

UCH-FC
MAG-B
P226
C.1

CAMBIOS EN LOS PARÁMETROS DEMOGRÁFICOS COMO RESPUESTA A LAS
PERTURBACIONES AMBIENTALES: EL CASO DE
STRATIODRILUS AEGLAPHILUS (ANNELIDA, HISTRIOBDELLIDAE),
EN UN AMBIENTE CON ENRIQUECIMIENTO ORGÁNICO.

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con mención Ecología

Facultad de Ciencias

por

Rodrigo Pardo Luksic

Diciembre, 2002



Director de Tesis: Dra. Irma Vila P.

Co- Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato.

RODRIGO HERNAN PARDO LUKSIC

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con mención en Biología, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 02 de Octubre de 2002.

Director de Tesis:

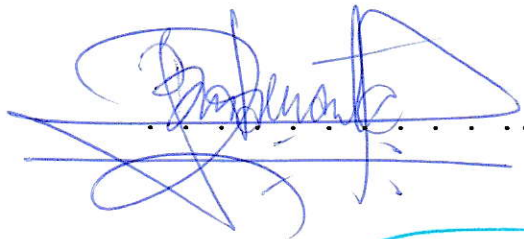
Dra. Irma Vila P.



.....

Co-Director de Tesis

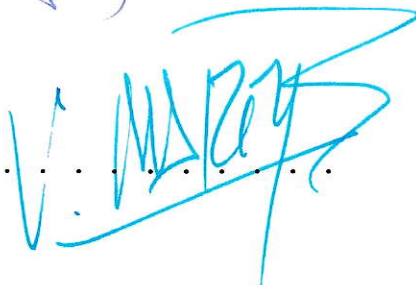
Dr. Ramiro Bustamante



.....

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Víctor Marín



.....

Dr. Mauricio Lima

.....

A MIS PADRES Y A MI TITA

AGRADECIMIENTOS

Mis más sinceros agradecimientos a la Profesora Irma Vila, quien me ha guiado en el camino de la Ciencia y también me ha brindado su apoyo incondicional y amistad.

Al Profesor Ramiro Bustamante por su paciencia y apoyo en la dirección de esta tesis.

Al Profesor Victor Marín, por sus valiosos comentarios y la invaluable ayuda en estadística y matemática.

A la Srta. Vilma Barrera y Sra. Marta Cariceo por su colaboración técnica en la realización de esta tesis.

Y a todas las personas que en forma directa e indirecta hicieron posible el desarrollo de este estudio.

GRACIAS

INDICE DE MATERIAS.

Titulo.	i
Índice.	ii
Lista de Tablas	iii
Lista de figuras.	iv
Lista de figuras del apéndice.	v
Resumen	vi
Abstract.	viii
INTRODUCCION.	1
Hipótesis	5
MATERIALES Y METODOS.	6
RESULTADOS.17
Análisis físicos y químicos del agua.17
Análisis estadístico de los censos.17
Análisis Demográfico.22
DISCUSION.	29
LITERATURA CITADA.	37
APÉNDICE	45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de variables físicas y químicas medidas en la situación control (estero Aguas Claras) y en el Tratamiento (Mezcla 1:1, Maipo: Aguas Claras).	17
Tabla 2.- ANDEVA de medidas repetidas, realizados para los tres estados de vida de <i>S. aeglaphilus</i> .	19
Tabla 3.- Parámetros estimados con el método de programación cuadrática, intervalos de confianza al 95% (IC 95%) generados con bootstrap $N_p=10.000$.	22
Tabla 4.- valores de mortalidad, fecundidad y lambda calculados para la situación control y tratamiento, sus diferencias y la probabilidad de diferencia entre ellas calculada con 10.000 permutaciones.	23

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.-** Diagrama del ciclo de vida de *S. aeglaphilus*. Asociado a *A. laevis* en todos sus estados de vida, se observan los tiempos de residencia en cada estado, estimado en incubaciones de laboratorio. 3
- Figura 2.-** Mapa de la localización de los puntos de muestreo (1) Lugar de recolección de *Aegla laevis* y Agua para la situación control, (2) Lugar donde antiguamente se encontraba *A. laevis* y *Stratioidrilus aeglaphilus*, donde se extraigo el agua para la mezcla de agua contaminada. 7
- Figura 3.-** (a) Modelo de tres estados de *Stratioidrilus aeglaphilus*: huevo (H), juveniles (J) y adultos (A). S_i probabilidad de sobrevivir desde estado i al siguiente, P_i probabilidad de quedarse en el estado i , F_A fecundidad por individuo de los Adultos y I el crecimiento poblacional (b) Matriz de proyección [A] que incorpora los parámetros del modelo de tres estados. 12
- Figura 4.-** (a)huevos, (b) Juveniles y (c) Adultos presentes en la situación control, en los censos, las barras son el intervalo de 95% confianza del promedio de las cuatro replicas, el intervalo entre censos son tres días. 20
- Figura 5.-** (a) huevos, (b) Juveniles y (c) Adultos presentes en la situación de agua contaminada, en cada uno de los censos, las barras son el intervalo de 95% confianza del promedio de las cuatro replicas, el intervalo de entre censos son tres días. 21
- Figura 6.-** Estructura de edad estable de las poblaciones de *S. aeglaphilus* en la situación control y sometida a contaminación (H) Huevos, (J) Juveniles y (A) Adultos. 24
- Figura 7.-** Contribución de cada parámetro demográfico al cambio total del crecimiento poblacional, P_i es la probabilidad de estasis del estado i , S_i es la probabilidad de crecimiento del estado i , F_A corresponde a la fecundidad del estado adulto. 26
- Figura 8.-** Elasticidad obtenidas de las matrices demográficas en (A) el tratamiento con agua contaminada y (B) el control. P_i es la probabilidad de estasis del estado i y S_i es la probabilidad de crecimiento del estado i , para el estado Adulto corresponde a la fecundidad. 27

LISTA DE FIGURAS DEL APENDICE

- Figura A1.-** Mortalidad de Huevos (1-(SH+PH)), $NP > \text{obs} = 361$, $p < 0.0362$, la línea es el valor observado (0.384). 45
- Figura A2.-** Mortalidad de Juveniles (1-(SJ+PJ)), $NP > \text{obs} = 6327$, $p < 0.6328$, la línea es el valor observado (0.2213). 45
- Figura A3.-** Mortalidad de Adultos (1- PA), $NP > \text{obs} = 409$, $p < 0.041$, la línea es el valor observado (0.3559). 46
- Figura A4.-** Fecundidad de Adultos, $NP > \text{obs} = 8889$, $p < 0.889$, la línea es el valor observado (0.2339). 46
- Figura A5.-** Lambda $N_t > \text{obs} = 758$, $p < 0.076$, la línea es el valor observado (0.1085) 47
- Tabla A1.-** Valores de distancia máxima de Kolmogorov-Smirnov (D) para las comparaciones de distribución de estados de *S. aeglaphilus* entre las veinte Aeglas extraídas al inicio del experimento ($t=0$). 48
- Tabla A2.-** Valores de la probabilidad la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov para las comparaciones de distribución de estados de *S. aeglaphilus* entre las veinte Aeglas extraídas al inicio del experimento ($t=0$). 49

RESUMEN

Se realizó un experimento de respuesta de tabla de vida (ERTV) para investigar los efectos en las variables de historia de vida de *Stratidrilus aeglaphilus*, al ser sometido a una dilución al 50% de la contaminación orgánica presente en el río Maipo, un antiguo hábitat de este organismo.

La población se dividió en tres estados: huevos, juveniles y adultos. Estimándose los parámetros demográficos con el método de programación cuadrática, ajustando nueve censos a una matriz estructurada en tres estados. Se determinó que la contaminación orgánica provoca una disminución significativa en el número de individuos presentes en todos los estados de vida analizados, pero estas diferencias no se reflejan en cambios significativos en el crecimiento poblacional (λ), debido a que la contaminación presenta efectos antagónicos en los estados de vida de *S. aeglaphilus*. Los huevos aumentan significativamente su mortalidad mientras los adultos la disminuyen, además de aumentar su fecundidad. Manteniéndose en ambos casos las poblaciones cercanas al equilibrio estacionario.

Palabras claves: matrices poblacionales; modelos estructurados en estados; experimento de respuesta de tabla de vida; elasticidad; *Stratiodrillus aeglaphilus*; método de programación cuadrática.

ABSTRACT

A life table response experiment (LTRE) was performed to investigate the effect in the life history variables of *Stratiodrillus aeglaphilus*, subjected to a 50% dilution of organic contamination present in the Maipo river, an old habitat of this organism.

The population was divided in three states: eggs, juveniles and adults. The demographic parameter was estimated with the quadratic programming method, adjusting nine censuses to a state structured matrix. The organic contamination caused a significant decrease in the number of individual present in all life states analyzed, but these differences are not reflected in significant changes in the population growth rate (λ), because the contamination presents antagonistic effects in the life states of *S. aeglaphilus*. The eggs increase significantly their mortality while the adults diminish it, besides increasing their fecundity. Staying in both cases the populations near to the stationary balance.

Keywords: Matrix population; state-structured model; life table response experiment; elasticity; *Startiodrilus aeglaphilus*; quadratic programming method.

INTRODUCCION

Las perturbaciones ambientales, ya sean estas de origen natural o antrópico, afectan todos los niveles de organización biológicos (Suter, 1993) y pueden tener efectos diversos en las poblaciones, al actuar simultáneamente sobre varios atributos de historia de vida. En la mayoría de los casos estos cambios se reflejan en la abundancia de las poblaciones dichos organismos. En algunos casos, sin embargo, los efectos demográficos pueden ser complejos y el análisis de patrones de abundancia no es suficiente para esclarecer los mecanismos involucrados.

