE LOCOMOCIÓN	27
6.3. TEMPERATURAS PREFERIDAS	28
6.4. DATOS MICRO AMBIENTALES	28
6.5. VULNERABILIDAD FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO	29
7. DISCUSIÓN	30
8. CONCLUSIONES	39
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41
10. FIGURAS	47
11. TABLAS	56
12. ANEXOS	62

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Curva de rendimiento térmico.	48
Figura 2. Tolerancias térmicas depredador y presa.....	49
Figura 3. Gráfico de desempeño (velocidad/peso) en relación a una gradiente de temperatura.....	50
Figura 4. Curva de locomoción de la presa,.....	51
Figura 5. Histogramas de la distribución de las temperaturas.....	52
Figura 6. Frecuencia de temperatura en el micro ambiente seco	53
Figura 7. Frecuencia de temperatura en el micro ambiente frío.....	54
Figura 8. Experimento de temperaturas preferidas	55

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Tolerancia térmica máxima (CT_{max}) y tolerancia térmica mínima del depredador (<i>Dasythemis</i> sp.) y la presa (<i>Hypsiboas pelluscens</i>)	57
Tabla 2. Velocidad promedio/peso de <i>Hypsiboas pelluscens</i> a diferentes temperaturas ..	58
Tabla 3. Valores de media de temperatura preferida	59
Tabla 4. Temperatura máxima, mínima y promedio de los micros ambientes	60
Tabla 5. Vulnerabilidad relativa del depredador (<i>Dasythemis</i> sp.) y la presa (<i>Hypsiboas pellucens</i>)	61

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Análisis estadísticos de las tolerancias térmicas	63
Anexo 2. Pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas de la curva de locomoción	63
Anexo 3. Análisis no paramétricos Kruskal-Wallis de la curva de locomoción.....	63
Anexo 4. Resultados de análisis de variancia ANOVA	64

1. RESUMEN

La temperatura es considerada uno de los factores abióticos más importante dentro de la biología de los organismos. El constante cambio de temperatura como consecuencia del cambio climático puede influir en las respuestas fisiológicas de los organismos y en la estructura de las comunidades. El objetivo principal de este estudio es determinar la variación en los parámetros fisiológicos térmicos en un depredador y su presa (*Dasythemis* sp. e *Hypsiboas pellucens*), que coexisten en una misma poza en las cercanías de Mindo (Pichincha), y evaluar su vulnerabilidad ante posibles cambios de temperatura ambiental en el futuro. Mediante el uso de un protocolo de rampa que cambia la temperatura a una tasa de $0.25^{\circ}\text{C min}^{-1}$, se determinó la Temperatura Crítica Máxima (CT_{max}), la Temperatura Crítica Mínima (CT_{min}) y el rango de tolerancia térmica ($\text{CT}_{\text{max}} - \text{CT}_{\text{min}}$) de ambas especies. Para el desempeño de la presa, se determinó la velocidad máxima de escape a diferentes temperaturas, se determinó la temperatura preferida de ambas especies mediante el uso de un gradiente térmico. Se registró la temperatura microambiental de las charcas donde ambas especies fueron colectadas durante el periodo de marzo a diciembre del 2016 y se comparó su máximo valor con el CT_{max} de cada especie para determinar la vulnerabilidad relativa al cambio de temperatura ambiental. Las tolerancias térmicas máximas y mínimas fueron 45.5°C y 6.62°C para el *Dasythemis* sp. y 40.4°C y 8.1°C para la *Hypsiboas pellucens*. La temperatura máxima registrada en su microambiente fue 38.6°C y la temperatura mínima 15.9°C . La velocidad máxima de escape fue $86.72 \text{ cm gr}^{-1} \text{ s}^{-1}$ y una temperatura óptima de 28.1°C . La temperatura media preferida de la presa fue de 24.4°C y del depredador de 23.4°C . Se concluyó que existen diferencias significativas en las tolerancias térmicas entre el depredador y la presa, y la temperatura preferida de la presa está por sobre la del depredador. Los renacuajos tuvieron una Tolerancia al calentamiento (WT por sus siglas en inglés) más bajo (1.85°C) que el de las larvas de libélula (6.88°C), y serían más vulnerables frente a cambios ambientales futuros. Sin embargo, la temperatura óptima y la frecuencia de temperaturas en el microambiente indican que en el futuro cercano el cambio climático podría mejorar el desempeño de las especies.

2. ABSTRACT

Temperature is considered one of the most important abiotic factors in the biology of the organisms. Constant temperature change as a consequence of climate change can influence the physiological responses of the communities' structure. The principal purpose of this study was to determine the variation of the physiological thermal parameters in are species (*Dasythemis* sp. and *Hypsiboas pellucens*), who coexist in the same pond near Mindo (Pichincha), and to evaluate their vulnerability to possible environmental temperature in the future. We used a temperature ramp protocol which increases or decreases the temperature at a gradual rate of $0.25^{\circ}\text{C min}^{-1}$, the Maximum Critical Temperature (CT_{max}) and the Minimal Critical Temperature (CT_{min}) were determined, along with the thermal tolerance ($\text{CT}_{\text{max}} - \text{CT}_{\text{min}}$) for both species. To assess prey's performance, the maximum speed of escape was analyzed, at several temperatures and a temperature gradient was used to determine the preferred temperature of both species. To assess the vulnerability to potential temperature changes we compared micro environmental temperature of the collection ponds during the period March to December 2016 and was compared maximum value with the CT_{max} for each specie. The maximum and minimum thermal tolerances were 45.5°C y 6.62°C for the predator 40.4°C and 8.1°C for the prey. The maximum temperature registered in the micro-environment was 38.6°C , and the minimum temperature was 15.9°C . The performance escape speed was $86.72 \text{ cm gr}^{-1} \text{ s}^{-1}$ at an optimal temperature of 28.1°C . The mean preferable temperature of the prey was 24.4°C and 23.4°C for the predator. In conclusion, there are significant differences in thermal tolerances between the predator and the prey and the prey's preferable temperatures is above the predator's temperature. The tadpoles had a WT (warming tolerance) lower (1.85°C) than dragonfly larvae (6.88°C) would be the most vulnerable to future environmental changes. However, the optimal temperature and temperature frequency in the microenvironment indicate that in the near future climate change could improve species performance.

3. INTRODUCCIÓN

La temperatura es uno de los principales factores abióticos que influye en las respuestas fisiológicas e interacciones ecológicas de los organismos, desde un nivel celular hasta un nivel de organización más complejo como los ecosistemas (Moore y Townsend, 1998; Schulte et al., 2011). Dunson y Travis (1991) y Anderson (2001) lograron demostrar cómo los factores bióticos, en conjunto con los abióticos, afectan a la organización de las comunidades (depredación, competencia, parasitismo, simbiosis etc.). Esto puede incluir alteraciones en los ciclos de vida, promoviendo desajustes temporales entre un consumidor y la disponibilidad de recursos nutritivos. Desde un nivel eco fisiológico, las interacciones ecológicas relevantes son la depredación y la competencia, las cuales son decisivas para el mantenimiento de las comunidades (Tejedo et al., 2012). Por lo tanto, podemos afirmar que la temperatura como componente abiótico fundamental representa un factor selectivo de primer orden, que influye en la supervivencia, distribución, crecimiento y dispersión de los organismos (Huey y Stevenson, 1979; Angilletta, 2009).

Todos los organismos viven bajo un rango de temperatura, amplitud térmica, la cual determina desde patrones temporales de crecimiento, supervivencia y reproducción, hasta patrones de tamaño corporal, densidad poblacional y comunidad ecológica (Anderson et al., 2001; Angilletta, 2009; Sentis et al., 2012). El estudio de los rangos de tolerancia fisiológica (temperatura, consumo de oxígeno, desecación, etc.), especialmente de rangos térmicos (CT_{max} y CT_{min}), resulta imprescindible para entender los numerosos aspectos de la biología de los organismos, ya que representan las condiciones que limitan su nicho fundamental y, por tanto, su presencia y evolución en un determinado hábitat y área geográfica (Tejedo et al., 2012).

El comportamiento, la fisiología, y el estado físico de un organismo dependen directamente de la temperatura corporal (T_b). El efecto que tiene la temperatura ambiental sobre los organismos es conocido como sensibilidad térmica y se la puede visualizar en una curva de rendimiento (Fig. 1) (Angilletta et al., 2001; Schulte et al., 2011). La curva de rendimiento presenta una forma unimodal, pero esta forma puede ser alterada (ej. lineal, exponencial, polinomial) por cambios ambientales (temperatura, precipitación, cobertura de

nubes) (Clusella et al., 2011; Schulte et al., 2011). Así como también una adaptación evolutiva o plasticidad fenotípica pueden alterar su altura, la posición de la T_{opt} y la amplitud de la curva (Schulte et al., 2011).

La curva de rendimiento no sólo ha sido utilizada por los biólogos para entender la relación que existe entre el desempeño de los organismos y la temperatura, también ha ayudado a predecir la respuesta de poblaciones y especies ante un eventual cambio climático (Angilletta et al., 2001; Schulte et al., 2011). La heterogeneidad térmica ambiental provoca que los ectotermos respondan de diferentes maneras. Una respuesta rápida en una escala de tiempo corta es la termorregulación, en la que un individuo utiliza su comportamiento, fisiología o incluso ambos para regular su temperatura corporal. No sólo la rapidez con la que se ejecuta este mecanismo es ventajosa, sino también que es completamente reversible (Angilletta et al., 2001; Hertz, 1981).

La termorregulación tiene un beneficio fisiológico, pero también un costo. Por ejemplo el moverse entre el sol y la sombra genera un gasto de energía en locomoción, además de incrementar su vulnerabilidad a la depredación. Adicionalmente si el micro hábitat adecuado para la termorregulación no es adecuado para la adquisición de comida, provocaría una reducción en el aporte energético neto, por lo que en estos casos la termorregulación no sería una opción (Huey y Slatkin, 1976). La aclimatación es otro mecanismo que se utilizarían los organismos, este proceso ocurre en una escala de tiempo largo y produce cambios fisiológicos que pueden o no ser reversibles (e.j. modificación de las membranas celulares) (Angilletta et al., 2001). La tasa a la cual la fisiología térmica puede evolucionar en respuesta al cambio climático depende de múltiples generaciones, variaciones genéticas aditivas y la fuerza de selección sobre los rasgos que influyen en el desempeño de los organismos (Angilletta et al., 2001; Logan et al., 2014; Muñoz et al., 2014). Lo que les permitiría adaptarse ante un escenario de cambio climático.

El mecanismo fisiológico que permite a los animales sobrevivir por sobre los factores letales normales es la aclimatación (Brattstrom, 1968). Se la define como la capacidad de los organismos para modificar sus características fisiológicas en respuesta a un

cambio ambiental (Huey et al., 1999), y de esta manera mantener una homeostasis interna relativa, que de otro modo no sería posible (Miller y Zoghby, 1986). Este mecanismo le da una ventaja de rendimiento a un organismo por sobre otro que no ha tenido la capacidad de adaptarse al ambiente cambiante (Huey et al., 1999). Los anfibios llegan a presentar un rango de tolerancia térmica durante el proceso de aclimatación, estos rangos son expresados normalmente por los límites térmicos superior e inferior, los más utilizados son: Temperatura máxima crítica (CT_{max}) y Temperatura mínima crítica (CT_{min}) (Huey y Stevenson, 1979). Estos límites por lo general revelan la ecología térmica de un organismo, por lo que se esperaría que la amplitud térmica sea mayor para poblaciones o especies expuestas a una alta variación estacional y/o diaria, típica de latitudes y altitudes altas, mientras que para los ectotermos tropicales se esperaría rangos térmicos más estrechos (Simon et al., 2015).

Varios estudios en peces y reptiles han demostrado que muchos de los ectotermos tienen un rango característico de temperatura conocido como temperatura preferida o termorregulación comportamental, en el cual tienden a regular su temperatura corporal a través del comportamiento (Reynolds y Casterlin, 1979; de Vlaming y Bury, 1970) esto ayuda a amortiguar el efecto de la temperatura sobre el rendimiento fisiológico y las interacciones ecológicas del organismo (Freidenburg y Skelly, 2004). La temperatura preferida de las larvas de los anuros se deriva de su comportamiento, ya que las especies de renacuajos se agregan en temperaturas específicas de las poza lo que se denomina como “agregación social” (Brattstrom, 1963; Lucas y Reynolds, 1967; de Vlaming y Bury, 1970).

