

UCH-FC  
MAG-B  
M38 ed  
e.1

# **Evaluación del modelo de competencia aparente mediada por generalista (CAMG)**

Tesis

entregada a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de Magister en  
Ciencias Biológicas con mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

Ginger del Carmen Martínez Zaror

Marzo, 1996

Director de Tesis : Profesora Vivian Montecino B.

Co-Director : Dr. Rodrigo Medel



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la comisión de Posgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata

Ginger del Carmen Martínez Zaror

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito de tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día: 6 de Diciembre de 1995.

Director de Tesis : Vivian Montecino B.

Co-Director : Rodrigo Medel C

Comisión de evaluación :

Ramiro Bustamante

Víctor Marín Briano

Fabián Jaksic

The image shows three sets of handwritten signatures in blue ink over horizontal dotted lines. The first set, corresponding to the Director and Co-Director, shows two distinct signatures. The second set, for the evaluation commission, shows three overlapping signatures. The third set shows a single signature that appears to be a checkmark or a stylized mark.

*a Eric* ♥

## AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar sinceros agradecimientos a Vivian Montecino por sus múltiples sugerencias durante el desarrollo de esta tesis, las cuales contribuyeron en forma importante en su realización. Mis más profundo agradecimiento a Rodrigo Medel por los valiosos aportes teóricos y una crítica revisión que permitieron finalizar exitosamente esta tesis.

Mi eterna gratitud al Dr. Luis Zuñiga, profesor de Ecología en la Universidad Católica de Valparaíso, por sus significativos aportes teóricos. Igualmente, a mi amigo Rodrigo Ramos por su incondicional apoyo teórico y logístico.

Agradezco a los Profesores Irma Vila y Herman Muhlhaüsser por prestación de instrumental.

Finalmente y no menos importante fue el apoyo brindado por mi familia, el cual fue el soporte emocional que me permitió superar numerosos obstáculos en esta trayectoria. Igualmente, como siempre, agradezco a Eric Rivera su incondicional apoyo, y a él dedico esta Tesis.

Esta tesis fue financiada por el Departamento de Posgrado y Postítulo de la Universidad de Chile a través de la Beca PG-090-94.

## INDICE DE MATERIAS

<b>RESUMEN</b>	.....	1
<b>ABSTRACT</b>	.....	2
<b>INTRODUCCION</b>	.....	3
<b>MATERIALES Y METODOS</b>	.....	10
<b>RESULTADOS</b>	.....	18
a) Competencia interespecífica	.....	18
b) Evaluación de CAMG	.....	34
i) Efecto de la adición de un generalista al sistema de dos especialistas	.....	34
ii) Efecto de variaciones en la disponibilidad relativa de los recursos sobre las especies	.....	41
<b>DISCUSION</b>	.....	52
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	.....	60
<b>ANEXO</b>	.....	68

## RESUMEN

La competencia interespecífica es una de las interacciones más importantes en estructurar las comunidades biológicas. Sin embargo, patrones esperados por procesos convencionales de competencia pueden ser generados por mecanismos alternativos. Un ejemplo de ello es la competencia aparente mediada por generalistas (CAMG), la cual sugiere la existencia de competencia entre dos especialistas en circunstancias que es la inhibición competitiva de un generalista sobre cada especialista la causa del patrón.

Esta tesis fue dirigida a evaluar experimentalmente la existencia del mecanismo CAMG en un microcosmos compuesto por tres microcrustáceos (Daphnidae), y dos microalgas (Chlorococcales). Previa evaluación del mecanismo, se determinó las estrategias alimentarias de cada especie, sus dinámicas poblacionales y las potenciales interacciones entre ellas.

Los resultados no mostraron evidencias atribuibles a competencia interespecífica entre los especialistas *Moina micrura* y *Ceriodaphnia dubia*. Sin embargo, la adición de una tercera especie generalista, *Daphnia ambigua*, disminuyó las tasas de crecimiento de cada especialista. Cada especialista presentó una mayor tasa de crecimiento cuando hubo una mayor abundancia del recurso alternativo. Asimismo, se observó una asimetría en las respuestas de cada especialista ante la presencia del generalista, lo cual es concordante con la selectividad dietaria de *D. ambigua*. Esto sugiere que diferentes magnitudes en la interacción generalista-especialista es lo que originarían la interacción asimétrica aparente entre los dos especialistas.