En los sistemas límnicos, los cambios ambientales de mayor importancia se relacionan a las oscilaciones en el caudal y al incremento antropogénico de materia orgánica (Haslam, 1995; Gasita & Resh, 1999). *Aegla laevis* (Latreille, 1818) (Crustáceo Decapodo, Anomuro), endémico de Chile, habita los humedales de la cuenca del río Maipo, asociado, principalmente, a los fondos pedregosos de los ríos. Las mayores abundancias se han reportado en las zonas de alta oxigenación, alcanzado densidades de 250 ind./m² (Bahamonde y López, 1961). *A. laevis*, alberga una compleja comunidad de epibiontes: protozoos ciliados (Clamp, 1988, 1992), temnocéfalos (Dioni, 1973) y poliquetos del género

Stratiodrillus (Annelida, Histrobdellidae) (Harrison, 1928; Bahamonde y Lopez, 1963; Vila y Bahamonde, 1985) los que se han visto afectados tanto por la disminución de Aeglas (Bahamonde et al., 1998) como por los cambios ambientales, especialmente al aumento de materia orgánica producto del paso por distintas localidades rurales que evacuan sus desechos directamente a los ríos (Bahamonde et al., 1998). *Stratiodrillus aeglaphilus* (Vila & Bahamonde, 1985), desarrolla todas las etapas del ciclo de vida sobre *Aegla* (Steiner & Amaral, 1999) (Fig. 1): Los huevos, que pueden variar en diámetro, desde los 99 hasta los 213 μm , se encuentran en la cavidad branquial, sobre los flancos epimerales, en la zona de mayor circulación de agua. Del huevo emerge un individuo juvenil que se desplaza en las pleurobranquias; los adultos se movilizan, principalmente, encima del caparazón de *Aegla* donde se alimentan de protozoos coloniales del grupo de los Epistylidae (Vila, 1962; Moyano et al., 1993). Su ciclo de vida, de corta duración y asociado a un único hospedador sumado a su reducido tamaño, facilitan el estudio de la demografía y de los posibles efectos que producirían las variaciones ambientales, en la dinámica poblacional de *S. aeglaphilus*.

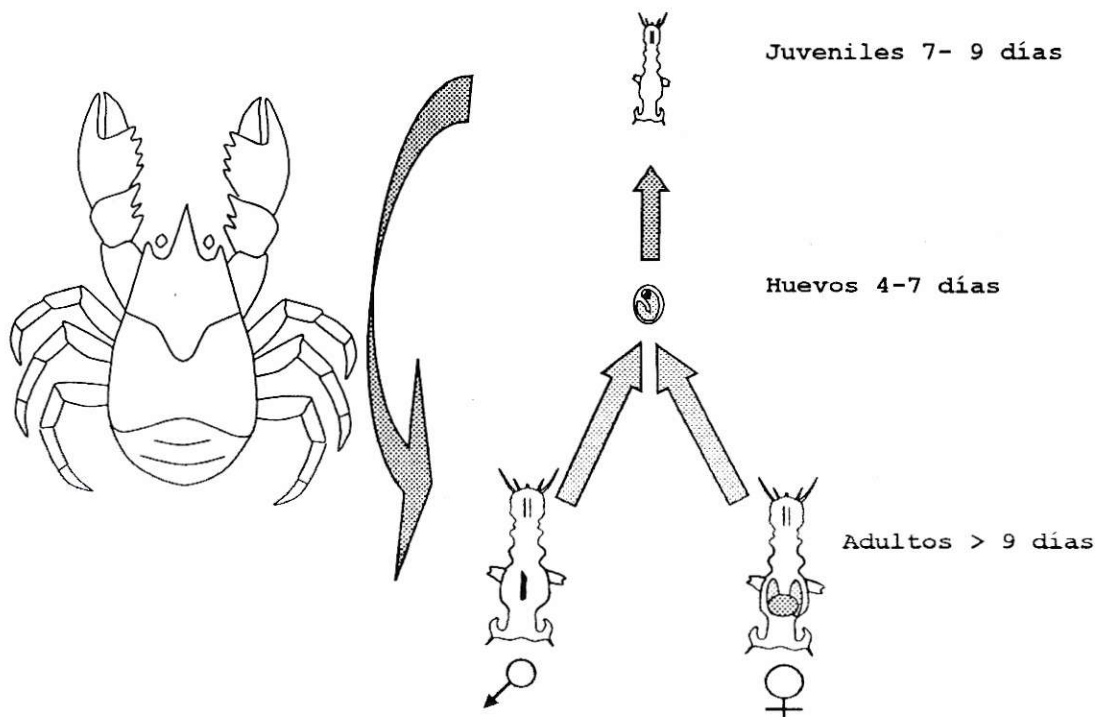


Figura 1.- Diagrama del ciclo de vida de *S. aeglaphilus*. Asociado a *A. laevis* en todos sus estados de vida, se observan los tiempos de residencia en cada estado, estimado en incubaciones de laboratorio.

La información disponible muestra que cambios en la calidad de agua, pueden afectar las variables demográficas (e.g. crecimiento, reproducción, sobrevivencia) de las poblaciones que habitan dichos ecosistemas (Mariappan et al., 1997; Haslam, 1995). Sin embargo, estas alteraciones no siempre se reflejan en la tasa neta de crecimiento poblacional, λ , debido a que algunas variables demográficas tienen poco impacto a nivel poblacional o en algunos casos

los efectos de la perturbación pueden ser antagónicos entre variables demográficas anulándose entre sí (Caswell, 2000).

De acuerdo a lo anterior, resulta importante analizar la contribución de las variables demográficas sobre λ , en las poblaciones de especies nativas, como *S. aeglaphilus*, frente a perturbaciones ambientales por enriquecimiento orgánico, alteración principal de los sistemas límnicos de la zona central de Chile.

HIPOTESIS

- La tasa de crecimiento poblacional (λ) decrece significativamente frente al incremento de la materia orgánica.
- Los estados de desarrollo de *S. aeglaphilus* serían afectados de distinta forma y magnitud por la presencia de contaminantes orgánicos:
 - Los adultos, al aumentar los recursos alimenticios, se verán afectados positivamente por la contaminación orgánica, mostrando una mayor fecundidad y supervivencia que en la situación control.
 - Los huevos no serán afectados inicialmente por la contaminación orgánica, debido a éstos se desarrollan dentro del hospedero y además poseen una cubierta protectora.
 - Los juveniles aumentarían su mortalidad, ya que son estos los que tienen el primer encuentro con los contaminantes orgánicos, este cambio entre la situación protegida que implica el estado huevo y el medio, sería demasiado estresante para los juveniles.

MATERIALES Y METODOS

Diseño experimental

Se extrajeron 120 *A. laevis* de tamaño similar ($12,58 \pm 0,498$; $x \pm 2ee$), del estero Aguas Claras (Fig. 2). Las aguas de este río como las del río Maipo se caracterizaron, midiendo *in situ* la temperatura con un termómetro digital; el pH con un medidor de pH modelo HI 8314 de Hanna Instruments y la conductividad con un conductivímetro digital modelo VWR 23226-523. En laboratorio se cuantificó el oxígeno disuelto, con el método de Winkler; la turbiedad se midió con un turbidímetro Hach modelo 2010; el fósforo total y el nitrógeno total se analizaron con la metodología de Mühlhauser et al. (1986).

Se capturó 120 Aeglas las que fueron transportadas al laboratorio de Limnología de la Universidad de Chile y mantenidas, por siete días, con aireación constante en un acuario común, dentro de una cámara de incubación, con temperatura controlada (15°C). Durante este periodo y el de experimentación se midió semanalmente el pH con un pH-metro de membrana digital modelo HI 8314 de Hanna Instruments y diariamente se midió la temperatura con un Termómetro digital modelo HI 9060 de Hanna Instruments,

este termómetro se mantuvo dentro de un recipiente con agua durante todo el experimento, registrando así la temperatura máxima y mínima del día.

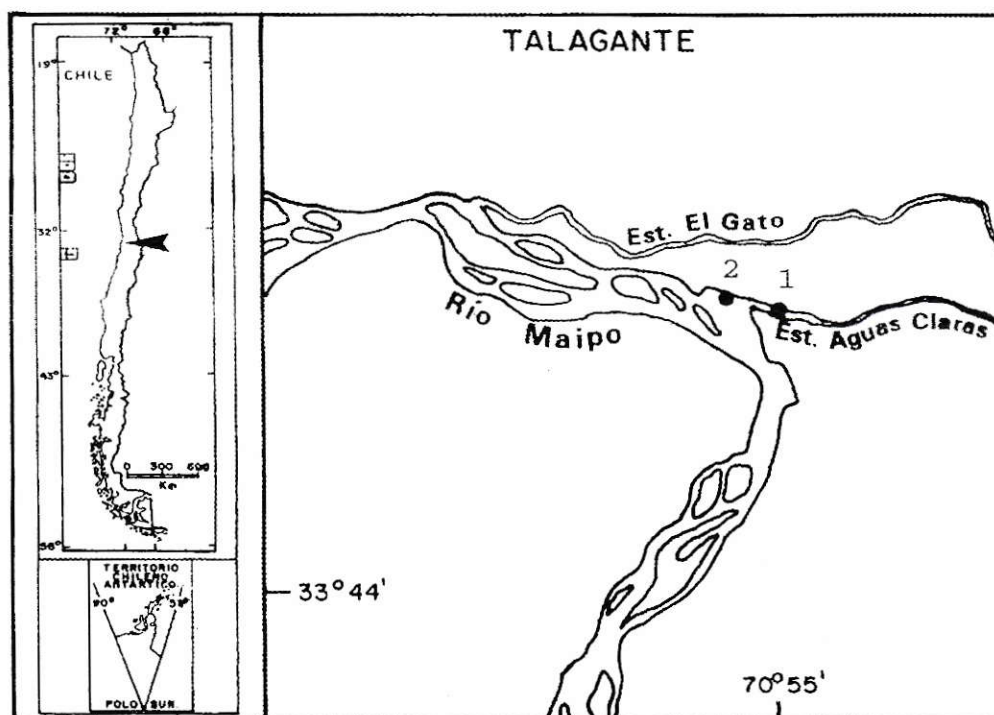


Figura 2.- Mapa de la localización de los puntos de muestreo (1) Lugar de recolección de *Aegla laevis* y Agua para la situación control, (2) Lugar donde antiguamente se encontraba *A. laevis* y *Stratiodrillus aeglaphilus*, donde se extraigo el agua para la mezcla de agua contaminada.

Para asegurar homogeneidad *S. aeglaphilus* entre Aeglas se extrajeron 20 Aeglas, al comienzo del experimento, y se puso a prueba la homogeneidad de las poblaciones de *S. aeglaphilus* entre hospedadores, en cuanto a cantidad de individuos presentes, mediante un ANDEVA de dos vías sin replica (Zar, 1996), tomando como factores los estados funcionales de *S. aeglaphilus* y las Aeglas. También se comparó la estructura poblacional de *S. aeglaphilus* entre Aeglas, esto se realizó mediante la prueba de Komogorov-Smirnov (Zar, 1996) entre las 20 Aeglas.