El rango de temperatura en el cual se agregan los renacuajos o pasan más tiempo se lo define como temperatura preferida o preferencia térmica (Reynolds y Casterlin, 1979), la cual determina que los individuos de ambientes fríos tienen una mayor sensibilidad térmica comportamental y que frente a una gradiente térmica escojen temperaturas altas (Freidenburg y Skelly, 2004). Esto concuerda con el estudio de Brattstrom (1962) el cual plantea que al escoger temperaturas más calientes, el organismo gana temperatura corporal y aumenta su metabolismo. Este hecho se relaciona directamente con la metamorfosis y supervivencia de los renacuajos, ya que a una mayor tasa metabólica el desarrollo es más

rápido, por ende emergen antes de que las pozas temporales se sequen y disminuyen su vulnerabilidad a la depredación (Brattstrom, 1963; Freidenburg y Skelly, 2004).

Los anfibios son organismos ectotérmicos cuyas funciones fisiológicas como locomoción, crecimiento y reproducción, están fuertemente influenciadas por la temperatura ambiental (Deutsch et al., 2008). Su comportamiento también se ve afectado ante cualquier variación térmica (Moore y Townsend, 1998). Debido a su gran capacidad de respuesta y adaptación ante cualquier cambio ambiental son considerados como un organismo ideal de experimentación (Van Buskirk y Mccollum, 2000). La mayoría de investigaciones se han enfocado en estudiar cómo afecta la temperatura a las funciones fisiológicas, al comportamiento, su distribución local y continental (Anderson et al., 2001; Moore y Townsend, 1998), pero existe muy poca información sobre cómo la temperatura afecta a las larvas de los anfibios, considerándolos como presas frente a sus depredadores y su posible vulnerabilidad frente al cambio climático.

Los insectos al igual que los anfibios se ven afectados por la temperatura, su crecimiento, desarrollo, distribución y eclosión dependen de este factor (Gresens et al., 1982). Las funciones fisiológicas en el caso de los Odonata se llevan a cabo a una temperatura óptima que se encuentra entre 15°-25°C (Gresens et al., 1982) fuera de este rango el rendimiento decae y la única manera de contrarrestar esta decaída sería a través de la plasticidad fenotípica y la tolerancia a temperaturas extremas (aclimatación) (Lachenicht et al., 2010). Las larvas de libélula son los principales depredadores invertebrados en muchas pozas, son voraces carnívoros que se alimentan de otras larvas de insectos e incluso hay canibalismo. Los renacuajos son sus principales presas, comparten el mismo micro hábitat ya que ambas especies pasan un tiempo de su ciclo de vida en ambientes acuáticos (Eck et al., 2014).

Estudios previos (H. Duarte, M. Tejedo, J. Hammond, M. Katzenberger, R. A. Relyea, datos no publicados, citado por Tejedo et al. 2012) analizaron la variación de CT_{max} en una comunidad de anfibios, con sus competidores y depredadores, en Estados Unidos. Los resultados reflejan que no existe diferencias significativas entre los anfibios y sus competidores, pero sí con sus depredadores (+5.5°C). Al parecer estas diferencias entre los

depredadores y renacuajos pueden ser relevante en un contexto de cambio climático. Algunas pruebas preliminares en Ecuador demuestran que estas diferencias probablemente se mantienen tanto en zonas tropicales como en templadas y a diferentes altitudes (P. Pintanel datos no publicados). El estar expuestos a temperaturas de estrés térmico provocaría una reducción en la tasa de crecimiento y desarrollo de renacuajos, así como la velocidad de escape ante sus depredadores. Estos últimos posiblemente presenten una T_{opt} más elevada ya que está relacionada con el CT_{max} , lo cual generaría un aumento en la tasa de depredación alterando la estructura de la comunidad de estas charcas (Tejedo et al., 2012).

El hidro periodo de las charcas a menudo determina la persistencia de las especies de anfibios e insectos en un ambiente en particular y puede llegar a alterar la historia de vida larval de los organismos, así como las interacciones ecológicas (Ward y Stanford, 1982; Bridges, 2002). Las interacciones tróficas entre el depredador y la presa o entre el consumidor y el productor están limitados por los factores abióticos, que delimitan el grupo de especies que podrían ocupar un sitio (Dunson y Travis, 1991; Nakano y Maekawa, 2005). La temperatura altera las interacciones tróficas alterando la actividad de forrajeo de los consumidores, ya que a temperaturas más altas los requerimientos energéticos aumentan para el depredador y la presa (Kishi et al., 2005; Abrahams et al., 2007; Eck et al., 2014).

Existen diferencias en la temperatura, oxigenación y turbidez entre los diferentes micro ambientes y de la misma manera entre pozas que se encuentran bajo sombra y pozas que están expuestas directamente a la luz del sol (Abrahams et al., 2007). Las pozas que se encuentran en zonas abiertas son por lo general pozas temporales, aprovechadas por insectos como el orden Odonata y otros depredadores acuáticos móviles para dejar sus huevos y que estos se desarrollen, durante su estadio larval la mayoría son carnívoros por excelencia y entre sus presas están larvas de anfibios. Siendo así la desecación y la depredación, dos factores que afectan a la supervivencia de las larvas de anfibios (Anderson et al., 2001; Bridges, 2002; Abrahams et al., 2007).

Los depredadores también influyen en la termorregulación y preferencias térmicas de la presa, lo que resulta en cambios de comportamiento y coevolución del óptimo térmico entre las especies (Katzenberger et al., 2014). En la depredación, las curvas de desempeño

del depredador y de la presa llegan a un punto en el cual se intersectan, y consecuentemente, el ataque del depredador llega a ser exitoso a partir de temperaturas en las que su desempeño supera a la presa, y fallido en temperaturas donde el desempeño de la presa es mejor que el de su depredador (Schulte et al., 2011; Öhlund et al., 2015). La presencia de depredadores en el ambiente puede inducir cambios en el comportamiento y morfología de la presa (Katzenberger et al., 2014), al igual que la temperatura es considerada una fuerte influencia en la supervivencia de las larvas de renacuajo. A temperaturas bajas tienen un crecimiento lento, siendo más vulnerables a la depredación, mientras que a temperaturas altas crecen más rápido exponiéndose menos tiempo a los depredadores y con mayor tamaño (Elliott y Leggett, 1997; Moore y Townsend, 1998).

Las presas han evolucionado diversas estrategias para evadir el ataque del depredador, si la presa es suficientemente móvil opta por huir, sino es así puede camuflarse o quedarse inmóvil (Gvoždík y Smolinský, 2015). La morfología y peso del renacuajo juegan un papel importante en relación con la velocidad de escape por lo tanto Van Buskirk y Mccollum (2000) y Arendt (2010) demostraron que un cuerpo pequeño con cola larga y musculosa está positivamente relacionada con la velocidad de escape. En ectotermos, la máxima velocidad de escape está relacionada con el tamaño y la temperatura del individuo. La temperatura altera el desempeño de la locomoción en anfibios y varios procesos fisiológicos como la actividad metabólica, la contracción muscular y la velocidad de conducción nerviosa (Miller y Zoghby 1986; Gvoždík y Smolinský, 2015). La constante variación de la temperatura corporal debido a la heterogeneidad ambiental, provoca que las reacciones bioquímicas se duplique cada 10^0 C, por lo que los procesos metabólicos, las contracciones musculares o la conducción nerviosa en los anfibios pueden llegar a variar hasta ocho veces en el día y podría llegar a afectar a su éxito reproductivo, forrajeo o escape del depredador (Putnam y Bennett, 1981). Se ha visto que el tamaño del renacuajo se relaciona positivamente con la velocidad de escape, esto como consecuencia de la morfología de la cola.

La temperatura es considerada uno de los factores abióticos más importantes en la biología de los organismos ectotérmicos. Su influencia en la fisiología, comportamiento, desarrollo y distribución hacen de este factor una pieza clave en los ecosistemas acuáticos, los cuales se ven afectados por los cambios de temperatura. Esta heterogeneidad ambiental

de los microambientes delimita el rango de tolerancia térmica de los organismos y por ende su desempeño dentro de las comunidades (Angilletta et al., 2001; Tejedo et al., 2012). Los estudios se han enfocado principalmente en el efecto fisiológico de la temperatura en los organismos, sobre todo en renacuajos. Actualmente existen pocos estudios acerca de las tolerancias térmicas en insectos acuáticos, los estudios de Stewart (2013) y Dallas (2012) son los que más información han aportado, pero no aborda de manera específica al orden Odonata y mucho menos se ha evaluado el papel que cumple la temperatura en las interacciones ecológicas (Anderson et al., 2001) como es el caso de los renacuajos y larvas de libélula.

El cambio climático es el cambio de variables ambientales. La temperatura es una de estas variables. La temperatura promedio global ha incrementado 0.6°C durante el último siglo, mientras que otros modelos predicen el incremento de $2-4^{\circ}\text{C}$ para el final de este siglo (Angilletta, 2009). Durante el último mediado de siglo se ha alterado el tiempo estacional, el rango geográfico y la abundancia de poblaciones de muchas especies alrededor del mundo como consecuencia del cambio climático (Kingsolver et al., 2013). Lo cual puede influir en la persistencia de las especies de anfibios y en las estructuras de las comunidades a través de niveles tróficos (Abrahams et al., 2007; Dell et al., 2014; Eck et al., 2014).

El cambio climático afectaría no solo a las especies en específico sino también a las interacciones entre los organismos. Por lo tanto la susceptibilidad a la depredación está influenciada por los cambios que se producen en los micro ambientes como consecuencia de los cambios macro climáticos y es una de las vías indirectas por las que el cambio climático puede influir en las poblaciones de anfibios (Eck et al., 2014). El aumento de la temperatura del agua inducido por el clima en los humedales templados y las posibles diferencias interespecíficas en la sensibilidad y tolerancias térmicas, principalmente entre especies relevantes dentro de las interacciones tróficas (depredadoras o competidores) pueden ser decisivas para el mantenimiento de dichas comunidades ecológicas (Tejedo et al., 2012; Eck et al., 2014; Gilbert et al., 2014; Novich et al., 2014).

La eco fisiología ha sido uno de los campos de la biología que se ha retomado durante los últimos años. La temperatura es uno de los principales factores que se ha tomado en cuenta para realizar las investigaciones en este campo, sobre todo cómo influencia a la supervivencia, desempeño, reproducción, locomoción etc. de los organismos dentro de su

micro ambiente (Seebacher y Franklin, 2012; Tejedo et al., 2012; Logan et al., 2014). Por lo que se ha propuesto que la finalidad de este proyecto sea obtener datos relevantes, que nos permitan conocer como la temperatura influencia los parámetros fisiológicos del depredador y su presa en relación con su micro hábitat, para de esta manera poder para evaluar la vulnerabilidad de ambas especies frente a un escenario de cambio climático.

4. OBJETIVOS

4.1. GENERAL

Determinar la variación en los parámetros fisiológicos térmicos, en el laboratorio, de un depredador y su presa (*Dasythemis* sp. e *Hypsiboas pellucens*) que habitan el mismo microambiente y determinar su vulnerabilidad frente al cambio de temperatura ambiental.

4.2. ESPECÍFICOS

- Determinar la Temperatura Crítica Máxima (CT_{max}) y Mínima (CT_{min}) de los renacuajos y de las larvas de libélula aclimatados a 20° C por medio de un protocolo de rampa, que aumenta o disminuye la temperatura a una tasa gradual.
- Determinar a partir de experimentos de locomoción la temperatura óptima en la que los renacuajos de *Hypsiboas pellucens* presenta una mayor velocidad de escape.
- Determinar la temperatura preferida de la presa (*Dasythemis* sp.) y el depredador (*Hypsiboas pellucens*) en un gradiente térmico.
- Determinar los perfiles térmicos del microhábitat donde las dos especies se encuentran conviviendo, por medio de registradores automáticos de temperatura.
- Evaluar la vulnerabilidad del depredador y la presa frente al cambio de temperatura ambiental por medio del cálculo de la tolerancia al calentamiento.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. COLECCIÓN DE ESPECÍMENES

Los especímenes experimentales fueron colectados en la parroquia de Mindo, provincia de Pichincha (N 0°1' 5.628'' O 78°48' 27,359''). Se colectaron 121 renacuajos de la especie *Hypsiboas pellucens* y 45 larvas de libélula de una especie del género *Dasythemis* sp. Treinta individuos de cada especie fueron utilizados para las pruebas de tolerancias térmicas, 75 renacuajos para las curvas de locomoción de los renacuajos (15 por cada temperatura de aclimatación) y 16 individuos de cada especie para temperaturas preferidas. El trabajo experimental se realizó en el Laboratorio de Ecofisiología de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador en Quito. Las larvas de libélula fueron colocadas en recipientes individuales y los renacuajos en peceras de plástico, a temperatura ambiente (aprox. 20°C).