## ABSTRACT

Interspecific competition has usually been considered the most important force in structuring biological communities. However, alternative mechanisms may generate ecological patterns similar to those expected under conventional forms of competition for limiting resources. One such potential mechanism is the generalist-mediated apparent competition (GMAC), which suggests interspecific competition among two specialized consumers due to the inhibitory effect of a generalist species.

The aim of this thesis was to test experimentally the GMAC mechanism, by using a microcosm that consisted of three Microcrustacea (Daphnidae) as consumers, and two microalgae as resources (Chlorococcales). Previous evaluation of the mechanism, I determined the feeding strategy and the population dynamics of each species when alone and in coexistence, and potential interactions among them.

Results showed no evidence of interspecific competition between the two specialists *Moina micrura* and *Ceriodaphnia dubia*. However, the addition of the generalist, *Daphnia ambigua*, decreased the growth rate of each specialist. Assessment of more specific prediction revealed that each specialist had a higher growth rate when the alternative resource increased in abundance. The response of the two specialist to the addition of the generalist was asymmetrical, which is in agreement with the feeding behavior of *D. ambigua*. Consequently, my results give support to the GMAC and suggest that differences in the magnitude of the interaction generalist-specialist is what produces the apparent asymmetrical competition between the two specialist species.

## INTRODUCCION

La gran complejidad de las interacciones en las comunidades multiespecíficas ha dificultado detectar interacciones y distinguir efectos indirectos de los directos que surgen como consecuencia de la concurrencia de especies en ensambles multiespecíficos (Connell 1983, Bender *et al.* 1984). La aproximación usualmente utilizada para comprender la dinámica de las comunidades ha sido la de descomponerla en subconjuntos manejables de especies (Vandermeer 1969, Gilpin *et al.* 1986). Sin embargo, el análisis de componentes es válido sólo cuando las interacciones entre pares de especies son independientes de otros componentes del sistema, lo cual ha sido demostrado por algunos autores (Van Buskirk 1988, Wilbur & Fauth 1990). Sin embargo, numerosos trabajos entregan evidencia de la existencia de efectos no-aditivos o dependientes entre interacciones directas lo cual impediría realizar predicciones satisfactorias sobre el sistema en su totalidad solamente a partir del conocimiento entre pares de especies (Morin *et al.* 1988, Martin *et al.* 1989, Huang & Sih 1990, Hurd & Eisenberg 1990, Fauth 1990, Wissinger & MacGrady 1993). Igualmente, la obtención de resultados contraintuitivos durante experimentos de perturbación o exclusión ha sido considerado como evidencia de interacciones indirectas las cuales sólo han podido ser detectadas mediante una aproximación que detecte los diversos mecanismos que subyacen a las interacciones.

La literatura reconoce la existencia de variados mecanismos que generan efectos indirectos de la interacción entre especies, los cuales han sido agrupados en dos clases generales, denominadas 'cadenas de interacción' y 'modificación de la interacción'

(Müller & Kerfoot 1987, Kotler & Holt 1989, Wootton 1993, 1994). La especie 1 tiene un efecto indirecto sobre la especie 3, cuando la primera altera el efecto que una especie 2 tiene sobre la especie 3, dado por un efecto en cadena entre las abundancias de cada especie, lo cual constituye 'cadenas de interacción' (Wootton 1993, 1994). Patrones derivados de cadenas de interacción son la competencia por explotación y las interacciones tróficas en cascada (MacQueen *et al.* 1986, Vanni 1986, Carpenter *et al.* 1987, Kerfoot 1987, Kerfoot & Sih 1987, Carpenter & Kitchell 1988, Soto & Hurlbert 1991). La modificación de la interacción surge cuando la adición de una tercera especie altera la interacción entre otras dos especies lo cual se verifica mediante cambios conductuales en el uso del espacio o en cambios de patrones de actividad de forrajeo entre estas especies (por ejemplo, Werner *et al.* 1983, Dungan 1986, Huang & Sih 1990, Wissinger & McGrady 1993). Este último mecanismo denominado también como interacciones de orden superior (Billick & Case 1994), a diferencia de las cadenas de interacción, produce efectos indirectos que son escasamente predecibles a partir del conocimiento de interacciones directas entre pares de especies (Wootton 1994).