Las 120 Aeglas restantes se dividieron aleatoriamente en dos acuarios similares, uno correspondiente al control, con agua del estero Aguas Claras microfiltrada y al tratamiento experimental, con una dilución 1:1 de agua procedente del río Maipo y agua del estero Aguas Claras previamente microfiltrada con un filtro de fibra de vidrio de 0,7 μ m de abertura de poro. No se utilizó directamente el agua del río Maipo, debido a que en nuestras prospecciones no encontramos indicios de macroinvertebrados en sus aguas. Esto nos hace suponer que esta agua causaría la muerte de *S. aeglaphilus* y de sus hospederos.

Para asegurar que el tiempo entre censos no fuese mayor a la duración del estado de vida más corto, se realizó una incubación *S. Aeglaphilus* en cápsulas Petri estimándose la duración de los estados de vida en esta especie. El tiempo de permanencia en el estado huevo varió entre cuatro y siete días, mientras la permanencia en el estado juvenil fue de siete a nueve días y los adultos sobrevivían más de nueve días (Fig. 1). Con esta información se consideró que un intervalo de tres días entre censos garantizaría que ningún estado de vida escaparía a los censos.

En cada censo, se extrajeron cuatro Aeglas por tratamiento, para censar las poblaciones de *S. aeglaphilus*. Cada censo consistió en un recuento y clasificación de los individuos en función de los estados funcionales definidos para esta especie, obteniéndose así un vector de distribución de estados funcionales para cada censo.

Como primer nivel de análisis se realizó ANDEVAS de medida repetida (Zar, 1996) para cada estado del ciclo de vida en el tiempo, comparándose el número de individuos en el estado de vida entre la condición experimental y la situación control.

Análisis demográfico

El análisis del efecto de las variables demográficas sobre λ puede realizarse por medios prospectivos o retrospectivos (Horvitz et al. 1997; Caswell, 2000). La aproximación prospectiva, examina las propiedades de la matriz demográfica, analizando la sensibilidad de λ a cambios en las variables demográficas, pudiéndose analizar en términos absolutos o porcentuales, el cual se conoce como análisis de elasticidad (Caswell, 2000).

El método retrospectivo analiza el efecto de perturbaciones naturales o experimentales sobre las variables demográficas, evaluando los cambios en las variables de historia de vida que hacen cambiar λ , como en los *Experimentos de Respuesta de Tabla de Vida* (ERTV), que utilizan la tabla de vida y la matriz de proyección de la población como variables respuesta en un diseño experimental (Caswell, 1989). Los ERTV se diseñaron para evaluar las respuestas poblacionales ante factores ambientales, y han sido utilizados exitosamente para conocer los efectos en las poblaciones a cambios en variables ambientales tales como: pH (Walton et al., 1982) y Temperatura (Birch, 1953); incorporación de contaminantes como metales pesados (Gentile et al., 1982) y compuestos

químicos (Hummon & Hummon, 1975; Allan & Daniels, 1982). Esta aproximación ha demostrado su utilidad en los casos en que los efectos de las alteraciones en la supervivencia y la reproducción son de magnitudes desiguales, o tienen efectos opuestos en las diferentes etapas del ciclo de vida. Esto, debido a que esta aproximación separa y cuantifica el efecto del factor de tratamiento sobre λ , en los aportes que hacen las tasas vitales de cada uno de los estados sobre λ (Levin et al., 1996). La ventaja de los ERTV sobre otros métodos es la combinación de la sensibilidad de λ a las variables de historia de vida, con los cambios demográficos observados, cuantificando la influencia actual de las variables demográficas cuando el crecimiento poblacional cambia en el tiempo o en el espacio (Caswell, 1989; Levin et al., 1996; Hortvitz et al. 1997).

Para realizar los análisis demográficos se promedió el número de individuos presentes en cada uno de los estados funcionales, observados en los cuatro hospederos, para cada evento censal. Estos promedios se ordenaron como una serie de tiempo de vectores de distribución de estados funcionales. Se estimó la matriz de proyección para la situación control y para el tratamiento con agua contaminada, usando el método de programación cuadrática

descrito por Wood (1994, 1997). Con este método se puede estimar la matriz de proyección basado en los censos y restringida al ciclo de vida (Fig. 3).

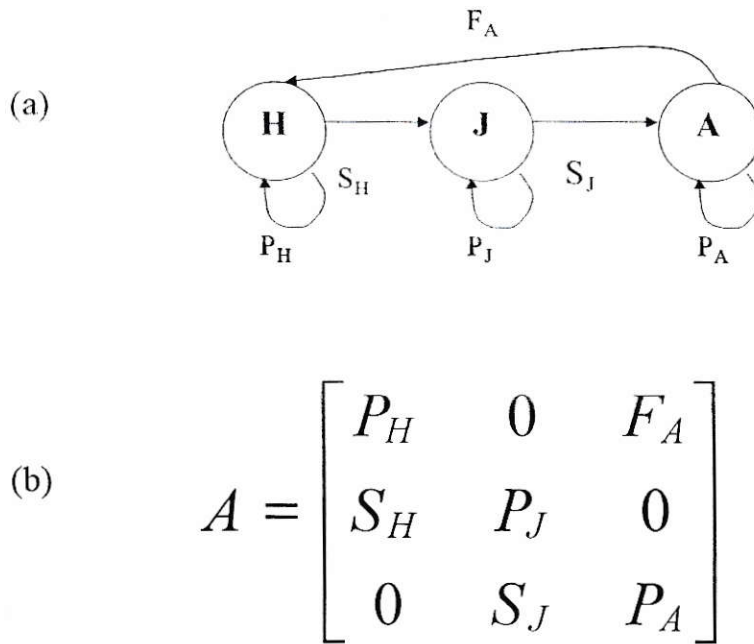


Figura 3.- (a) Modelo de tres estados de *Stratiodrillus aeglaphilus*: huevo (H), juveniles (J) y adultos (A). S_i probabilidad de sobrevivir desde estado i al siguiente, P_i probabilidad de quedarse en el estado i , F_A fecundidad por individuo de los Adultos y λ el crecimiento poblacional (b) Matriz de proyección [A] que incorpora los parámetros del modelo de tres estados.

Una vez obtenidas las matrices que describen la dinámica de las poblaciones de *S. aeglaphilus* en el tratamiento y en el control, se calculó la elasticidad (E)

de λ a cambios en las probabilidades de permanencia en un estado (P_i), la probabilidad de paso de un estado al siguiente (S_i) y la fecundidad (F_i), la elasticidad se calculó como:

$$E = \left(\frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \right) \quad (\text{Caswell, 2000})$$

Para analizar el efecto del incremento de materia orgánica sobre lambda, relativo al control, se descompuso en la contribución relativa de los términos de sobrevivencia, permanencia y fecundidad de cada una de las clases, usando la formula descrita por Caswell (1989)

$$\lambda^{(k)} \approx \lambda^{(c)} + \sum_{ij} (a_{ij}^{(k)} - a_{ij}^{(c)}) \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \Big|_{(A^{(k)}+A^{(c)})/2}$$

donde $\lambda^{(k)}$ y $\lambda^{(c)}$ son los valores de λ para el tratamiento k y el control, respectivamente. Cada término en la sumatoria, es la contribución de la diferencia en el elemento a_{ij} al efecto total del tratamiento k sobre lambda.

Se estimaron los intervalos de confianza para cada uno de los parámetros de la matriz de proyección y para lambda utilizando el método de remuestreo de bootstrap (Krebs, 1989; Levin et al, 1996; Hansen et al., 1999), este se realizó independientemente para el control y el tratamiento. Las aleatorizaciones consistieron en remuestreos con reemplazo entre las cuatro replicas de cada evento censal, las que manteniendo el número de muestras igual al del experimento, se promediaron, repitiéndose el procedimiento para cada evento censal, obteniéndose así una serie temporal de promedios, que se utilizó para estimar la matriz de proyección mediante programación cuadrática. Este procedimiento se repitió 10.000 veces, en cada ocasión se registró el valor de cada parámetro de la matriz y el valor de lambda, obteniéndose la distribución para cada uno de ellos, luego con el método del percentil se obtuvieron los intervalos de confianza al 95%.

Los intervalos de confianza obtenidos con bootstrap son buenos descriptores de la variación de los parámetros, pero no son útiles para poner a prueba si existen diferencias entre los parámetros obtenidos en el control y el tratamiento (Caswell, 2000). Para ello, se utilizó el método de permutación (Manly, 1995), poniéndose a prueba la

hipótesis nula de que el tratamiento recibido no tiene efecto sobre lambda. utilizándose como test estadístico:

$$\theta = \left| \lambda^{(tratamiento)} - \lambda^{(control)} \right|$$

Bajo la hipótesis nula, $\theta = 0$. Se calculó la distribución de θ bajo la hipótesis nula por medio de permutación de los vectores de distribución de estados, manteniendo el tamaño muestral para cada tratamiento. En cada permutación se calculó θ . Utilizándose una muestra de 10.000 permutaciones (N_p).

Para encontrar la probabilidad de rechazar H_0 se computó:

$$P[\theta \geq \theta_{obs} | H_0] = \frac{\# \{ \theta^{(i)} \geq \theta_{obs} \} + 1}{N_p + 1}$$

Donde $\# \{ \theta^{(i)} \geq \theta_{obs} \}$ es el número de valores de θ mayores que el observado y el uno extra en el numerador y denominador corresponden al caso observado, que bajo la hipótesis nula es una permutación más. Si esta probabilidad es inferior a 0,05 se rechaza H_0 .