5.2. TOLERANCIAS TÉRMICAS

Quince individuos de cada especie, aclimatados a 20°C durante 3 días, se utilizaron para cada uno de los experimentos de tolerancia térmica (CT_{max} y CT_{min}). Se utilizó un protocolo de rampa (Lutterschmidt y Hutchison, 1997) para determinar las tolerancias térmicas de los renacuajos y sus depredadores, el cual aumenta o disminuye la temperatura a una tasa gradual de 0.25°C/min. Los experimentos se realizaron en un baño térmico (HUBER, modelo K15-cc-NR) con una temperatura inicial de 20°C, hasta un punto final determinado por la inmovilidad total del organismo, cuando no hubo ninguna reacción a un estímulo físico. El estímulo fueron golpecitos con una vara de madera. La temperatura crítica fue obtenida del agua donde se encontraba el renacuajo con un termómetro de mercurio de respuesta rápida Schultheis. Posteriormente, los individuos fueron colocados en vasos de plástico con agua a temperatura ambiente (aprox. 20°C) para su recuperación. Un experimento se consideró válido después de determinar la supervivencia de cada individuo a las siguientes 24 horas después del experimento. Estas pruebas permitieron comparar las tolerancias térmicas y los rangos de tolerancia (CT_{max} - CT_{min}) de los renacuajos y sus depredadores y determinar si existen diferencias significativas.

Se realizaron análisis no paramétricos (Mann-Whitney-Wilcoxon y Kruskal-Wallis) para todos los experimentos, ya que los datos no cumplían con los supuestos del ANOVA (homogeneidad y normalidad). Esto permitió determinar el efecto de la temperatura sobre la presa y el depredador (*Hypsiboas pellucens* – *Dasythemis* sp.), y saber si existen diferencias significativas en las tolerancias térmicas entre ambos grupos. Los gráficos y análisis estadísticos fueron generados y analizados con el programa R (R Core Team, 2016).

5.3. CURVAS DE RENDIMIENTO DE LOCOMOCIÓN

Se midió la velocidad de escape de los renacuajos a seis temperaturas diferentes para poder determinar la temperatura óptima. Los renacuajos fueron aclimatados en grupos de 15 individuos a 13°C, 18°C, 23°C, 28°C, 33°C, 34°C, 35°C durante tres días, hasta que el organismo se haya adaptado a la temperatura del baño. El experimento de velocidad de escape se realizó individualmente en un acuario rectangular (60.9 x 40.1cm). Se utilizó una vara de madera con la que se le dio un pequeño toque en la cola a cada renacuajo cuando se encontraba en completo descanso. El proceso fue grabado con una cámara digital réflex (Nikon D3100) a una velocidad de 10 fotogramas por segundo. Se analizaron los diez primeros fotogramas de natación de cada renacuajo, ya que durante este lapso de tiempo el renacuajo ejecuta normalmente un C-start, empuje producido durante una respuesta de escape, alcanzando su máxima velocidad y luego disminuye la misma (Van Buskirk y Mccollum, 2000). La distancia fue determinada una vez que se realizó el procesamiento de las imágenes en los programas ImageJ y Photoshop CC, donde se colocó en un sola imagen la posición inicial y final de cada individuo y se midió la distancia recorrida desde la punta de la cabeza en posición inicial hasta punta de la cabeza del renacuajo en posición final. Este proceso se repitió tres veces por cada individuo y solo el valor más alto fue utilizado en los análisis estadísticos (Navas, 1996).

Se generó la curva de rendimiento de los renacuajos una vez que los valores de distancia fueron ajustados con respecto al peso y se determinó si existen diferencias significativas entre los diferentes tratamientos. Debido a que la temperatura influencia el crecimiento de los organismos (Moore y Townsend, 1998) fue evidente que los renacuajos expuestos a diferentes temperaturas tuvieron crecimiento diferente durante el periodo de aclimatación, por lo cual se realizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar si la

velocidad de los renacuajos depende del peso. El valor de P80, umbral de temperatura en el que el rendimiento es igual o superior al 80%, junto con la temperatura óptima se los obtuvo mediante una regresión no lineal, en la cual se ajustó el peso, dividiendo la distancia recorrida/peso para eliminar la variación en la distancia recorrida. Se obtuvo el valor más alto correspondiente a la temperatura óptima. Los gráficos y análisis estadísticos fueron generados y analizados con el programa R (R Core Team, 2016).

5.4. TEMPERATURAS PREFERIDAS

Para determinar la temperatura preferida se construyó un gradiente térmico acuático dentro de una bandeja de metal galvanizado (60 cm x 40 cm). La bandeja de metal fue calentada en un extremo por medio de una resistencia eléctrica y enfriada por el otro extremo con hielo. Para el caso de los renacuajos el gradiente presentó un rango de temperaturas de aproximadamente 3°C a 45°C y de 3°C a 55°C para las larvas de Odonata. La bandeja metálica fue inundada con 500 cc de agua reposada y filtrada (aprox. 1.5 cm de columna de agua). Una rejilla de plástico dividida en 37 x 24 cuadros fue colocada dentro de la bandeja de metal, la cual estaba dividida en seis carriles cada cuatro cuadros (Fig. 7). La temperatura del agua dentro de la bandeja fue registrada cada 20 segundos, por medio de cuatro termocuplas colocadas en cada lado de la bandeja. La información de las termocuplas fue canalizada por medio de un módulo de adquisición de datos OMEGA TC-08, el que a su vez estaba conectado a una computadora portátil donde fue almacenada en un archivo de texto generado por el programa OMEGA PT-104A (Omega Engineering, 2012). Esta información fue utilizada para extrapolar y generar una superficie de la temperatura existente en el gradiente cada 20s por medio de una rutina en lenguaje de programación R (R Core Team, 2016), que utiliza las funciones *make.surface.grid* e *interp.surface* del paquete "fields" (Nychka et al., 2015).

El experimento duró 70 minutos y se examinaron de cuatro a seis individuos simultáneamente. Los renacuajos y las larvas de libélula fueron colocados individualmente en los carriles, cuando la temperatura del gradiente se encontraba estable (Freidenburg y Skelly, 2004). Se utilizaron 16 individuos de cada especie para este experimento. Se descartaron datos de los primeros diez minutos, asumiendo que es un tiempo suficiente para que los individuos escogieran una temperatura (Lucas y Reynolds, 1967) y los siguientes 60 minutos fueron utilizados para determinar la temperatura preferida. La posición de cada

renacuajo fue determinada cada 20 segundos a partir de fotografías tomadas automáticamente por una cámara digital Pentax Optio W30, suspendida sobre el experimento con la ayuda de un trípode (Freidenburg y Skelly, 2004). Luego de que el experimento terminó, las larvas de ambas especies fueron pesadas y en el caso de los renacuajos registrados el estadio Gosner, etapa de desarrollo embrionario en el cual se encuentra el renacuajo (Gosner, 1960).

La posición de cada individuo en cada carril cada 20 segundos fue asociada a las temperaturas extrapoladas en el gradiente en el mismo tiempo, gracias a una rutina generada en lenguaje de programación R (R Core Team, 2016). La temperatura preferida de cada especie es presentada como el promedio de las temperaturas medias de cada individuo durante los 60 min experimentales. Adicionalmente, se utilizó todas las temperaturas de cada individuo durante el periodo experimental para generar un histograma que muestre la distribución de las temperaturas que cada especie utilizó durante el experimento. Los gráficos fueron generados con el programa R (R Core Team, 2016).

5.6. COLECCIÓN DE DATOS MICRO AMBIENTALES

Se colocó un registrador automático de temperatura (HOBO pendant, Onset Computer Corporation) en cada poza donde se colectaron los renacuajos y larvas de libélulas. Los sensores de temperatura almacenaron datos cada 15 minutos, se los dejó programados en el campo desde el 10 de marzo hasta 3 diciembre del 2016 en dos pozas, una a la cual se la denominó “seca” que se encontraba en una zona abierta expuesta directamente a la luz del sol, cubierta parcialmente por vegetación arbustiva y la otra cerca de un riachuelo, el cual tenía una ligera corriente de agua, para que registraran las temperaturas máximas y mínimas a las que llegaron a estar expuestas ambas especies.

Se hizo un recuento de las temperaturas diarias y mensuales registradas por los registradores, para determinar las temperaturas mínimas (Temp Min) y máximas (Temp Max) a las cuales se encontraban sometidos el depredador y la presa, y de esta manera obtener los perfiles térmicos del hábitat en el cual conviven. Con las temperaturas brutas se realizó un histograma para poder comparar la distribución de las temperaturas disponibles en

el ambiente natural de las dos especies con respecto a las temperaturas utilizadas durante el experimento de temperatura preferida.

5.7. ANÁLISIS DE VULNERABILIDAD FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

Para determinar la tolerancia al calentamiento (WT por sus siglas en inglés) se tomó en cuenta la temperatura máxima del micro ambiente (Temp Max) de las charcas que fueron monitoreadas y la temperatura crítica máxima (CT_{max}) de la presa (*Hypsiboas pellucens*) y el depredador (*Dasythemis* sp.) ($WT=CT_{max} - Temp\ Min$) (Deutsch et al., 2008). Este valor nos permite determinar cuánto calentamiento ambiental puede tolerar cada especie antes de enfrentar problemas metabólicos y así determinar su vulnerabilidad relativa a los cambios térmicos del ambiente (Deutsch et al., 2008).

6. RESULTADOS

6.1. TOLERANCIAS TÉRMICAS

Las tolerancias térmicas máximas y mínimas para el depredador (*Dasythemis* sp.) fueron de 45.5°C y 6.6°C y 40.4°C y 8.1°C para la presa (*Hypsiboas pelluscens*). Los rangos de tolerancias térmicas para el depredador y la presa fueron de 38.9°C y 32.2°C respectivamente ver (Tabla 1). Los resultados de Mann-Whitney-Wilcoxon para CT_{max} mostraron diferencias altamente significativas entre el depredador y la presa ($p < 0.01$). El depredador (*Dasythemis* sp.) tuvo una tolerancia de 5.1°C mayor a la presa. En el caso de CT_{min} también se observaron diferencias altamente significativas Mann-Whitney-Wilcoxon ($p < 0.01$) y en este caso solo existió 1.5°C de diferencia entre ambas especies ver Figura 2 siendo el depredador más tolerante al frío. Las pruebas de homogeneidad de varianzas, normalidad se encuentran en el Anexo 1.

6.2. CURVAS DE RENDIMIENTO DE LOCOMOCIÓN

El rendimiento de los renacuajos basado en la velocidad de escape fue mayor a temperaturas altas (33°C y 34°C) y menor a las temperaturas de 13°C (Fig. 3). Los resultados mostraron diferencias altamente significativas entre los diferentes tratamientos Kruskal-Wallis (chi-square= 33.609, df= 5, $p < 0.01$) (Anexo 3), esto quiere decir que la temperatura si influencia en la velocidad de escape de los renacuajos.

En temperaturas bajas como 13°C la velocidad promedio ajustada fue de 22.80 $cm\ gr^{-1}\ s^{-1}$. A medida que aumentaba la temperatura en el micro ambiente, la velocidad de escape ajustada de los renacuajos era mayor. En las temperaturas 33°C y 34°C se registraron las mayores velocidades, para 33°C la velocidad promedio fue de 77.71 $cm\ gr^{-1}\ s^{-1}$ y para 34°C de 44.10 $gr^{-1}\ s^{-1}$, mientras que en la temperatura de 35°C los renacuajos no sobrevivieron (Tabla 2) y en el caso de las temperaturas intermedias 18°C 23°C y 28°C ver (Fig. 3). A través de la curva de rendimiento se determinó la temperatura óptima (T_{opt}) de la presa, que fue de 28.1°C y el valor de P80 estuvo entre las temperaturas 22.9°C y los 32.3°C (Fig. 4). Las pruebas de homogeneidad de varianzas y normalidad se encuentran en el Anexo 2 y el ANOVA con respecto al peso en el Anexo 4.