Es ampliamente reconocida la importancia de las interacciones indirectas entre las especies debido a que pueden generar patrones no distinguibles a los que surgen por procesos interactivos directos (e.g., Levine 1976, Holt 1977, Lawlor 1979, Schmitt 1987, Wilbur & Fauth 1990). Un caso particular es la competencia interespecífica cuya detección a través de observaciones de patrones comunitarios puede conducir a interpretaciones erróneas debido a que mecanismos alternativos no relacionados con

competencia podrían producir los mismos resultados (Schmitt 1987). La competencia aparente mediada por depredador (CAMD, desde aquí en adelante) es un ejemplo de lo anterior (Figura 1). Postulada inicialmente por Holt (1977) incluye especies de niveles tróficos diferentes, en que las especies recurso a pesar de que no interactúan directamente presentan un patrón de alternancia en sus abundancias indistinguible de uno producido por competencia interespecífica convencional. La evaluación del mecanismo revela que las especies recurso comparten un consumidor limitado por alimento el cual genera aquel patrón (Holt 1977, 1984, Schmitt 1987, Lawler 1993, Holt & Lawton 1993, 1994, Karban *et al.* 1994). El mecanismo implica que un incremento en la densidad del recurso 1 aumenta la densidad en equilibrio del consumidor, el que a su vez aumenta la tasa de consumo sobre el recurso 2 y viceversa (Holt 1977). Varios trabajos han corroborado las predicciones del modelo de competencia aparente mediada por un depredador de Holt (1977) tanto en condiciones de campo como de laboratorio (e.g. Schmitt 1987, Wilbur & Fauth 1990, Lawler 1993, Karban *et al.* 1994).

Una posibilidad de competencia aparente no explorada empíricamente es aquella en que una especie genera un patrón de abundancias alternadas sobre otras especies que pertenecen a su mismo nivel trófico. El único modelo que considera especies del mismo nivel trófico es aquel propuesto por Medel (1993), en que se describe el efecto de un consumidor generalista sobre dos consumidores especializados en recursos diferentes (Figura 2). De acuerdo al modelo, el consumidor generalista concentraría su consumo sobre el recurso que es temporalmente más abundante (respuesta funcional tipo 3,

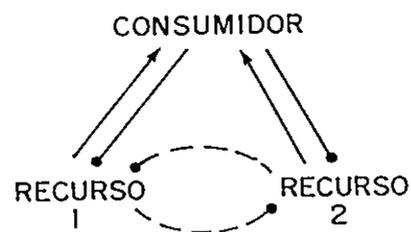


Figura 1. Modelo de competencia aparente mediada por un depredador (Holt, 1977).

Líneas terminadas en flecha indican efecto positivo y en punto efecto negativo.

— interacción directa; --- interacción aparente.



Holling 1959), alternando su efecto competitivo con los especialistas cuando se modifica la abundancia relativa de los recursos. Esto ocasiona que los consumidores especialistas exhiban cambios alternados de abundancias, equivalente al originado por un proceso de competencia convencional entre ellas. El mecanismo de competencia aparente mediado por un generalista (CAMG desde aquí en adelante) planteado por Medel (1993) predice que un aumento en el recurso 1 promovería un aumento en la tasa de consumo del generalista sobre este mismo recurso resultando en una respuesta numérica de esta especie, la cual a su vez produciría un aumento en la competencia con el especialista sobre el recurso. De esta manera, el especialista debiera disminuir en densidad en tanto que la especie especializada sobre el recurso alternativo debiera aumentar su densidad como consecuencia de una liberación del consumo por parte del generalista y menor efecto competitivo. El mecanismo propuesto es reversible ya que el aumento del segundo recurso por sobre la abundancia del primero permitiría que el generalista concentre su consumo sobre el recurso 2, originando cambios alternados en la densidad de los especialistas.