De la misma forma se puso a prueba las hipótesis de ausencia de efecto del incremento de la materia orgánica sobre la mortalidad los distintos estados y la fecundidad de los adultos. La mortalidad se calculó como $Z_i = 1 - (S_i + P_i)$, para los huevos y los juveniles y como $Z_A = 1 - P_A$, para los adultos, cuya fecundidad es igual al parámetro F_A de la matriz de proyección. Para cada uno de estos parámetros se calculó la distribución de $\bar{\theta}$ con 10.000 repeticiones, utilizándose como test estadístico para las mortalidades:

$$\theta = \left| Z_i^{(tratamiento)} - Z_i^{(control)} \right| = 0$$

y para la fecundidad:

$$\theta = \left| F_A^{(tratamiento)} - F_A^{(control)} \right| = 0$$

RESULTADOS

Análisis físicos y químicos del agua:

El control y el tratamiento presentan valores similares de pH, Temperatura y oxígeno disuelto (Tabla 1). Los nutrientes presentan mayor variación, siendo más elevados en el tratamiento que en el control: el nitrógeno total es dos veces mayor y el fósforo total es casi diez veces más alto en el tratamiento. Además, la turbiedad es trece veces mayor en el tratamiento (Tabla 1)

	Control		Tratamiento	
Oxígeno	8,52	mg L ⁻¹	8,23	mg L ⁻¹
N (total)	204,00	mg L ⁻¹	432,00	mg L ⁻¹
P (total)	15,4	mg L ⁻¹	144,25	mg L ⁻¹
Turbiedad	2,9	UNT	38	UNT
Temperatura	15,4	°C	15,3	°C
PH	8,0		7,1	

Tabla 1.- Valores de variables físicas y químicas medidas en la situación control (estero Aguas Claras) y en el Tratamiento (Mezcla 1:1, Maipo: Aguas Claras).

Análisis estadístico de los censos:

No se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones provenientes de las 20 Aeglas extraídas al principio del experimento. Estas resultaron homogéneas en

términos del número de *S. aeglaphilus* presentes en las Aeglas (ANDEVA de dos vías sin replica, $P > 0,39$, $F_{19}=1,17$). Se encontraron diferencias entre el número de individuos presentes en los estados de huevo, juvenil y adulto (ANDEVA de dos vías sin replica, $P << 0,0001$, $F_2=77,31$). Además la distribución de estos estados no presentó diferencias significativas entre las 20 Aeglas analizadas (Tabla A1).

El incremento de materia orgánica disminuyó significativamente la densidad de individuos presentes en los tres estados de vida de *S. aeglaphilus* (Tabla 2; Fig. 4 y 5). La densidad de huevos y adultos varió significativamente entre tiempos, los juveniles tuvieron un efecto marginal del tiempo (Tabla 2; Fig. 4 y 5). Los tres estados presentaron un marcado efecto de interacción del tratamiento y el tiempo (Tabla 2)

Estado	Factor	Fuente de Variación	G.L	F	P	
Huevos	Entre	Tratamiento	1	157,71	<<0,001	***
		Error	6			
	Dentro	Tiempo	8	3,713	0,002	**
		Tiempo*Tratamiento	8	5,212	<<0,001	***
		Error	48			
Juveniles	Entre	Tratamiento	1	366,32	<<0,001	***
		Error	6			
	Dentro	Tiempo	8	2,082	0,056	n.s
		Tiempo*Tratamiento	8	2,207	0,043	*
		Error	48			
Adultos	Entre	Tratamiento	1	26,92	0,002	**
		Error	6			
	Dentro	Tiempo	8	3,808	0,002	**
		Tiempo*Tratamiento	8	3,084	0,007	**
		Error	48			

Tabla 2.- ANDEVA de medidas repetidas, realizados para los tres estados de vida de *S. aeglyphilus*.

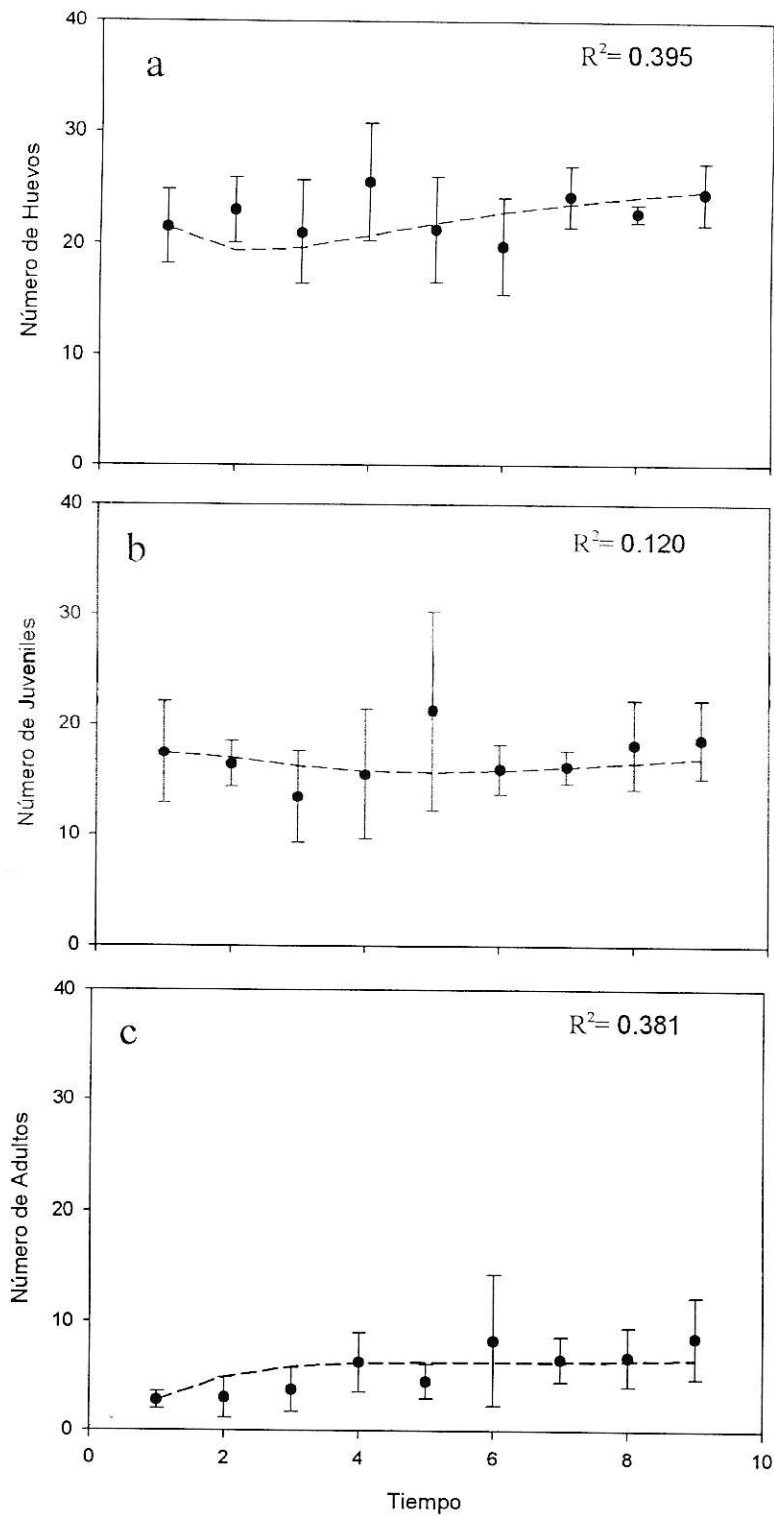


Figura 4.- (a) Huevos, (b) Juveniles y (c) Adultos presentes en la situación control, en los censos, las barras son el intervalo de 95% confianza del promedio de las cuatro replicas, el intervalo entre censos son tres días.

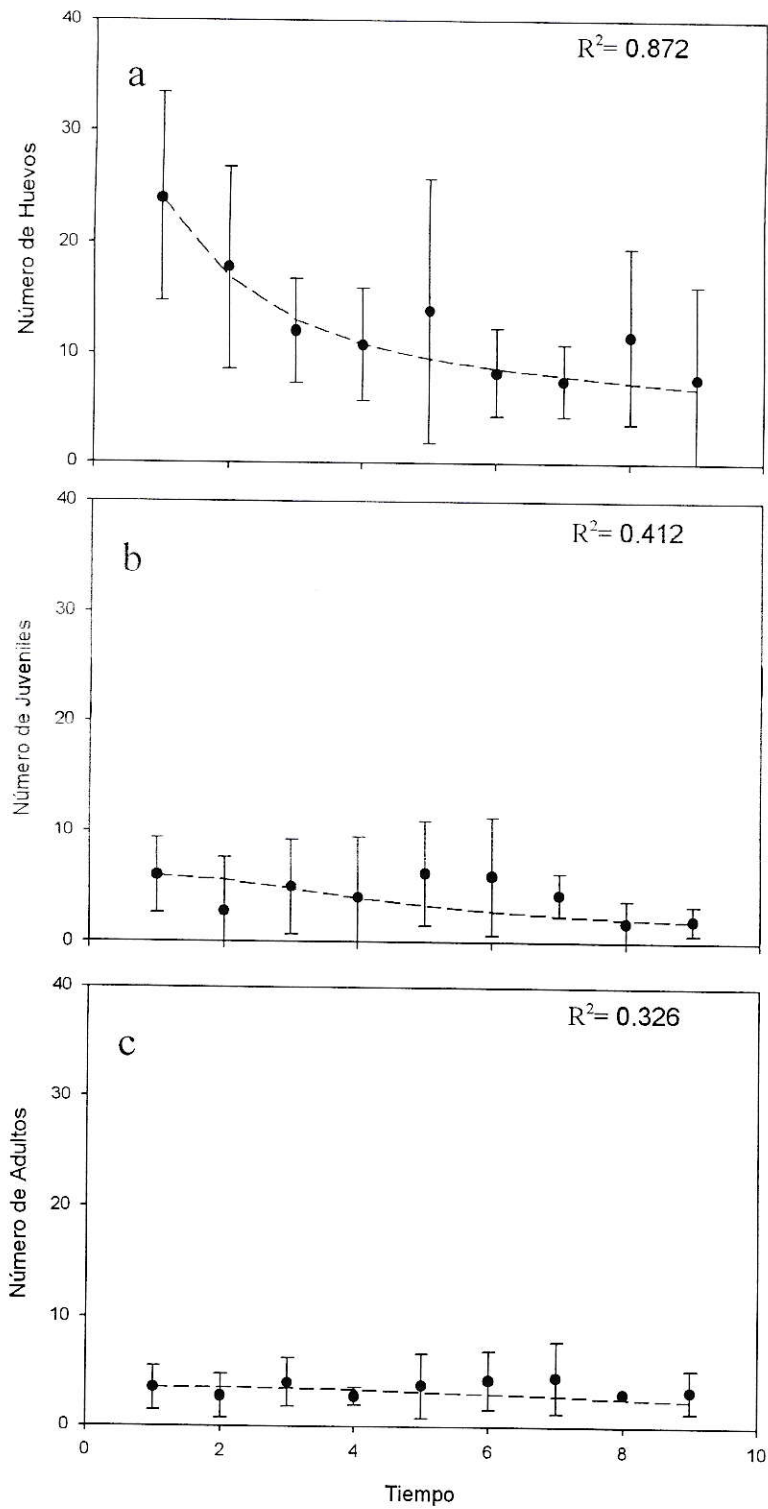


Figura 5.- (a)Huevos, (b) Juveniles y (c) Adultos presentes en la situación de agua contaminada, en cada uno de los censos, las barras son el intervalo de 95% confianza del promedio de las cuatro replicas, el intervalo de entre censos son tres días.