6.3. TEMPERATURAS PREFERIDAS

Los resultados de temperaturas preferidas que se obtuvieron para el depredador y la presa fueron las siguientes. La temperatura preferida para cada especie fue de, 24.4°C para *Hypsiboas pellucens* y 23.4°C para *Dasythemis* sp. el promedio de la media de cada individuo fue considerada como la temperatura preferida (Tabla 3). En la Figura 4 se puede observar la temperatura preferida del depredador y la presa en relación con la distribución de la frecuencia de temperaturas de las charcas.

La temperatura preferida del depredador fue menor que la de la presa, con un grado de diferencia. El depredador no escogió una sola temperatura por un tiempo prolongado es por esta razón que el histograma del depredador fue más disperso y sin una temperatura preferida en comparación con el de la presa. La presa escogió una temperatura preferida por un largo periodo de tiempo, por esta razón su histograma no fue disperso (Fig. 5 b y d) y la temperatura óptima estaba cerca del pico de la temperatura preferida a 4.3 grados más que las temperaturas más frecuentes en el micro ambiente.

6.4. DATOS MICRO AMBIENTALES

Dos charcas fueron monitoreadas en el periodo de marzo a diciembre del 2016, a una charca se la denominó charca seca y a la otra charca de río. Durante este periodo se registró la temperatura máxima (Temp Max) y mínima (Temp Min) para la charca de río (38.6°C y 15.9°C) y para la charca seca (36.9°C y 16.7°C) ver (Tabla 4). Las temperaturas promedio fueron de 23.6°C para la charca seca y 22.53°C para la charca de río. Los rangos térmicos de variación que presentaron las charcas fueron de 19.89°C (charca seca) y 22.85°C (charca río) (Fig. 6 y 7).

6.5. VULNERABILIDAD FRENTE AL CAMBIO CLIMÁTICO

Los CT_{max} de la presa (*Hypsiboas pelluscens*) y el depredador (*Dasythemis* sp.) fueron de 40.5°C y 45.48°C respectivamente. La temperatura máxima potencial de exposición (Max T_e) para la charca de río fue de 38.60°C. Por lo tanto el valor de WT (tolerancia al calentamiento) fue de 6.88⁰ C para el depredador (*Dasythemis* sp.) y 1.85°C para la presa (*Hypsiboas pelluscens*). En la charca seca la temperatura máxima fue de 36.9°C. El WT fue de 3.55°C para *Hypsiboas pelluscens* y 8.58°C para *Dasythemis* sp. (Tabla 5).

7. DISCUSIÓN

Las temperaturas a las que se encuentran expuestos los renacuajos y larvas de libélula delimitan de manera diferente a sus tolerancias térmicas y a su rango de tolerancia térmica, ya sea por la fisiología del organismo o por su historia natural. Según los resultados obtenidos se demostró claramente que si existen diferencias entre el depredador (*Dasythemis* sp.) y la presa (*Hypsiboas pellucens*) pero no sabemos si otros factores abióticos, como el pH, la turbidez, la disolución de oxígeno, etc. podrían influenciar este resultado. El depredador (*Dasythemis* sp.), perteneciente a la familia Libellulidae tuvo un CT_{max} de 45.48°C, es decir una mayor tolerancia térmica en comparación con la presa (40.4°C) (Fig.2). Estos datos concuerdan con el estudio de (Dallas y Moore, 2012) en el que determinaron que la temperatura crítica máxima para la familia Libellulidae (Odonata) es de 43.0°C, muy cercana a nuestros resultados. De la misma manera Stewart (2013) propone para el orden Odonata, basado en una revisión bibliográfica de las familias Corduliidae, Gomphidae, Libellulidae, Macromiidae y una especie de la familia Aeshnidae, un CT_{max} promedio de 41.9°C. La tolerancia térmica de un organismo está estrechamente relacionada con el micro ambiente en el que vive, ya que la temperatura de las pozas influencia la sensibilidad térmica (Dallas y Moore, 2012).

Esta mayor tolerancia térmica de las larvas de libélula corresponde a su amplia distribución, ya que tienen la capacidad de moverse de un lugar a otro en su fase adulta y es menos probable que estén limitadas por la heterogeneidad ambiental terrestre (Eck et al., 2014; Stewart et al., 2013) y por otra parte Ward (1982) sugiere que los insectos termófilos se derivaron de aquellos que primero se adaptaron a temperaturas extremas a lo largo de márgenes húmedos de estanques y arroyos.

La tolerancia crítica máxima (CT_{max}) de la presa (*Hypsiboas pellucens*) fue de 40.5°C, este CT_{max} , similar a los datos reportados por Gutiérrez-Pesquera (2016) que registró para larvas de anfibios de zonas tropicales un CT_{max} promedio de 41.0°C, esto se encuentra relacionado con el hecho de que las charcas están expuestas directamente a la luz del sol, con poca sombra y con una constante variación de temperatura. Por lo que tienen una mayor resistencia al calor, a diferencia de aquellos que se han aclimatado a temperaturas bajas y que presentan menor tolerancia (Dullman y Trueb, 1994). Tomando en cuenta los datos de Yandún (2017) que registró un CT_{max} de 43.44°C para *Rhinella marina* cuyos renacuajos

fueron colectados en la misma localidad que nuestros renacuajos, nos damos cuenta que la ecología de las charcas es un factor que determina la temperatura crítica máxima (Navas et al., 2008).

El rango de tolerancia térmica de la presa fue de 32.37°C, mientras que el depredador presentó un rango de tolerancia térmica mayor 38.9°C. El estudio de Gutiérrez-Pesquera (2016) registró para larvas de anfibios de zonas tropicales un rango de tolerancia promedio de 34.2°C dos grados más que el valor reportado para nuestros renacuajos, lo cual nos indica que las especies de zonas tropicales tienen rangos térmicos más estrechos que los de zona templada (Simon et al., 2015). Mientras que por otro lado Brattstrom (1968) compara especies de zonas altas y zonas bajas, en las que determino que especies de zonas bajas tienen rangos de tolerancia más estrechos que las especies de zonas altas, como es el caso de *Hypsiboas pellucens* o de *Agalychnis spurrelli*, ambas especies de zonas bajas, tiene un rango térmico más estrecho que *Gastrotheca pseustes*, ya que las especies de zonas altas experimentan diariamente una variación térmica mayor que localidades de zonas bajas (Escobar, 2016).

El CT_{min} de las larvas de libélula fue de 6.6°C, esta capacidad para soportar bajas temperaturas está relacionado con el hecho de que el hábitat ancestral de la mayoría de grupos de insectos acuáticos eran de aguas frías (Ward y Stanford, 1982), no existe mucha información acerca de la tolerancia crítica mínima de insectos acuáticos, pero lo que sí se sabe es que a medida que baja la temperatura se ve comprometida su tolerancia térmica (Martin et al., 1976). El CT_{min} para *Hypsiboas pellucens* fue de 8.1°C, en comparación con las temperaturas mínimas registradas en las pozas que no bajan de 15.9°C. Es una tolerancia que se encuentra bajo la temperatura mínima registrada para esta charca, lo cual le permite vivir y desarrollarse sin ningún problema.

La presa tiene un rango de tolerancia más estrecho que el depredador, lo cual es una ventaja para el depredador, ya que el depredador puede sobrevivir por sobre la temperatura crítica máxima de la presa y ocupar un amplio rango de temperaturas en las pozas sin ningún problema. Para estar completamente seguros de sí existe una ventaja o no se debería obtener la temperatura óptima del depredador, para poder determinar si su desempeño en cuanto a la velocidad de ataque es mayor que la velocidad de escape del renacuajo. El ser más tolerante a altas temperaturas posiblemente le permita tener una temperatura óptima por sobre la presa

pero se debería confirmar. El depredador ante un escenario de cambio brusco de temperatura o cambio climático, podría sobrevivir un poco más de tiempo, pero si el tiempo de exposición es prolongado, el desempeño y supervivencia del depredador y la presa se verían comprometidos (Garten y Gentry, 1976).

Los resultados de la curva de locomoción (velocidad de escape) muestran que la temperatura sí tiene un efecto sobre el desempeño de los renacuajos, a temperaturas altas como 33°C y 34°C el rendimiento de los renacuajos empieza a descender, mientras que a 35°C y 36°C no sobrevivieron. Esto se debe a las contracciones musculares cinéticas y la resistencia, que dependen de la capacidad de transporte de oxígeno, el cual es sensible a la temperatura (Bennett, 1990). Los renacuajos que fueron aclimatados a temperaturas bajas 13°C y 18°C presentaban una velocidad promedio de escape ajustada entre 22.80 y 55.40 cm gr⁻¹ s⁻¹, a diferencia de los que fueron aclimatados a temperaturas de 28°C y 33°C donde llegaron a una velocidad máxima promedio de 86.72 y 77.71 cm gr⁻¹ s⁻¹. A medida que la temperatura aumentaba la velocidad de escape también. Lo mismo se puede observar para la especie *Hyla crucifer* donde también se tomó en cuenta la masa corporal de los organismos y determinó que a temperaturas altas el desempeño de natación aumenta (Alder, Barnhart, y Bennett, 1989), esto como consecuencia de que a mayores temperaturas la tasa metabólica del renacuajo aumenta (Putnam y Bennett, 1981; Miller y Zoghby, 1986; Alder et al., 1989). Se ha notado que cada 10°C de incremento de temperatura en el cuerpo resulta en un incremento de más o menos el 3% en la energía cinética, por lo tanto a temperaturas altas las reacciones bioquímicas aumentan y hay un mejor desempeño del organismo (Abrahams et al., 2007; Angilletta et al., 2010; Grigaltchik et al., 2012). Por lo que la velocidad de los renacuajos tiene el potencial de variar de dos a ocho veces durante el transcurso del día (Putnam y Bennett, 1981).

A temperaturas estresantes, fuera de los rangos de tolerancias térmicas, se ve comprometido el desempeño y supervivencia del renacuajo, debido a que las temperaturas estresantes provocarían que los renacuajos tengan espasmos musculares, lo que dificultaría y/o impediría sus actividades y el escapar del ataque de un depredador (Putnam y Bennett, 1981; Miller y Zoghby, 1986; Angilletta, 2009). Se observó en los resultados que temperaturas cercanas a sus límites térmicos, pasados los 35°C, los renacuajos no sobrevivían a los tres días de aclimatación y morían al primer o segundo día. Lo que quiere decir que con solo uno o dos grados de variación en las temperaturas altas los renacuajos

bajan su desempeño y su supervivencia se ve comprometida. A pesar de tener un CT_{max} alto, esto no asegurara su supervivencia, ya que el desempeño empezaría a decaer apenas sale de su temperatura óptima. Lo cual lo volvería más vulnerable a la depredación, además de exponerse por un tiempo prolongado a temperaturas estresantes que lo perjudicarían.

El tamaño, peso y morfología son variables que se deben tomar en cuenta al momento de determinar el desempeño de los renacuajos, ya que a un mayor tamaño la probabilidad de ser atrapado por un depredador se reduce. En nuestros resultados se realizó un ajuste de datos de acuerdo al peso, donde se observó que las temperaturas cálidas ($28.1^{\circ}C$) son óptimas para el desempeño de los renacuajos así como también para su crecimiento y desarrollo. El tener un mayor tamaño corporal en cual incluye una cola musculosa y larga, le permiten sobrevivir en presencia de los depredadores (Van Buskirk et al., 2003; Arendt, 2010), ya que la cola no solo le ayudaría a mejorar su velocidad, sino también a dirigir el ataque de los depredadores lejos de las partes vulnerables del cuerpo (Van Buskirk et al., 2003; Kingsolver y Huey, 2008; Arendt, 2010). La alta frecuencia de renacuajos con daños en la cola que se observa en la naturaleza indican que a menudo sobreviven a los ataques y la facilidad con la que el tejido de la cola se desprende puede facilitar el escape (Van Buskirk et al., 2003).

La temperatura preferida también es considerada un parámetro importante dentro en la eco fisiología de los organismos, sobre todo al estar correlacionada directamente con las temperaturas que experimentan ambas especies en los microambientes. Los resultados de temperaturas preferidas muestran que la presa (*Hypsiboas pellucens*) tuvo una temperatura preferida de $24.4^{\circ}C$. Al comparar con otros estudios (Brattstrom, 1962; Lucas y Reynolds, 1967; Freidenburg y Skelly, 2004) se observó que las temperaturas preferidas de los renacuajos van de los $20^{\circ}C$ a $33^{\circ}C$. Si comparamos con los histogramas de la Figura 5 la temperatura preferida de la presa estuvo cerca de las temperaturas más frecuentes de la poza que son por lo general temperaturas frías. Los renacuajos podrían tender a escoger temperaturas más cálidas como mecanismo de supervivencia, ya que los renacuajos a temperaturas más altas metamorfosean más rápido que a temperaturas bajas. Esto les permitiría dejar su ambiente acuático más rápido en caso de que las pozas se sequen por la excesiva evaporación y falta de lluvias (Lucas y Reynolds, 1967).

Las larvas de libélula no tuvieron un rango específico de temperatura, pero si una distribución más amplia que los renacuajos (Fig. 5 a y b) y su temperatura preferida fue de 23.4°C. Esto podría sugerir que las larvas de libélula optan por experimentar varias temperaturas en el micro ambiente, lo cual provocaría que usen más ampliamente las pozas. Evitaron temperaturas bajas pero visitaron con mayor frecuencia las temperaturas entre los 15°C y 33°C. Hubo pocas larvas de libélula que se acercaron a las temperaturas más altas, pero en muy bajas frecuencias, lo cual no se vio en los renacuajos ya que evitaron las temperaturas altas. Estos datos se encuentran relacionados con los de tolerancia térmica, donde se observó que los límites de tolerancia térmica (CT_{max} y CT_{min}) para las larvas de libélula estuvieron entre 45.5°C y 6.6°C y por ende un rango de tolerancia más amplio (38.9°C) que el de los renacuajos (32.2°C). Por lo tanto, las larvas de libélulas serían consideradas como organismo termo-generalista, que se desempeña bien en un amplio rango de temperatura (Angilletta, 2009), ya que refleja tolerancia a una variedad de condiciones (Nebeker et al., 1968).

Se esperaba que la temperatura preferida de las larvas de libélula 23.4°C fuera mayor a la de los renacuajos 24.4°C, pero no fue así. Según Öhlund (2015) en la depredación, las curvas de desempeño del depredador y de la presa llegan a un punto en el cual se intersectan y consecuentemente el ataque del depredador llega a ser exitoso en temperaturas que supera a la presa, y fallido en temperaturas donde el desempeño de la presa es mejor que el de su depredador. Para poder reafirmar esto se debería determinar la temperatura óptima del depredador y compararla con la de la presa, y de esta manera comprobar si la temperatura tiene un efecto sobre la interacción depredador-presa.

La temperatura varía en escala temporal y espacial, por ejemplo entre parches de sombra y sol, entre sitios de elevaciones bajas o altas, cambian con las horas del día y con la temporada (MacCane et al., 2014). Las charcas monitoreadas corresponden a dos tipos de micro ambientes, la charca seca que es el micro ambiente más estresante debido a sus altas temperaturas (36.9°C) y a su estrecho rango térmico 19.89°C, ya que está expuesto directamente a la luz del sol. La charca de río cuya vegetación y flujo de agua amortiguan el calentamiento del agua, donde se registraron temperaturas altas de 38.6°C y un rango térmico más amplio (22.85°C) que el de la charca seca. La diferencia entre estas dos charcas puede generar cambios en el desempeño de los organismos, recientes estudios indican que la sombra producida por la copa de los árboles puede tener un impacto significativo en el

rendimiento de los renacuajos (Skelly et al., 2002) mientras que las pozas iluminadas por el sol no les permite buscar un refugio de temperaturas altas (Freidenburg y Skelly, 2004).

Estos resultados se relacionan con las datos de locomoción obtenidos para *Hypsiboas pellucens*, ya que el P80 del desempeño de los renacuajos se encontraba entre las temperaturas de 22.9°C y 32.3°C, con una temperatura óptima de 28.21°C y una preferida de 24.4°C, ambas se encontraban dentro del rango térmico que les permite desempeñarse igual o superior al 80% de su rendimiento (Angilletta et al., 2001; Schulte et al., 2011). Esto también depende de las condiciones micro climáticas de las charcas donde fueron colectados los renacuajos. La charca de río presentó una mayor frecuencia de temperaturas cálidas (23°C). A diferencia de la charca seca que presentó temperaturas más altas que la charca de río. Esto influye en la elección de temperatura por parte de los renacuajos, ya que los renacuajos de charcas abiertas van a tener un rango de temperatura preferida en relación con la temperatura del estanque, mientras que los renacuajos de charcas cerradas van a escoger temperaturas un poco más altas que las registradas en el campo (de Vlaming y Bury, 1970; Freidenburg y Skelly, 2004).

En la charca de río, las temperaturas se encontraban distribuidas más frecuentemente por debajo la temperatura promedio preferida (24.4°C). La temperatura promedio preferida del renacuajo no estaba dentro de las temperaturas más frecuentes de la charca, ya que el estar cubierto por vegetación evita que la charca experimente temperaturas más altas, por lo cual los renacuajos tienden a escoger temperaturas más cálidas dentro de la charca, donde según Brattstrom (1962) se ha visto como regulan su temperatura corporal de manera comportamental, exponiendo la superficie dorsal del cuerpo hacia los rayos del sol en forma gregaria lo que les permite ganar más calor como masa que de forma individual. Más específicamente los renacuajos que se encuentran en pozas cubiertas por sombras y con temperaturas más bajas, efectivamente escogerán temperaturas más cálidas (Freidenburg y Skelly, 2004).

No se puede asegurar con certeza si la temperatura óptima del depredador es mayor que el de la presa, ya que se necesitan más estudios sobre el desempeño del depredador a diferentes temperaturas; pero lo que se puede inferir es que el hecho de tener un mayor rango de tolerancia que la presa, le podría dar una ventaja sobre su presa (*Hypsiboas pellucens*). Según los resultados observados las temperaturas cálidas (23°C y 28°C) y altas

(33°C y 34°C) le favorecen a la presa, no solo por su mejor desempeño sino por la aceleración de su crecimiento. El depredador sale en busca de presas y estas salen en busca de recursos, lo cual expondría al renacuajos a la depredación, pero también aumenta su habilidad de escape (Kruse et al., 2008). Si el tiempo de exposición a temperaturas altas (estresantes) es prolongado y los renacuajos están fuera de su óptimo eventualmente el rendimiento empezaría a decaer. Cuando hay un aumento de temperatura en la poza la actividad de los organismos aumenta. Los renacuajos empiezan a crecer y son más difíciles de capturar, pero si la temperatura sobrepasa el óptimo de los renacuajos y se encuentra todavía dentro del óptimo del depredador, el riesgo de depredación aumentaría (Öhlund et al., 2015).

Las charcas monitoreadas son pozas temporales que presentaron una fluctuación térmica de 15.9°C a 38.6°C. En este tipo de pozas abiertas y por lo general temporales los renacuajos viven cerca de sus límites térmicos (Freidenburg y Skelly, 2004) y deben reunir recursos rápidamente para poder metamorfosear y abandonar las charcas antes de que el ambiente se deteriore y corran el riesgo de desecación. Sin embargo este rápido consumo de recursos a menudo aumenta el riesgo de depredación (Relyea, 2001; Bridges, 2002). En estos ambientes el moverse podría ser peligroso ya que serían más vulnerables al ataque de un depredador, (Freidenburg y Skelly, 2004). Por lo que ante un shock térmico la respuesta es un decrecimiento en la actividad y por ende en la capacidad de evadir los depredadores (Moore y Townsend, 1998).

Si la temperatura de la charca sobrepasara las tolerancias térmicas del depredador y la presa, se volvería un micro ambiente inhabitable para ambas especies. Mientras que a temperaturas más frías los organismos son capaces de evitar la depredación al reducir la ingesta de recursos y tomar más tiempo para desarrollarse, lo cual no es una estrategia viable para aquellos organismos que viven en pozas temporales (Relyea, 2001). Los cambios en los factores abióticos y bióticos pueden alterar las condiciones ambientales y hacer que diferentes áreas sean más o menos accesibles/attractivos para un depredador y por lo tanto más o menos frecuentados (Cockrell, 1984).

La temperatura máxima de exposición (Temp Max) y la temperatura crítica máxima (CT_{max}) son los parámetros a tomar en cuenta para evaluar la vulnerabilidad a cambios ambientales de estas dos especies (*Hypsiboas pellucens* y *Dasythemis* sp.). El depredador

Dasythemis sp tuvo un WT de 6.88°C , lo que quiere decir que el CT_{max} está lejos de la temperatura máxima de exposición, ya que viven y se desarrollan en casi cualquier tipo de pozas (ambientes lóticos) (Ward y Stanford, 1982), debido a su gran capacidad de acoplarse a cualquier temperatura. Por lo tanto son menos vulnerables frente a cualquier cambio de temperatura que los renacuajos.

La presa *Hypsiboas pellucens* tuvo un WT de 1.85°C , el CT_{max} está cercano a la temperatura máxima de exposición por lo que el renacuajo es el más vulnerable frente a cambios de temperatura en el micro hábitat. Muchos ectotermos tropicales experimentan temperaturas muy cercanas a su temperatura óptima y son vulnerables al cambio climático ya que se encuentran adaptados a un régimen de temperatura estable (Logan et al., 2014). De tal manera que incluso pequeños incrementos en la temperatura por sobre su óptimo conduciría a un decrecimiento en su desempeño (Kingsolver et al., 2013; Logan et al., 2014). En el supuesto caso de que la temperatura del agua se elevara por sobre los límites térmicos de las especies de las comunidades, los renacuajos serían más susceptibles a sufrir extinciones locales debido al incremento en el nivel de exposición a temperaturas estresantes (Tejedo et al., 2012).

La temperatura óptima de locomoción del renacuajo fue de 28.1°C , en comparación con la distribución de frecuencias de temperaturas en los micro ambientes, nos damos cuenta que la temperatura óptima está sobre de la mayor frecuencia de temperaturas que experimentan las charcas. Las charcas experimentan temperaturas mayormente por debajo de la temperatura preferida 24.4°C de la presa (*Hypsiboas pellucens*). Si tomamos en cuenta la temperatura corporal y la temperatura óptima según (Huey et al., 2012) se podría proyectar que pasaría en el futuro frente un escenario de cambio climático. Nuestros resultados (Fig. 5 b y d) muestran que ha a medida que aumenta la temperatura en las charcas, esta se va acercando más a la temperatura óptima del renacuajos. Lo que se consideraría como una ventaja para el renacuajo frente al cambio de temperatura, ya que a pesar del calentamiento en la charca los renacuajos no sufrirán ningún impacto negativo. Es por esta razón que es necesario determinar la temperatura óptima del depredador, para poder saber cuál sería el impacto del cambio de temperatura sobre el desempeño del depredador y por ende como afectaría a su interacción con la presa. Lograr entender el efecto de la temperatura sobre los organismos y sus interacciones en las comunidades es un campo que todavía se encuentra por explorar. Los resultados obtenidos en este estudio demuestran que

la temperatura afecta de manera diferente a los organismos que interactúan entre sí, en este caso el depredador y la presa.

8. CONCLUSIONES

Las tolerancias térmicas máximas y mínimas para el depredador y la presa son, 45.48°C-6.6°C y 40.45°C-8.08°C. Existen diferencias significativas en las tolerancias críticas máximas y mínimas entre el depredador (*Dasythemis* sp.) y la presa (*Hypsiboas pellucens*). El depredador tiene una tolerancia al calor mayor que la presa en 5.1°C y 1.5°C menos en CT_{min} y un rango de tolerancia térmica de 38.85°C para el depredador (*Dasythemis* sp.) mayor que el de la presa 32.27°C (*Hypsiboas pellucens*).

La curva de locomoción muestra una temperatura óptima de 28.1°C, y un P80 de 22.9°C y 32.3°C. La velocidad máxima promedio de escape ajustada fue de 86.72 cm gr⁻¹ s⁻¹ y su mejor desempeño estuvo en 28°C. Los renacuajos aclimatados a temperaturas estresantes (35° C y 36° C) no sobrevivieron.

Hypsiboas pellucens tiene una temperatura preferida de 24.4°C. La distribución de las temperaturas durante el experimento mostro una alta frecuencia alrededor 23.8°C. En el caso de *Dasythemis* sp. no escogió una temperatura en particular, más bien ocupó un amplio rango de temperaturas durante los experimentos, la temperatura promedio fue de 23.4°C.

Los perfiles térmicos para la charca seca fueron de 16.7°C a 36.9°C con mayor fluctuación de temperatura, mientras que la charca de río presentó una menor oscilación de temperatura que va de 15.9°C a 38.6°C, debido a la vegetación que rodeaba el charco y el constante flujo de agua por parte del riachuelo.