Análisis Demográfico:

En líneas generales, el control presenta valores mayores en las probabilidades de permanencia en el estado huevo y juvenil, como también en las probabilidades de paso de huevo a juvenil y la de Juvenil a Adulto (Tabla 3). El tratamiento presenta una mayor probabilidad de permanencia en el estado adulto y una mayor fecundidad, pero la probabilidad de permanencia en el estado juvenil como también la probabilidad de paso de juvenil a adulto tienen límites inferiores iguales a cero en el tratamiento.

Parámetro	Condición	Observado	I C 95%	
			Inferior	Superior
P_H	Control	0.7867	0.6007	0.9224
	Tratamiento	0.5346	0.2454	0.7216
P_J	Control	0.7141	0.4641	0.8942
	Tratamiento	0.6078	0	0.7919
P_A	Control	0.4885	0.2412	1
	Tratamiento	0.8444	0.3416	0.9860
S_H	Control	0.2133	0.0774	0.3994
	Tratamiento	0.0814	0.0135	0.2563
S_J	Control	0.2038	0.0424	0.2961
	Tratamiento	0.0888	0	0.4595
F_A	Control	0.8973	0.3148	1.6775
	Tratamiento	1.1312	0.4323	2.2191
λ	Control	1.0230	0.9935	1.0852
	Tratamiento	0.9145	0.8209	0.9864

Tabla 3.- Parámetros estimados con el método de programación cuadrática, intervalos de confianza al 95% (IC 95%) generados con bootstrap $N_p=10.000$.

El incremento de materia orgánica tiene efectos antagónicos en los huevos y adultos de *S. aeglaphilus*, mientras los huevos presentan una mortalidad significativamente mayor, los adultos la disminuyen significativamente (Tabla 4), los juveniles no presentan diferencias significativas en su mortalidad al ser sometidos a los contaminantes, al igual que la fecundidad de los adultos que no se ve afectada significativamente por la contaminación (Tabla 4).

Parámetro	Tratamiento	Control	Diferencia	P
Z_H	0.3840	0	0.3840	$P < 0.0362$ *
Z_J	0.3034	0.0821	0.2213	$P < 0.6328$
Z_A	0.1556	0.5115	0.3559	$P < 0.041$ *
F_A	1.1312	0.8973	0.2339	$P < 0.889$
λ	0.9145	1.0230	0.1085	$P < 0.0759$

Tabla 4.- valores de mortalidad, fecundidad y lambda calculados para la situación control y tratamiento, sus diferencias y la probabilidad de diferencia entre ellas calculada con 10.000 permutaciones.

La estructura de estados funcionales estables en el tratamiento, calculada como el vector propio derecho correspondiente al valor propio dominante, difiere significativamente del control ($X^2=16,62$; G.L 2 $p < 0,001$), presenta un 11,2% más de huevos, mientras los juveniles

descienden en un 18,8% y los adultos muestran un aumento de 7,5% (Fig. 6).

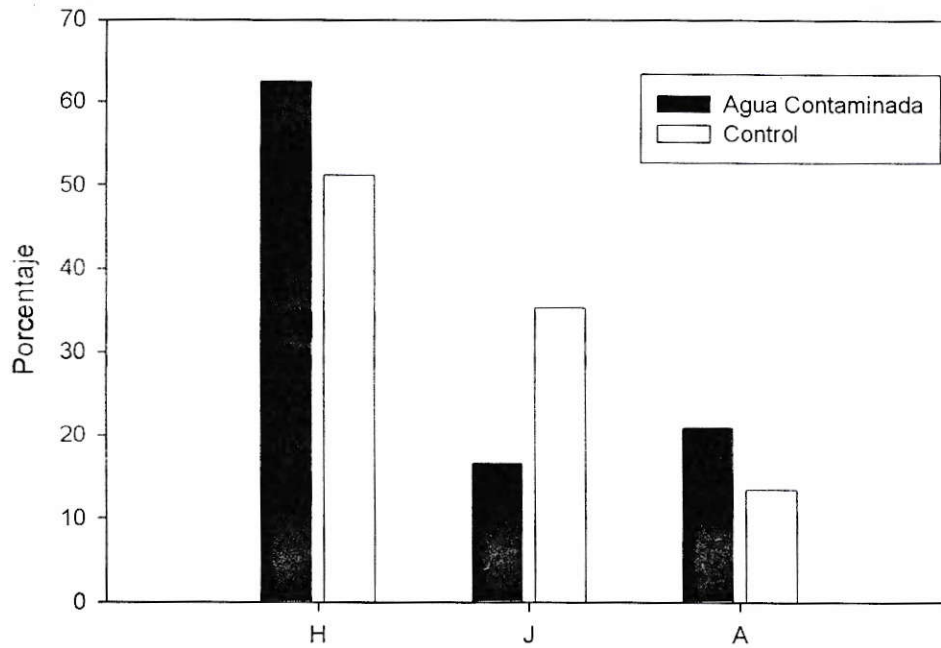


Figura 6.- Estructura de edad estable de las poblaciones de *S. aeglyphilus* en la situación control y sometida a contaminación (H) Huevos, (J) Juveniles y (A) Adultos.

El parámetro Lambda, que mide la tendencia global de crecimiento o decrecimiento de la población, es mayor en la situación Control, con un valor superior a uno ($\lambda=1.0230$), indicando que la población en la situación control está creciendo, mientras que en el tratamiento Lambda es menor a uno ($\lambda=0.9145$) indicando un decaimiento de la población

sometida a incremento de materia orgánica. Estos valores difieren en sus intervalos de confianza al 95%. Pero al poner a prueba la hipótesis con el método de permutación, se encontró que este parámetro difería marginalmente ($P > 0,076$, $N_t = 10.000$; Fig. A5).

Al descomponer el aporte de los cambios en cada uno de los parámetros sobre los cambios en Λ , se observó que la respuesta, al incremento de materia orgánica, de los estados iniciales de ciclo de vida de *S. aeglyphilus* (huevos y juveniles), medidos como probabilidad de permanencia en el estado y como probabilidad de paso al estado siguiente, tienen un efecto negativo sobre Λ (Fig. 7). La supervivencia y la fecundidad de los adultos del estado adulto responden de forma contraria frente al incremento de materia orgánica afectando positivamente al parámetro Λ (Fig. 7).

La elasticidad de Λ en relación con cambios en los parámetros de la matriz señala comportamientos distintos en el tratamiento y en el control, en el primero la mayor elasticidad está dada por la probabilidad de permanencia en el estado adulto con un aporte del 65,3%, mientras los otros parámetros se mantienen en valores

cercanos al 8% (Fig. 8A). En el control se aprecia una disminución en la elasticidad a medida que se avanza entre estados, el mayor aporte está dado por la probabilidad de permanencia en el estado huevo, con un 34,8% y la probabilidad de permanencia en el estado juvenil, con un 24,2% y los demás parámetros se mantienen muy cercanos al 10% (Fig. 8B).

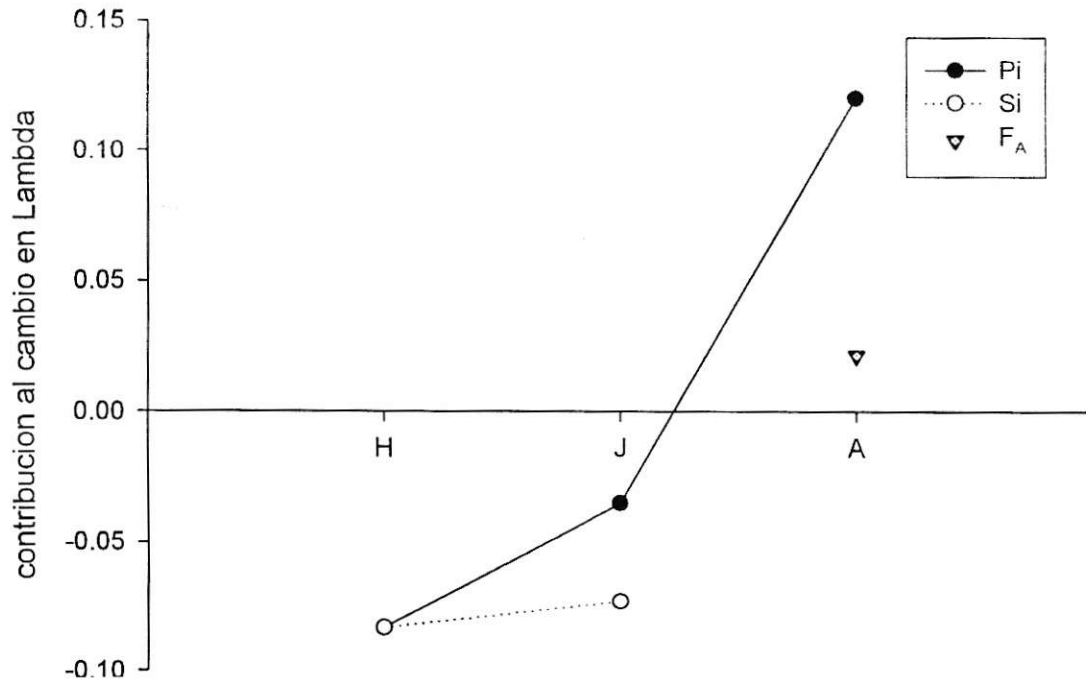


Figura 7.- Contribución de cada parámetro demográfico al cambio total del crecimiento poblacional, P_i es la probabilidad de estasis del estado i , S_i es la probabilidad de crecimiento del estado i , F_A corresponde a la fecundidad del estado adulto.