Los renacuajos son los más vulnerables frente a un escenario de cambio climático, por el hecho de que su CT_{max} está cerca de la temperatura máxima de exposición (6.88°C=depredador y 1.85°C=presa).

La temperatura óptima del renacuajo (28.1°C) tiene una diferencia de 4.3°C con respecto a la temperatura de mayor frecuencia en los micro ambientes que es (23.8°C), por lo que frente a un cambio de temperatura ambiental, el renacuajo se beneficiaría, ya que la temperatura del micro ambiente estaría cada vez más cerca de su temperatura óptima y por lo tanto podría desempeñarse mejor que en el presente. En el caso de los depredadores si la T_{opt} estuviera sobre la T_{opt} de la presa, su desempeño y supervivencia no se verían afectados.

Los resultados obtenidos en este estudio permiten determinar como la temperatura desde un punto de vista eco fisiológico podría, afectar al depredador y a la presa en relación con su micro ambiente y como la supervivencia y desempeño de ambas especies se ve afectado ante un escenario de cambio climático.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrahams, M. V., Mangel, M. y Hedges, K. (2007). Predator-prey interactions and changing environments: who benefits? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(May), 2095–2104. <http://doi.org/10.1098/rstb.2007.2102>

Anderson, M. T., Kiesecker, J. M., Chivers, D. P. y Blaustein, A. R. (2001). The direct and indirect effects of temperature on a predator–prey relationship. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1834–1841. <http://doi.org/10.1139/z01-158>

Angilletta, Jr., M. J. (2009). Thermal Adaptation. Great Britain: Oxford University Press. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Angilletta, Jr., M. J., Huey, R. B. y Frazier, M. R. (2010). Thermodynamic effects on organismal performance: Is hotter better? *Physiological and Biochemical Zoology*, 83(2), 197–206. <http://doi.org/10.1086/648567>

Angilletta, M. J., Cooper, B. S., Schuler, M. S. y Boyles, J. G. (2001). The Evolution of Thermal Physiology in Endotherms. *Journal of Thermal Biology*, 2, 249–268. <http://doi.org/10.2741/E148>

Arendt, J. (2010). Morphological correlates of sprint swimming speed in five species of spadefoot toad tadpoles: Comparison of morphometric methods. *Journal of Morphology*, 271(9), 1044–1052. <http://doi.org/10.1002/jmor.10851>

Brattstrom, B. H. (1962). Thermal Control of Aggregation Behavior in Tadpoles. *Herpetologica*, 18(1), 38–46.

Brattstrom, B. H. (1963). A Preliminary Review of the Thermal Requirements of Amphibians. *Ecology*, 44(2), 238–255.

Brattstrom, B. H. (1968). Thermal Acclimation in Anuran Amphibians as a Function of Latitude and Altitude. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 24(1), 93–111. [http://doi.org/10.1016/0010-406X\(68\)90961-4](http://doi.org/10.1016/0010-406X(68)90961-4)

Bennett, A. F. (1990). Thermal dependence of locomotor. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 259, 253–258.

Bridges, C. M. (2002). Tadpoles Balance Foraging and Predator Avoidance : Effects of Predation, Pond Drying, and Hunger. *Journal of Herpetology*, 36(4), 627–634.

Clusella-Trullas, S., Blackburn, T. M. y Chown, S. L. (2011). Climatic predictors of temperature performance curve parameters in ectotherms imply complex responses to climate change. *The American Naturalist*, 177(6), 738–751. <http://doi.org/10.1086/660021>

Cockrell, B. Y. (1984). Effects of Temperature and Oxygenation on Predator-Prey Overlap and Prey Choice of *Notonecta glauca*. *Journal of Animal Ecology*, 53(2), 519–532.

Dallas, H. F. y Rivers-Moore, N. A. (2012). Critical Thermal Maxima of aquatic macroinvertebrates: Towards identifying bioindicators of thermal alteration. *Hydrobiologia*, 679(1), 61–76. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0856-4>

Dell, A. I., Pawar, S. y Savage, V. M. (2014). Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 70–84. <http://doi.org/10.1111/1365-2656.12081>

Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. y Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 6668–6672. <http://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>

Duellman, W.E. y Trueb, L. (1994). *Biology of Amphibians*. Baltimore. The Jhon Hopkins University Press.

Dunson, W. A. y Travis, J. (1991). The Role of Abiotic Factors in Community Organization. *The American Naturalist*, 138(5), 1067–1091. <http://doi.org/10.2307/2678832>

Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltrán, J. F., Marti D.A., Boix, A. R y Gonzalez-Voyer, A. (2012). Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Global Change Biology*, 18(2), 412-421.

Eck, B., Byrne, A. y Popescue, V. (2014). Effects of water temperature on larval amphibian predator-prey dynamics. *Herpetological Conservation and Biology*, 9(2), 302–308.

Elliott, J. K. y Leggett, W. C. (1997). Influence of temperature on size-dependent predation by a fish (*Gasterosteus aculeatus*) and a jellyfish (*Aurelia aurita*) on larval capelin (*Mallotus villosus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 2759–2766. <http://doi.org/10.1139/f97-190>

Escobar, D. (2016). Acclimation scope of the critical thermal limits in *Agalychnis spurrelli* (Hylidae) and *Gastrotheca pseustes* (Hemiphractidae) and their implications under climate change scenarios. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Freidenburg, L. K. y Skelly, D. K. (2004). Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian. *Ecology Letters*, 7(5), 369–373. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00587.x>

Gilbert, B., Tunney, T. D., Mccann, K. S., Delong, J. P., Vasseur, D. A., Savage, V. y O'Connor, M. I. (2014). A bioenergetic framework for the temperature dependence of trophic interactions. *Ecology Letters*, 17(8), 902–914. <http://doi.org/10.1111/ele.12307>

Gosner, K. L. (1960). A Simplified Table for Staging Anuran Embryos Larvae with Notes on Identification. *Herpetologica*, 16(3), 183–190. <http://doi.org/10.2307/3890061>

Gresens, S. E., Cothran, M. L. y Thorp, J. H. (1982). The influence of temperature on the functional response of the dragonfly *Celithemis fasciata* (Odonata: Libellulidae). *Oecologia*, 53, 281–284.

Grigaltchik, V. S., Ward, A. J. W. y Seebacher, F. (2012). Thermal acclimation of interactions: differential responses to temperature change alter predator-prey relationship.

Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279, 4058–4064. <http://doi.org/10.1098/rspb.2012.1277>

Gutiérrez-Pesquera, L. M., Tejedo, M., Olalla- Tárrega, M. Á., Duarte, H., Nicieza, A. y Solé, M. (2016). Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. *Journal of Biogeography*, 43(6), 1166-1178.

Gvoždík, L. y Smolinský, R. (2015). Body size, swimming speed, or thermal sensitivity? Predator-imposed selection on amphibian larvae. *BMC evolutionary biology*, 15(1), 238. <http://doi.org/10.1186/s12862-015-0522-y>

Hertz, P. E. (1981). Adaptation to altitude in two West Indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. *Journal of Zoology*, 195, 25–37.

Huey, R. B., Berrigan, D., Gilchrist, G. W. y Herron, J. C. (1999). Testing the adaptive significance of acclimation: a strong inference approach. *American Zoologist*, 39, 135–148. <http://doi.org/10.1093/icb/39.2.323>

Huey, R. B., Kearney, M. R., Krockenberger, A., Holtum, J. M., Jess, M. y Williams, S. E. (2012). Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 367(1596), 1665–79. <http://doi.org/10.1098/rstb.2012.0005>

Huey, R. B. y Slatkin, M. (1976). Cost and benefits of lizard thermoregulation. *Source: The Quarterly Review of Biology*, 51(3), 363–384. <http://doi.org/10.1086/409470>

Huey, R. B. y Stevenson, R. D. (1979). Intergrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19(1), 357–366. Retrieved from <http://icb.oxfordjournals.org/content/19/1/357.short>

John-Alder, H. B., Barnhart, M. C., y Bennett, A. F. (1989). Thermal sensitivity of swimming performance and muscle contraction in northern and southern populations of tree frogs (*Hyla crucifer*). *Journal of Experimental Biology*, 142, 357–372.

Katzenberger, M., Hammond, J., Duarte, H., Tejedo, M., Calabuig, C. y Relyea, R. (2014). Swimming with predators and pesticides: How environmental stressors affect the thermal physiology of tadpoles. *PLoS ONE*, 9(5), 1–11. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0098265>

Kingsolver, J. G., Diamond, S. E. y Buckley, L. B. (2013). Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology*, 27(6), 1415–1423. <http://doi.org/10.1111/1365-2435.12145>

Kingsolver, J. G. y Huey, R. B. (2008). Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, 10(2), 251–268.

Kishi, D., Murakami, M., Nakano, S. y Maekawa, K. (2005). Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web. *Freshwater Biology*, 50(8), 1315–1322. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01404.x>

Kruse, P. D., Toft, S. y Sunderland, K. D. (2008). Temperature and prey capture: Opposite relationships in two predator taxa. *Ecological Entomology*, 33(2), 305–312. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00978.x>

Lachenicht, M. W., Clusella-Trullas, S., Boardman, L., Le Roux, C., y Terblanche, J. S. (2010). Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Insect Physiology*, 56(7), 822–830. <http://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.02.010>

Lucas, E. A. y Reynolds, W. A. (1967). Temperature Selection by Amphibian. *Physiological Zoology*, 40(2), 159–171.

Martin, W. J., Garten, C. T. y Gentry, J. B. (1976). Thermal Tolerances of Dragonfly Nymphs. I. Sources of Variation in Estimating Critical Thermal Maximum. *Physiology Zoology*, 49(2), 200–205.

Miller, K. y Zoghby, G. M. (1986). Thermal acclimation of locomotor performance in anuran amphibians. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 1956–1960. <http://doi.org/10.1139/z86-294>

Moore, M. K. y Townsend Jr., V. R. (1998). The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos*, 81(2), 329–336. <http://doi.org/10.2307/3547053>

Navas, C. A. (1996). Metabolic Locomotor Performance, Physiology, and Thermal in Neotropical Niche Breadth Anurans. *Physiological Zoology*, 69, 1481–1501.

Navas, C. A., Gomes, F. R. y Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular y Integrative Physiology*, 151(3), 344–362.

Nebeker, A. V., Lemke, A. E. y Url, S. (1968). Preliminary Studies on the Tolerance of Aquatic Insects to Heated Waters. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41(3), 413–418.

Nychka, D., Furrer, R., Paige, J. y Sain, S. (2015). “Fields: Tools for spatial data.” doi: 10.5065/D6W957CT (URL:<http://doi.org/10.5065/D6W957CT>), R package version 8.10, <URL:www.image.ucar.edu/fields>.

Novich, R., Erickson, E., Kalinoski, R. y Delong, J. P. (2014). The temperature independence of interaction strength in a sit-and-wait predator. *Ecosphere*, 5(October), 1–19. <http://doi.org/10.1890/ES14-00216.1>

Öhlund, G., Hedstro, P., Norman, S. y Hein, C. L. (2015). Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1799), 1–8.

OMEGA ENGINEERING. (2012). OMEGASOFT Logging Software for TC-08 and PT-104A Data Acquisition Modules (version 5.22.6).

Van Buskirk, J., Anderwald, P., Lüpold, S., Reinhardt, L. y Schuler, H. (2003). The lure effect, tadpole tail shape, and the target of dragonfly strikes. *Journal of Herpetology*, 37(2), 420-424.

Victor L. de Vlaming y Bury R. B. (1970). Thermal Selection in Tadpoles of the Tailed-Frog, *Ascaphus truei*. *Journal of Herpetology*, 4(3), 179–189.

Ward, J. V. y Stanford, J. A. (1982). Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual review of entomology*, 27(1), 97-117.