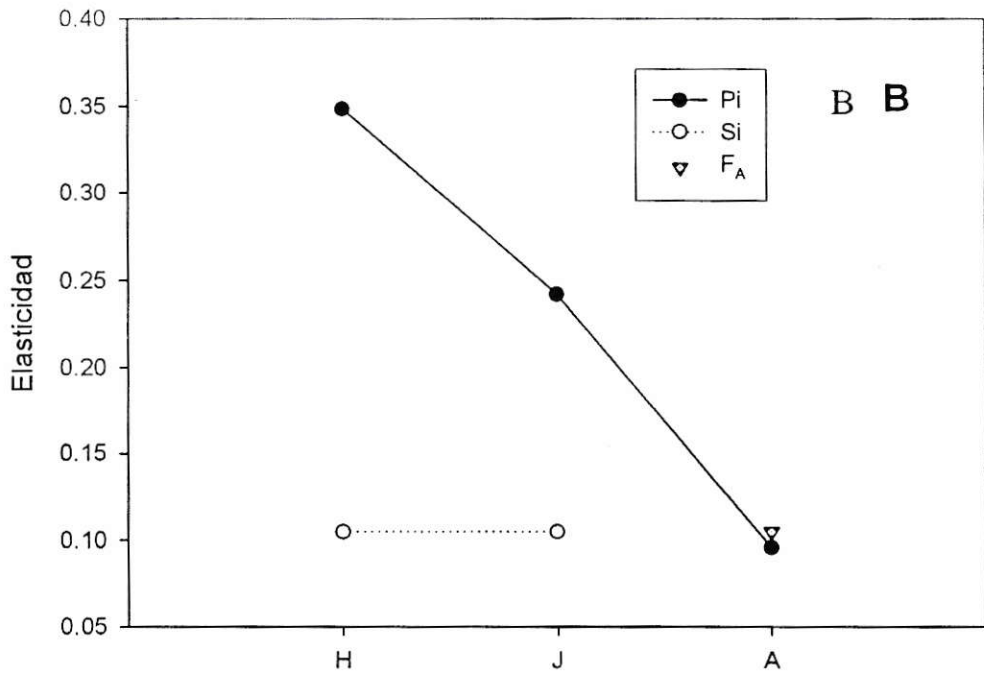
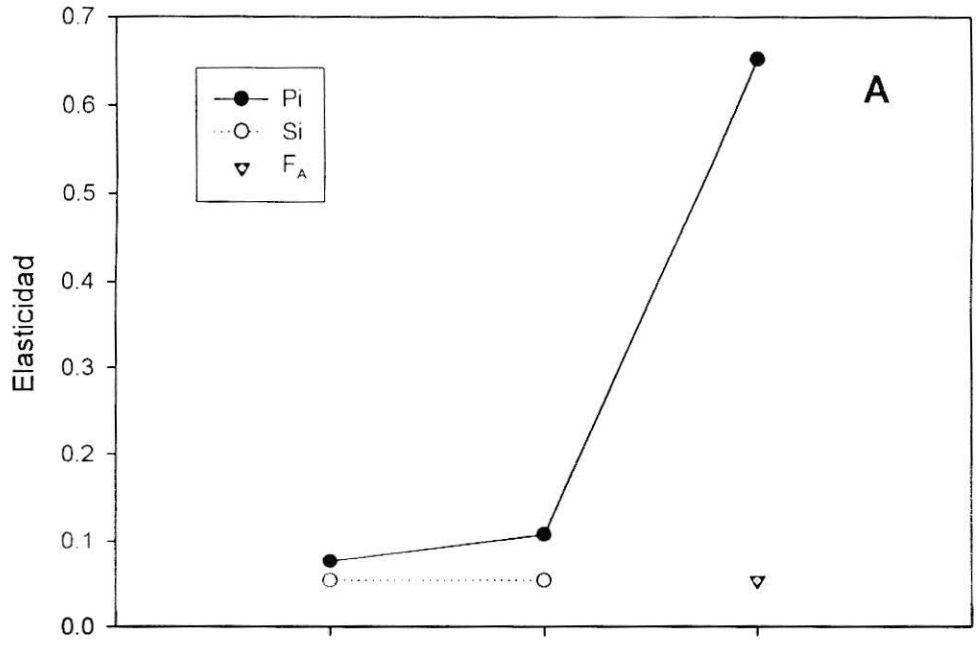


Figura 8.- Elasticidad obtenidas de las matrices demográficas en (A) el tratamiento con agua contaminada y (B) el control. P_i es la probabilidad de estasis del estado i y S_i es la probabilidad de crecimiento del estado i , para el estado Adulto corresponde a la fecundidad.

disminuido, acelerando la llegada de los individuos a los estados reproductivos, los que eventualmente mantendrían la población (Levin et al, 1996). Comúnmente, los nacimientos tempranos tienen un impacto positivo sobre el crecimiento poblacional (Lewontin, 1965; Caswell & Hasting, 1980), pero en el caso de *S. aeglaphilus* sometido a agua con mayor contenido de materia orgánica, este mecanismo se vería frenado, posiblemente, porque los individuos al eclosionar se encuentran con un ambiente adverso que provocaría altas mortalidades.

Una situación totalmente distinta se observa en los adultos, los que al ser sometidos a la contaminación aumentan su supervivencia y su fecundidad. Estos incrementos se han atribuido típicamente a la mayor disponibilidad de recursos para los individuos sobrevivientes, los que pueden crecer y reproducirse de mejor forma (Sibly, 1996; Calow et al 1997; Grant, 1998; Barata et al, 2002). También puede atribuirse a que los individuos más sensibles mueren en los primeros estados, sobreviviendo solo los menos sensibles. Es interesante el hecho de que pese al aumento en la supervivencia de adultos, el número de individuos en este estado disminuya significativamente en el tratamiento. Esto puede atribuirse

principalmente a las disminuciones observadas en el número de huevos y juveniles, las que afectarían negativamente la tasa de reclutamiento de individuos a la clase adulta, provocando la lenta disminución en el número de adultos (Fig. 5c).

El crecimiento poblacional en el control es levemente mayor que el observado en el tratamiento con agua enriquecida, presentando en ambas situaciones valores muy cercanos a uno. Aun cuando esto sugiere que la densidad de individuos en ambas poblaciones se encuentra próxima a un equilibrio estacionario, ambas poblaciones se encuentran en lados opuestos del punto de inflexión determinado por el λ igual a uno (Caswell, 2000), lo cual indica que la población control estaría creciendo lentamente, mientras la población en agua enriquecida decrecería lentamente hasta la extinción.

Randomización

Los intervalos de confianza calculados con la prueba de bootstrap se traslapan en todos los parámetros (Tabla 3). Aunque se debe notar que el límite inferior del intervalo de confianza de la permanencia en el estado de juvenil como también el de paso a adulto es igual a cero.

Si por azar se alcanza este límite, la mortalidad llegaría al 100% de juveniles. Lo que podría extinguir la población de *S. aeglaphilus*.

Al comparar λ , existen resultados opuestos entre la prueba de bootstrap y la de permutación, esta última no encuentra diferencias significativas en λ , esto se debería a que el número de individuos decae rápidamente en los primeros censos (Fig. 5) alcanzando un nuevo punto de equilibrio con un crecimiento poblacional semejante al obtenido sin enriquecimiento orgánico.

La información que aportan estas pruebas es confusa, debido a que las pruebas de randomización incorporan incertidumbre al proceso de programación cuadrática, el cual posee ya un grado de imprecisión al utilizar mínimos cuadrados para la determinación de los parámetros demográficos (Wood, 1997). Esto podría inducir a una sobrestimación en los intervalos de confianza calculados por este método, resultando en traslapes poco realistas. Es necesario desarrollar pruebas compatibles con la técnica de programación cuadrática, para obtener resultados más confiables.

No debe confundirse la significancia estadística con la biológica, en este caso particular, no se encuentran diferencias en los λ , debido posiblemente a la cercanía de ellos o a algún problema con las pruebas de randomización, pero existen diferencias en términos biológicos, observándose claramente la disminución gradual de la población sometida al enriquecimiento, mientras la población control se mantiene con un crecimiento lento pero constante.

Análisis retrospectivo

El experimento de tabla de vida permite dilucidar el mecanismo por el cual se ve disminuido el efecto del enriquecimiento orgánico en λ . Este se logra balanceando las contribuciones negativas provenientes de las disminuciones en las probabilidades de paso y estasis de los huevos y los juveniles, con las contribuciones positivas provenientes de los aumentos en la supervivencia y fecundidad de los adultos (Fig.7). Esto es reflejado en la estructura de edad estable, que muestra una fuerte disminución en la proporción de juveniles y un pequeño aumento en la proporción de huevos y adultos en la condición con contaminación orgánica (Fig. 6).

Análisis prospectivo

El análisis de elasticidad (Fig. 8) exhibe bajos valores para las probabilidades de paso entre estados tanto en el tratamiento como en el control, esto se debe al modelo matricial elegido (Fig. 3). Este tipo de modelo implica algunas restricciones a la elasticidad; se ha visto que cuando se utilizan modelos compuestos por un bajo número de estados, decrece considerablemente la importancia relativa del crecimiento (S_{ij}) comparado con la estasis (P_{ij}), debido, simplemente, a que cuando se divide el ciclo de vida en pocas clases, un individuo tiene la probabilidad de quedarse en una misma clase por más de un intervalo de tiempo (Benton & Grant, 1999). A pesar de lo anterior la elasticidad, en cuanto a la estasis, es diametralmente opuesta entre la población sometida al agua del río Maipo y la del tratamiento control. En la situación control el crecimiento poblacional está dirigido principalmente por los huevos y en menor medida por los juveniles, teniendo muy poco efecto los adultos mientras que la población sometida a contaminación es gobernada casi en su totalidad por la dinámica de los adultos (Fig. 8).

El método de programación cuadrática, (Wood, 1994, 1997), utilizado en este experimento, es un buen

procedimiento para obtener los parámetros demográficos, en los casos en que las especies estudiadas presenten ciclos de vida complejos o con estados ocultos. Ello dificulta o imposibilita la elaboración de tablas de vida, que es la forma habitual para la obtención de los parámetros demográficos (Levin et al, 1996; Hansen et al, 1999). Aun cuando las proyecciones estimadas con este método muestran R^2 bajos para algunas estimaciones, podría considerarse como un ajuste aceptable, a los datos, ya que se mantiene, en los intervalos de confianza del 95% del promedio de cada estado en cada censo (Fig. 4-5). Además, aun cuando, es notorio que el método privilegia el ajuste de los censos iniciales y finales, mostrándose menos riguroso en el ajuste de los censos intermedios, es capaz de explicar en gran medida la dinámica de la población. En este sentido se muestra particularmente bueno el ajuste de los huevos sometidos a contaminación orgánica (Fig. 5a) y quizás la proyección de los huevos del tratamiento control (Fig. 4a) es la peor ajustada. Es necesario recordar que los modelos matriciales ya sean estos estructurados en edades o en estados, intentan explicar la dinámica de las poblaciones con métodos lineales, habiéndose demostrado ampliamente el poco realismo de esto (Cushing, 1998; Cushing & Yicang, 1994). En particular, por suponer que los parámetros

demográficos como el crecimiento, la estasis y la fecundidad son invariantes en el tiempo lo excluiría fenómenos tan importantes como la densodependencia.

LITERATURA CITADA

- Allan , J. D. & R. E. Daniels. 1982. Life table evaluation of chronic exposure of *Eurytemora affinis* (Copepoda) to kepone. *Marine Biology* 66: 179-184.
- Bahamonde, N, A. Carvacho, C. Jara, M. López, F. Ponce, M. A. Retamal & E. Rudolph. 1998. Categorías de concervacion de decápodos nativos de aguas continentales de Chile, *Boletin del museo de Historia Natural* 47: 91-100.
- Bahamonde, N. & M. T. Lopez. 1963. Decápodos de las aguas continentales de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist.* 10: 123-149.
- Bahamonde, N. & M. T. López. 1961. Estudios biológicos en la población de *Aegla laevis* (Latreille) de El Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura), *Invest. Zool. Chil.*, 7:19-58.
- Barata, C., D. J. Baird & A. M. Soares. 2002. Demographic responses of a tropical cladoceran to cadmium: effects of food supply and density. *Ecological Applications* 12(2): 552-564.
- Benton, T. G. & A. Grant. 1999. 1999. Elasticity analysis as an important tool in evolutionary and population ecology. *TREE* 14: 467-471

- Binelli, M., W., Thatcher & R. Mattos. 2001. Antiluteolytic strategies to improve fertility in cattle. *Theriogenology* 56 (9): 1451-1463.
- Birch, L. C. 1953. Experimental background to the study of the distribution and abundance of insects. *Ecology* 34(4): 698-711.
- Calow, P., R. M Sibly & V. E. Forbes. 1997. Risk assessment on the basis of simplified life-history scenarios. *Environmental Toxicology and Chemistry* 16:1983-1989.
- Caswell, H. 1989. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments II. Alternative parametrizations for size- and stage- structured models. *Ecological Modelling* 88: 73- 82.
- Caswell, H. 2000. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Segunda Edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

- Caswell, H. & A. Hasting. 1980. Fecundity, developmental time, and population growth rate: an analytical solution. *Theoretical Population Biology* 17: 71-79
- Clamp, J. C. 1988. *Lagenophrys antichos* n. Sp. And *L. Aegleae* Mouchet-Bennati, 1932 (Ciliophora, Peritricha, Lagenophryidae), ectocommensals of South American crustaceans. *J. Protozool.* 35:164-169.
- Clamp, J.C. 1992. Three new species of Lagenophryid Peritrichs (Ciliophora) ectocommensal on Freshwater Decapod Crustaceans from Madagascar. *J. Protozool.* 39(6):732-740.
- Cushing, J. M. 1998. An introduction to structured population dynamics. Society for Industrial and Applied Mathematics. Philadelphia.
- Cushing, J. M. & Z. Yicang. 1994. The net reproductive value and stability in matrix population models. *Natural Resources Modeling* 8: 297-333.
- Dioni, W. 1973. *Didimorchis*, *Temnocephala* (Platyhelminthes) y *Stratiodrillus* (Annelida) vermes epizoicos sobre *Aegla* y *Parastacus* (Crustacea Decapodas) de lagos andino-patagonicos. Nota taxonómica y biogeográficas. *Acta Zool, Lilloana* (Tucumán) 29:167-169.

- Gasith, A. & V.H. Resh. 1999. Stream in mediterranean climate regions: Abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 51-81.
- Gentile, S. M., J. H. Gentile, J. Walker & F. Heltshe. 1982. Chronic effects of cadmium on two species of mysid shrimps: *Mysidopsis bahia* and *Mysidopsis bigelowi*. *Hydrobiologia* 93: 195-204.
- Grant, A. 1998. Population consequences of chronic toxicity: incorporating density dependence into the analysis of life table response experiments. *Ecological Modelling* 105: 325-335.
- Haslam, S. M. 1995. *River Pollution an Ecological Perspective*. Belhaven Press (a division of Printer Publishers), London.
- Hansen, F. T., V. Forbes & T. Forbes. 1999. Effects of 4-n-nonylphenol on life-history traits and population dynamics of a polychaete. *Ecological Applications* 9(2): 482-495.
- Harrison, L. 1928. On the genus *Stratiodrillus* (Archiannelida:Histriobdellidae) with a description of a new species from Madagascar. *Records of the Australian Museum*, 16:116-121.

- Horvitz, C.C., D.W. Schemske & H. Caswell. 1997. The "importance" of life history stages to population growth: prospective and retrospective analyses. 247-272 en S. Tuljapurkar & H. Caswell, Editores. Structured population models in marine, terrestrial and freshwaters systems. Chapman and Hall, New York.
- Hummon, W. D. & M. R. Hummon. 1975. Use of life table data in tolerance experiments. Tomo 16: 743-749.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological Methology. Harper Collins Publishers, New York.
- Krishnakumar, P.K., E. Casillas & U. Varanasi. 1994. Effect on the health of *Mytilus Edulis* from Puget Sound Washington, Washington, USA. Cytochemical measures of lysosomal responses in the digestive cells using automatic image analysis. Marine Ecology Progress Series 106: 249-261.
- Levin, L., H. Caswell, T. Bridges, C. Dibacco, D. Cabrera, & G. Plaia. 1996. Demographic responses of estuarine polychaetes to sewage, algal, and hydrocarbon additions: life-table response experiments. Ecological Applications 6(4): 1295-1313.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. 77-94 pp. En H. G. Baker & G. L. Stebbins, Editores. The

genetics of colonizing species. Academic Press. New York.

- Lienesch L., J. Dumont & J. Bantle. 2000. The effect of cadmium on oogenesis in *Xenopus laevis*. *Chemosphere* 41 (10): 1651-1658.
- Manly, B. F. J. 1995. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Segunda Edición. Chapman & Hall. New York.
- Mariappan, N., R. Jasmine & K. Ramalingam. 1997. Distribution of *Caridina gracilipes* in the Cooum river course (Madras) and sewage and pH bioassay on its survival - a note. *Uttar Pradesh Journal of Zoology* 17 (2) 119-122.
- Moyano, H. I., F. Carrasco & S. Gacitúa. 1993. Sobre las especies chilenas de *Stratiodrillus* Haswell, 1900 (Polychaeta, Histiobdellidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción, Chile.* 64: 147-157.
- Mühlhauser, H., L. Soto & P. Zahradnik. 1986. Improvement of the Kjeldahl method for total nitrogen including acid-hidrolizable phosphorus determinations in freshwater ecosystems. *Internat. J. Environ. Anal. Chem.* 28(3):1-12.

- Sibly, R. M. 1996. Effects of pollutants on individual life-histories and population growth rates. 197-223 pp. en M. C. Newman & C. H. Jago, Editores. Ecology: a hierarchical treatment. CRC Press, Lewis Publishers. London.
- Steiner, T. M. & A. C. Amaral. 1999. The family Histriobdellidae (Annelida, Polychaeta) including descriptions of two new species from Brazil and a new genus. Contributions to Zoology, 68 (2): 95-108.
- Suter, G. W. II. 1993. Ecological risk assessment. Lewis, Boca raton. Florida.
- Vila, I. 1962. Contribución al estudio de la biología de *Stratiodrillus* (Annelida, Histriobdellidae) en Chile. Tesis, Facultad de Filosofía y Educación. Universidad de Chile. 43 págs.
- Vila, I. & N. Bahamonde. 1985. Two new species of *Stratiodrillus*, *S. Aeglaphilus* and *S. pugnaxi* (Annelida, Histriobdellidae) from Chile. Proc. Soc. Wash. 98(2): 347-350.
- Walton, W. E., S. M. Compton, J. D. Allan & R. E. Daniels. 1982. The effects of acid stress on survivorship and reproduction of *Daphnia pulex*

(Crustacea: Cladocera). Canadian Journal of Zoology 60:
573-579.

- Wood, S. N. 1994. Obtaining birth and mortality patterns from structured population trajectories. Ecological Monographs 64: 23-44.
- Wood, S. N. 1997. Inverse problems and structured-population dynamics. 555-586 pp en S. Tuljapurkar & H. Caswell, Editores. Structured-population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Chapman and Hall, New York.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, New Jersey.

APÉNDICE

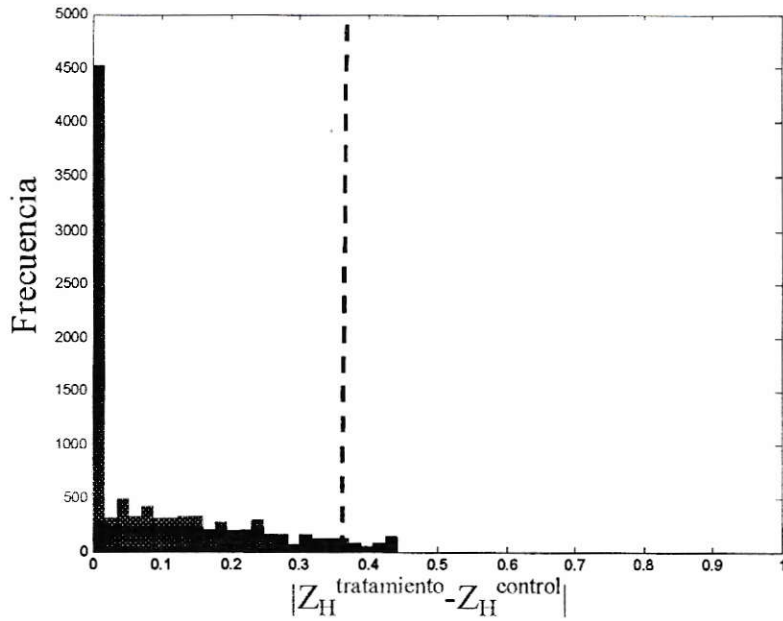


Figura A1.- Mortalidad de Huevos ($1-(SH+PH)$), $NP>obs=361$, $p<0.0362$, la línea es el valor observado (0.384).