Yandún, C. (2017). Acclimation capacity in tadpoles of two anuran species: *Rhinella marina* (Bufonidae) and *Gastrotheca riobambae* (Hemiphractidae) and their vulnerability to climate change. (Disertación de pregrado). Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

10. FIGURAS

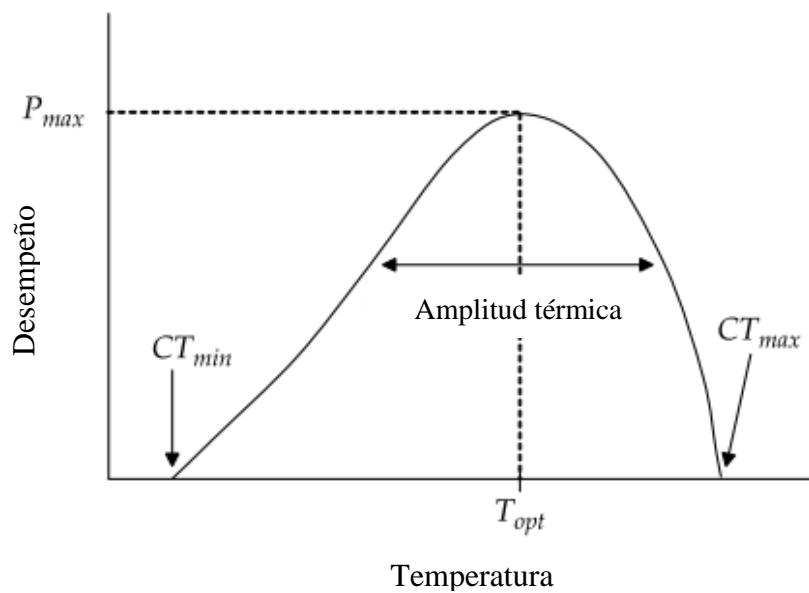


Figura 1. Curva de rendimiento térmico. T_{opt} a la cual se produce el máximo desempeño. Amplitud térmica, rango de temperatura en el que el rendimiento es igual o superior al 80%. Los límites de temperatura crítica, donde el desempeño es cero (CT_{max} y CT_{min}).

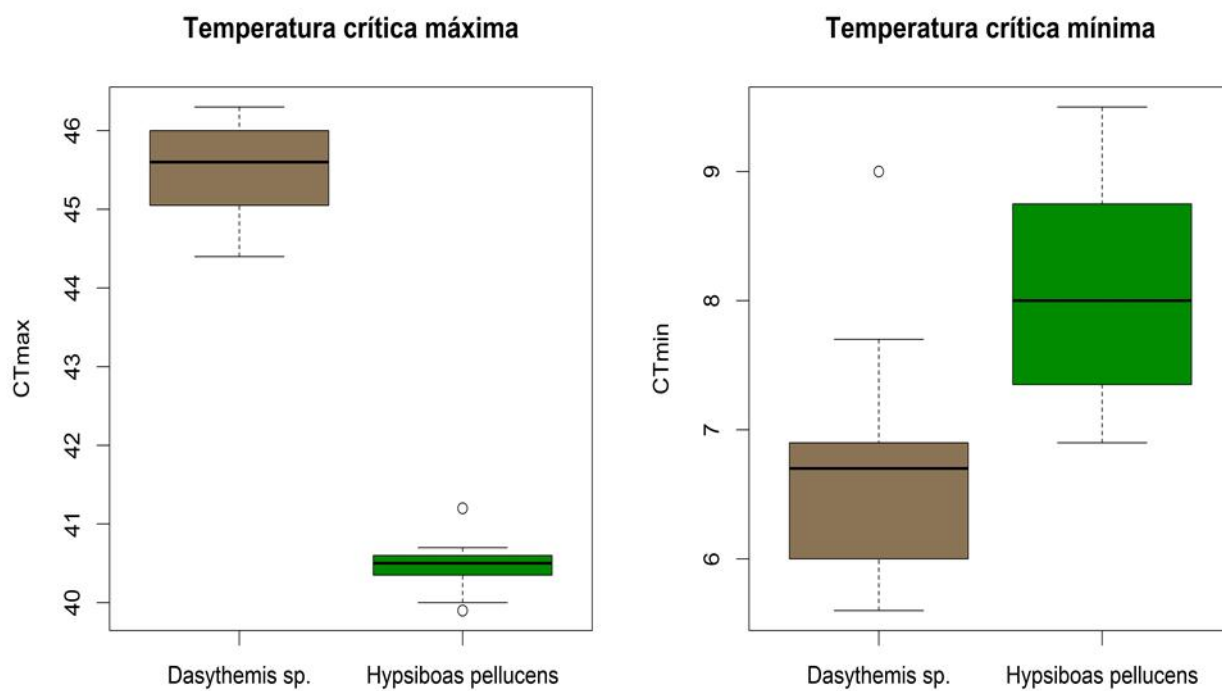


Figura 2. Tolerancias térmicas depredador y presa Tolerancia crítica máxima (CT_{max}) y tolerancia crítica mínima (CT_{min}) del depredador (*Dasythemis sp.*) y la presa (*Hypsiboas pellucens*).

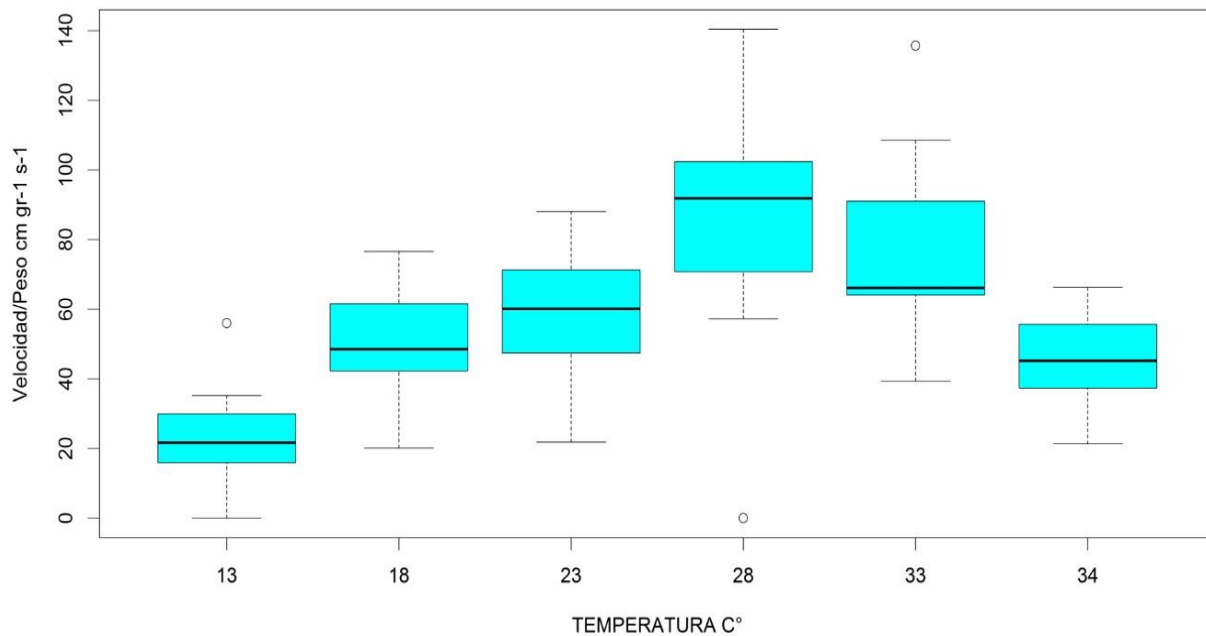


Figura 3. Gráfico de desempeño (velocidad/peso) en relación a una gradiente de temperatura a las cuales fueron aclimatados los renacuajos de *Hypsiboas pellucens*.

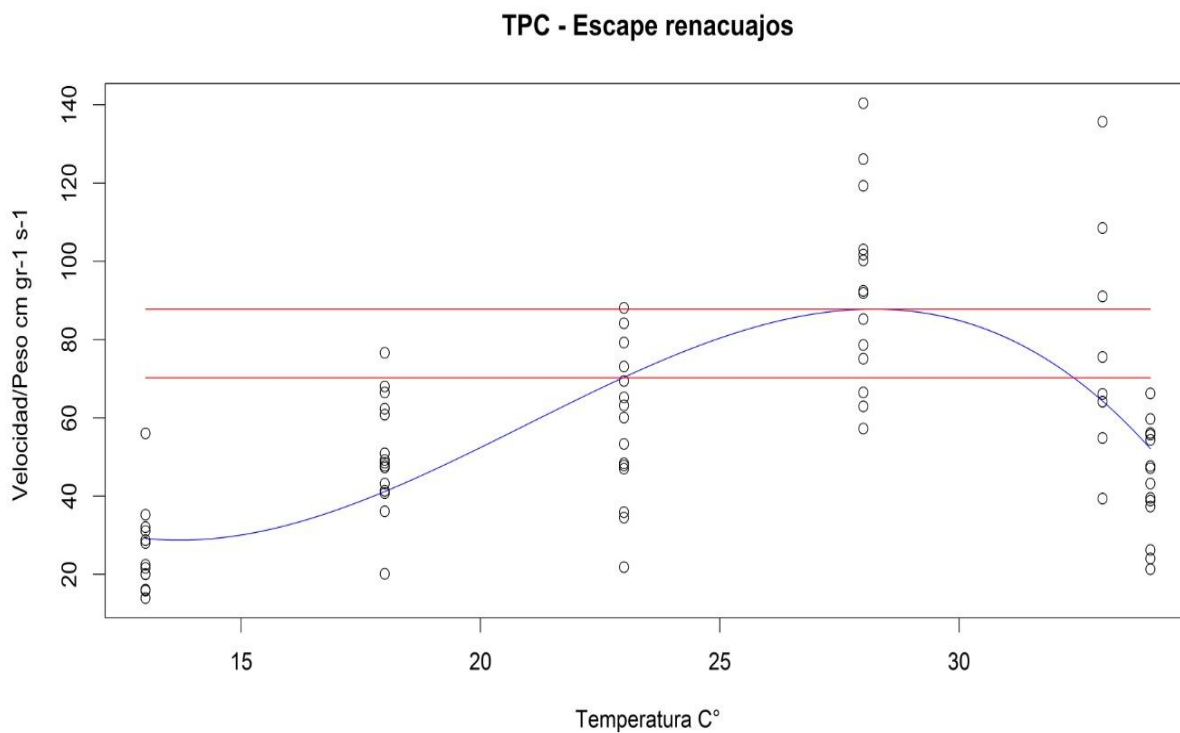


Figura 4. Curva de locomoción de la presa, curva de desempeño de la velocidad de escape de los renacuajos a diferentes temperaturas. El valor de P80 se encuentra a partir de los 22.9⁰ C hasta los 32.3⁰ C, con una temperatura óptima de 28.21⁰ C.