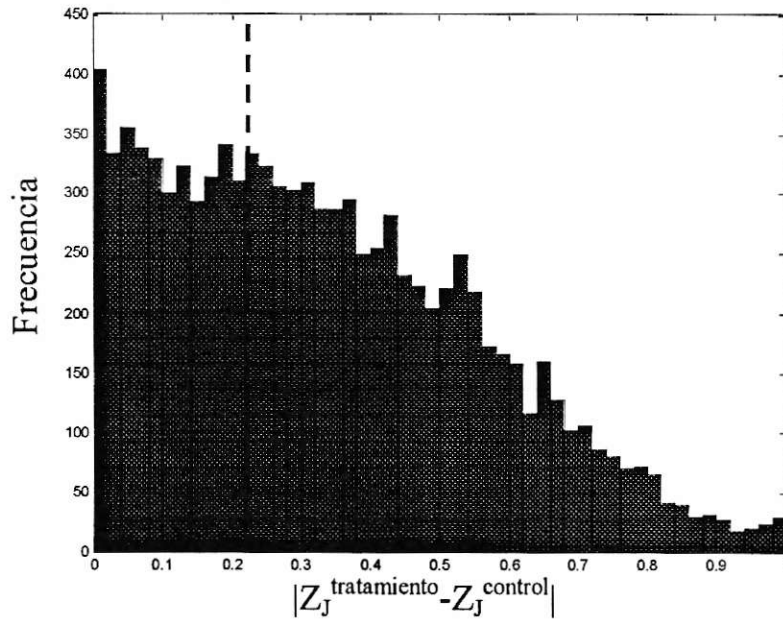


Figura A2.- Mortalidad de Juveniles ($1-(SJ+PJ)$), $NP>obs=6327$, $p<0.6328$, la línea es el valor observado (0.2213).

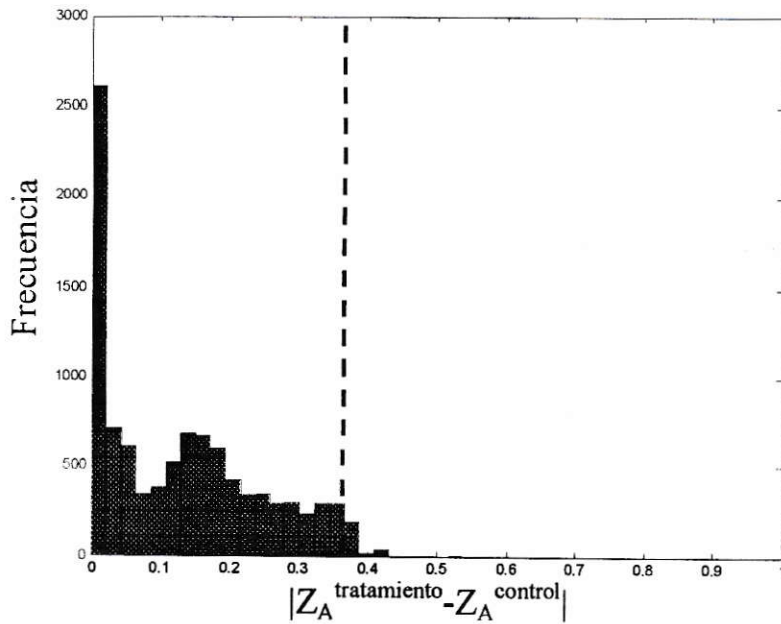


Figura A3.- Mortalidad de Adultos (1- PA), $NP > \text{obs} = 409$, $p < 0.041$, la línea es el valor observado (0.3559).

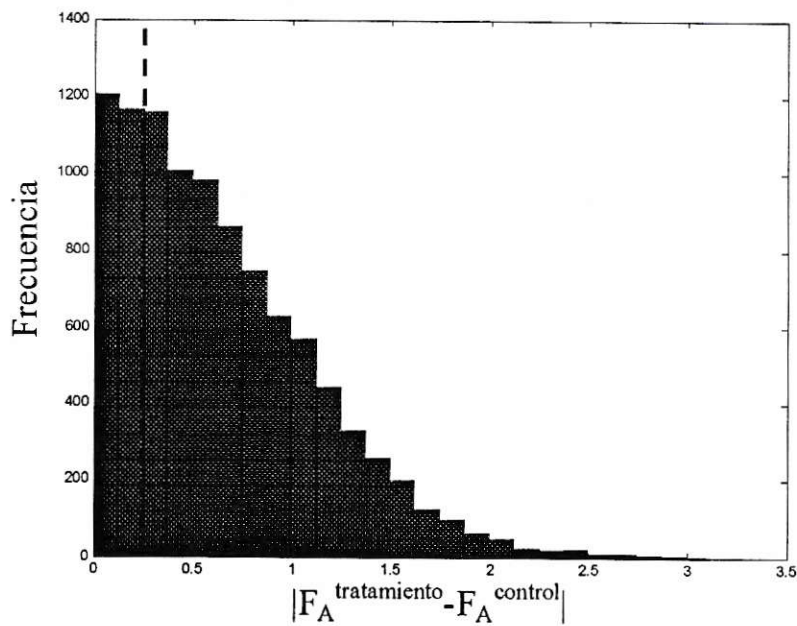


Figura A4.- Fecundidad de Adultos, $NP > \text{obs} = 8889$, $p < 0.889$, la línea es el valor observado (0.2339).

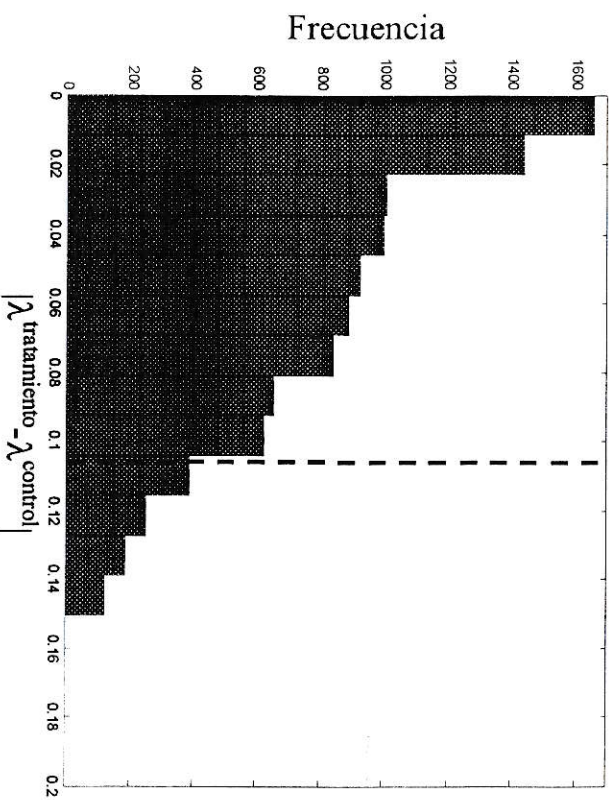


Figura A5. - Lambda $N_p > \text{obs} = 758$, $p < 0.076$, la línea es el valor observado (0.1085).

Tabla A1.-Valores de distancia máxima de Kolmogorov-Smirnov (D) para las comparaciones de distribución de estados de *S. aeglyphilus* entre las veinte Aeglas extraídas al inicio del experimento (t=0).

Aegla	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16	R17	R18	R19	R20
R1	.																			
R2	1	.																		
R3	1	1	.																	
R4	1	1	1	.																
R5	0.667	1	1	0.667	.															
R6	1	1	1	1	1	.														
R7	0.667	1	1	0.667	1	1	.													
R8	1	1	1	1	0.667	1	0.667	.												
R9	1	1	1	1	1	1	1	1	.											
R10	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.										
R11	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	1	1	.								
R12	0.667	1	1	0.667	1	1	1	0.667	1	1	0.667	.								
R13	0.667	1	1	0.667	1	1	1	0.667	1	1	1	0.667	.							
R14	0.667	1	1	0.667	1	1	1	0.667	1	1	1	1	1	.						
R15	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.667	1	1	1	.					
R16	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.				
R17	1	1	0.667	1	0.667	1	0.667	1	1	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	1	0.667	.			
R18	1	1	1	1	0.667	1	0.667	1	1	1	0.667	0.667	0.667	0.667	1	1	1	.		
R19	1	1	1	1	0.667	1	0.667	1	1	1	0.667	0.667	0.667	0.667	1	1	1	1	.	
R20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabla A2.-Valores de la probabilidad la prueba de bondad de ajuste de Kolmogorov-Smirnov para las comparaciones de distribución de estados de *S. aeglyphilus* entre las veinte Aeglas extraídas al inicio del experimento (t=0).

Aegla	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12	R13	R14	R15	R16	R17	R18	R19	R20
R1	0																			
R2	0.333	0																		
R3	0.333	0.333	0																	
R4	0.333	0.333	0.333	0																
R5	0.667	0.333	0.333	0.667	0															
R6	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0														
R7	0.667	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0													
R8	0.333	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.667	0												
R9	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0											
R10	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0										
R11	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.333	0.333	0									
R12	0.667	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.667	0								
R13	0.667	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0							
R14	0.667	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0						
R15	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0					
R16	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0				
R17	0.333	0.333	0.667	0.333	0.667	0.333	0.667	0.333	0.333	0.667	0.667	0.667	0.667	0.667	0.333	0.667	0			
R18	0.333	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0.667	0.667	0.667	0.333	0.333	0.333	0		
R19	0.333	0.333	0.333	0.333	0.667	0.333	0.667	0.333	0.333	0.333	0.667	0.667	0.667	0.667	0.333	0.333	0.333	0.333	0	
R20	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0.333	0