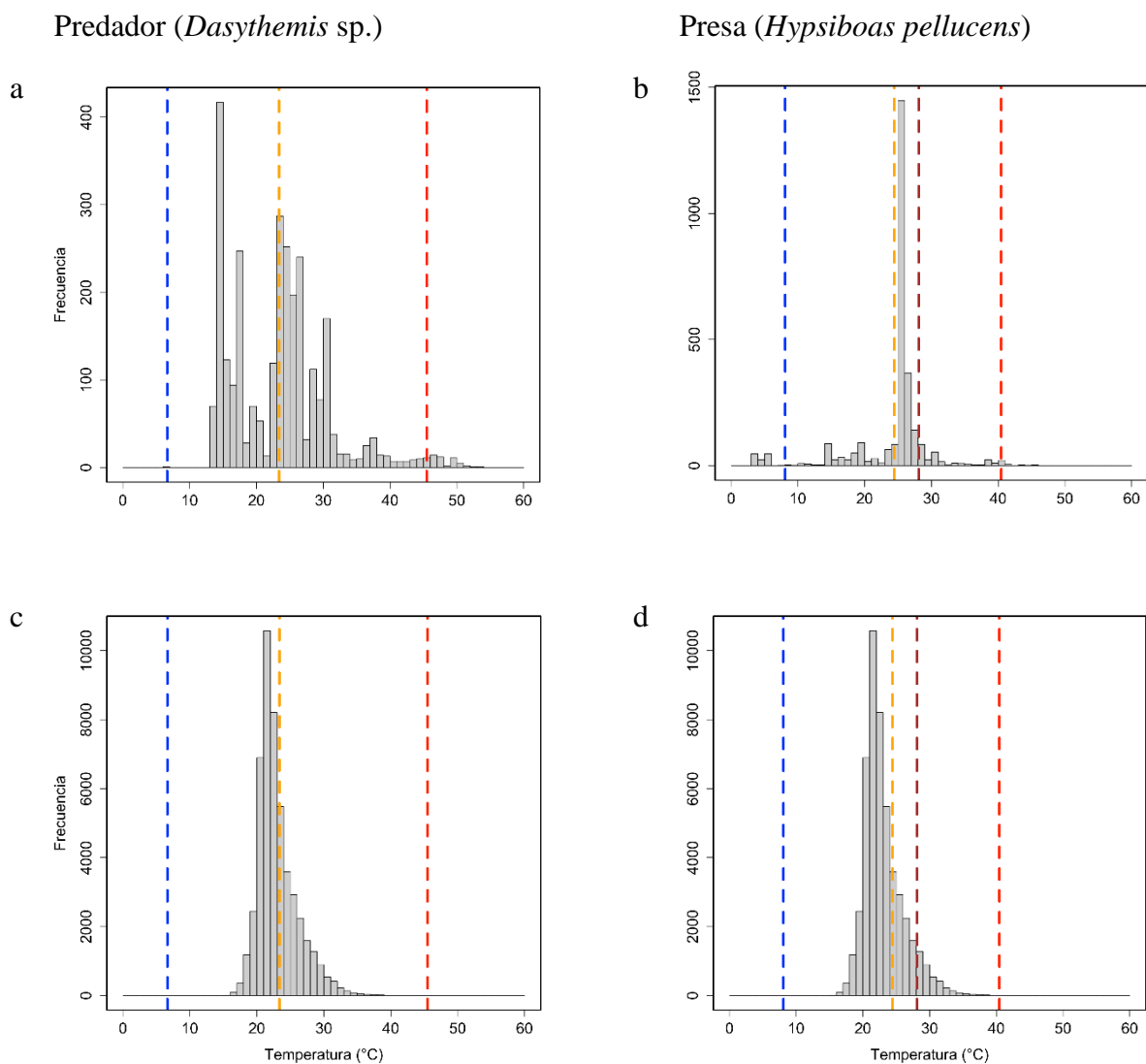


Figura 5. Histogramas de la distribución de las temperaturas ocupadas por las dos especies durante los experimentos de temperatura preferida (a y b) y de la distribución de las temperaturas disponibles en los microambientes monitoreados para las dos especies (c y d). Las líneas de color azul representan el valor de CTmin, las de color rojo el valor de CTmax, la línea naranja la temperatura preferida de la presa (*Hypsiboas pellucens*) y del depredador (*Dasythemis* sp.). La línea café en los gráficos de la presa representa su temperatura óptima.

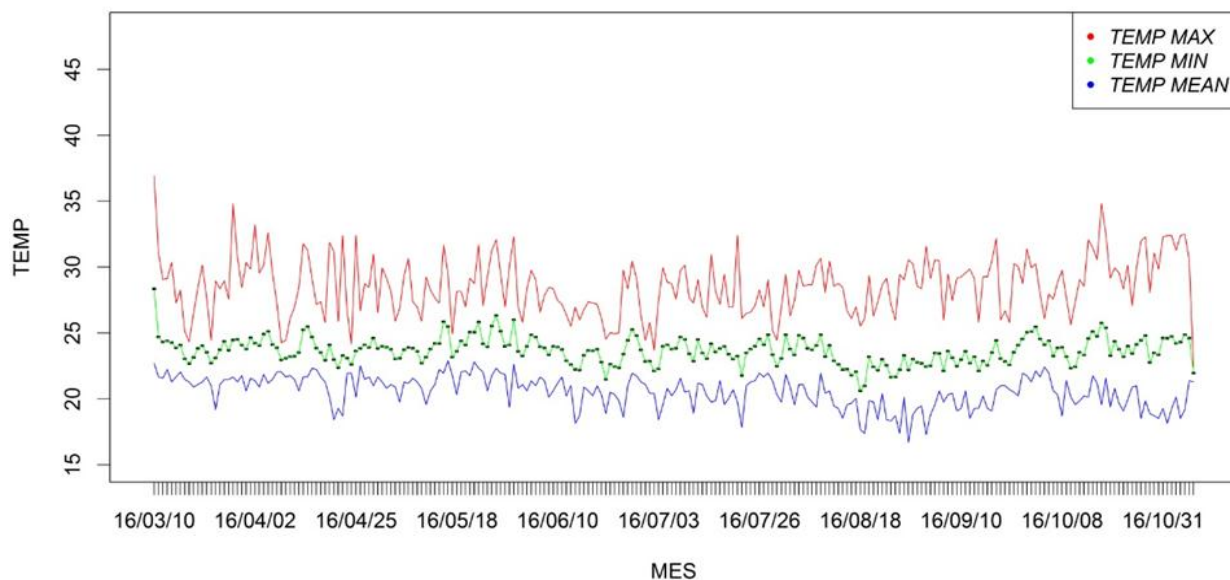


Figura 6. Frecuencia de temperatura en el micro ambiente seco temperaturas registradas cada 15 minutos en la charca seca desde el mes de marzo hasta el mes de diciembre del 2016. Línea roja representa a la temperatura máxima, línea verde a la temperatura promedio y línea azul a la temperatura mínima.

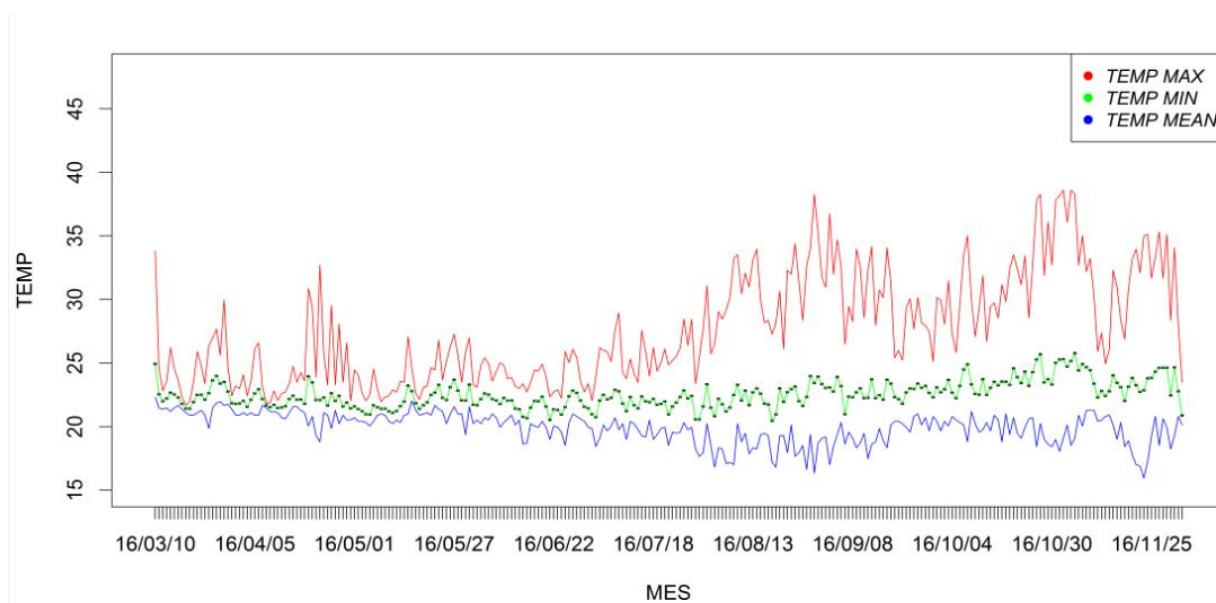


Figura 7. Frecuencia de temperatura en el micro ambiente río temperaturas registradas cada 15 min en la charca río desde el mes de marzo a hasta el mes de diciembre del 2016. Línea roja representa a la temperatura máxima, línea verde a la temperatura promedio y línea azul a la temperatura mínima.



Figura 8. Experimento de temperaturas preferidas, gradiente térmico acuático, bandeja de metal galvanizado con una rejilla plástica (37 x 24) en su interior, la cual está dividida en seis carriles cada cuatro cuadros.

11. TABLAS

Tabla 1. Tolerancia térmica máxima (CT_{max}) y tolerancia térmica mínima (CT_{min}) del depredador (*Dasythemis* sp.) y la presa (*Hypsiboas pelluscens*), desviación y error estándar para cada uno y el rango térmico (Tr) de ambas especies.

	CT_{max}	N	Desviación estándar	Error estándar	CT_{min}	N	Desviación estándar	Error estándar	Tr
Presa	40.45°C	15	0.3248	0.001444	8.08°C	15	0.8686	0.003861	32.37°C
Depredador	45.48°C	15	0.5772	0.002565	6.627°C	15	0.8705	0.003869	38.85°C

Tabla 2. Velocidad promedio/peso de *Hypsiboas pelluscens* a diferentes temperaturas en respuesta al ataque de un depredador, desviación estándar y error estándar de cada tratamiento.

Temperatura	N	Velocidad promedio/peso (cm gr ⁻¹ s ⁻¹)	Desviación estándar	Error estándar
13 ⁰ C	15	22.80	13,8968058	3,58813983
18 ⁰ C	15	55.40	14,321936	3,69790796
23 ⁰ C	15	58.08	19,2210157	4,96284492
28 ⁰ C	15	86.72	33,5912143	8,67321424
33 ⁰ C	15	77.71	29,5635639	9,8545213
34 ⁰ C	15	44.10	13,8052633	3,68961182
35 ⁰ C	15	-	-	-

Tabla 3. Valores de media de temperatura preferida para cada individuo de las especies *Hypsiboas pellucens* y *Dasythemis* sp.

Individuo	<i>Hypsiboas pellucens</i>	<i>Dasythemis</i> sp.
	Media	Media
1	25.75°C	23.74°C
2	26.26°C	25.42°C
3	25.53°C	22.06°C
4	25.15°C	24.39°C
5	25.95°C	16.3°C
6	27.35°C	24.68°C
7	22.92°C	22.51°C
8	21.49°C	29.33°C
9	21.7°C	24.23°C
10	27°C	19.41°C
11	23.4°C	19.72°C
12	29.83°C	28.57°C
13	23.53°C	30.51°C
14	16.94°C	22.23°C
15	22.89°C	22.23°C
16	25.12°C	18.39°C
Promedio	24.4°C	23.4°C

Los valores finales están expresados como el promedio de las medias de cada individuo del depredador (*Dasythemis* sp.) y la presa (*Hypsiboas pellucens*). Estos valores representan la temperatura preferida de cada especie.

Tabla 4. Temperatura máxima, mínima y promedio de los micros ambientes donde fueron colectados ambas especies del periodo de marzo a noviembre para la charca seca y de marzo a diciembre para la charca río.

	Temp Max	Temp Min	Temp mean	Variación térmica
Charca seca	36.9°C	16.71°C	23.65°C	20.19°C
Charca río	38.60°C	15.95°C	22.53°C	22.65°C

Tabla 5. Vulnerabilidad relativa del depredador (*Dasythemis* sp.) y la presa (*Hypsiboas pellucens*), la tolerancia al calentamiento (WT) es la diferencia entre la temperatura máxima del ambiente (Te Max) y la tolerancia crítica máxima (CT_{max}) de ambas especies.

	CT _{max}	Charca río Te Max	Charca seca Te Max	WT Charca río	WT Charca seca
<i>Hypsiboas pellucens</i>	40.45°C	38.60°C	36.9°C	1.85°C	3.55°C
<i>Dasythemis</i> sp.	45.48°C			6.88°C	8.58°C

12. ANEXOS

Anexo 1. Análisis estadísticos de las tolerancias térmicas, prueba de homogeneidad de varianzas (Levene Test), distribución normal (Shapiro Wilk) y no paramétricos (Mann-Whitney-Wilcoxon).

	Shapiro-Wilk	Levene Test	Mann-Whitney-Wilcoxon
CTmax	$p=2.245e-05$	F= 5.1196 $p=0.03161$	$p=3.25e-06$
CTmin	$p=0.1536$	F= 0.1349 $p=0.7162$	$p=0.0001435$

Anexo 2. Pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas de la curva de locomoción para *Hypsiboas pellucens*.

	Shapiro-Wilk	Levene Test
Entre tratamientos	$p=0.104$	$p=0.009296$

Anexo 3. Análisis no paramétricos Kruskal-Wallis de la curva de locomoción.

Chi-square	33.609
df	5
p-value	2.84e-06

Anexo 4. Resultados de análisis de variancia ANOVA para distancia ~ peso en *Hypsiboas pellucens*.

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept)	5.7602	0.7284	7.908	1.42e-11	***
loc_data2\$PESO	13.1637	4.0544	3.247	0.00172	**

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Paola Alejandra Chávez Landi, con CC. 1722374673, autora del trabajo de graduación intitulado “Fisiología térmica de un depredador *Dasythemis* sp. (Odonata: Libellulidae) y su presa *Hypsiboas pellucens* (Anura: Hylidae) y sus posibles implicaciones frente al cambio climático.”, previa la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENECYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito,

Srta. Paola Alejandra Chávez Landi

CC.1722374673