A diferencia de CAMD, los mecanismos y las predicciones del modelo CAMG no han sido explorados empíricamente debido a su reciente proposición. En este estudio se presentan los resultados obtenidos de un sistema experimental de microcosmos constituido por tres especies de microcrustáceos acuáticos (consumidores), y dos especies de microalgas (recursos) que coexisten en un sistema natural. Dos de las especies consumidoras presentan estrategias especialistas y una tercera es generalista en

el uso de estos recursos algales. El estudio fue dirigido para evaluar empíricamente las siguientes hipótesis del modelo CAMG:

1. La adición de una tercera especie generalista al sistema compuesto por dos especies especializadas en recursos diferentes y que no compiten, debiera originar evidencias compatibles con competencia interespecífica entre los especialistas, tales como una disminución de la densidad poblacional a través del tiempo y una menor tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ) entre los especialistas.

2. Los especialistas debieran presentar cambios en densidad cuando se modifican las abundancias relativas de los recursos. Un aumento en la disponibilidad relativa del recurso 1 debería aumentar la abundancia del especialista sobre el recurso alternativo 2 y viceversa, originándose cambios en densidad de tipo frecuencia-dependiente en forma inversa a la disponibilidad de los recursos.

## MATERIALES Y METODOS

Los experimentos se realizaron en el laboratorio de Limnología del Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile. Se utilizó individuos zoo y fitoplanctónicos límnicos como consumidores y recursos respectivamente del lago El Plateado (71°39'12" W - 33°04'30" S). Cultivos monoespecíficos de microcrustáceos y de microalgas se mantuvieron a una temperatura de  $20 \pm 2$  °C y un fotoperíodo de 12:12 (L:0). Se usó un medio de cultivo artificial para microalgas PHM-1 (citado en Borowitzka & Borowitzka 1988) y para los microcrustáceos se usó agua del lago El Plateado esterilizada en autoclave más inóculos de monocultivos de microalgas.

Para la implementación del sistema de 5 especies se efectuaron ensayos de cultivos de algunas especies de microalgas en ambos medios de cultivo. Se cuantificó la viabilidad y el crecimiento de los cultivos de las Chlorophytas, Chlorococcales, *Chlorella* Beijerinck y *Oocystis* Nägeli en ambos medios. Se realizó un seguimiento de los cultivos durante aproximadamente 15 días, tiempo en que ambas especies alcanzaron altas densidades de células en el medio artificial ( $50 - 70 \times 10^6$  cels ml<sup>-1</sup>). En ambos medios de cultivo se observaron poblaciones viables.

La implementación del modelo CAMG requiere ofrecer a las especies consumidoras dos recursos que presenten diferencias como recurso alimenticio, de tal manera que los consumidores presenten una conductas alimentaria diferencial. *Chlorella* es reconocida por su utilización como alimento para microcrustáceos debido a su tamaño y forma

(Tabla 1) y a su alto valor nutricional (Dawes 1986). Por el contrario, *Oocystis* está descrita como poco comestible para variados microcrustáceos (Soto & Hurlbert 1991). A pesar de que *Chlorella* y *Oocystis* no difieren en volumen celular (Figura 3), experiencias preliminares con consumidores Cladóceros, mostraron una variada respuesta ante el suministro de ambos recursos (G. Martínez, datos no publicados).

Se utilizó tres especies consumidoras Cladocera, Daphnidae: *Daphnia ambigua* (Scourfield 1947), *Moina micrura* (Kurz 1874) y *Ceriodaphnia dubia* (Richard 1895) (Figura 3). *D. ambigua* se caracteriza por presentar una conducta generalista en el uso de *Chlorella sp.* y *Oocystis sp.* en condiciones de laboratorio (anexo I). Por el contrario, *M. Micrura* y *C. Dubia* presentan una especialización en el uso de estos recursos, seleccionando *Chlorella* y por *Oocystis* respectivamente (anexo I). Estos antecedentes avalan la utilización de estas especies para implementar el modelo CAMG.

La evaluación del modelo CAMG requirió determinar previamente la dinámica de cada consumidor en condiciones de coexistencia entre pares de especies y en aislamiento (control), lo cual permitió determinar presuntas interacciones competitivas entre los tres consumidores. Inicialmente se agregó dos individuos de cada especie a matraces con 250 ml de medio de cultivo que contenía concentraciones iguales de los recursos *Chlorella sp.* y *Oocystis sp.* de 100.000 cels ml<sup>-1</sup> en total. Se escogió esta concentración debido a que esta concentración es limitante para las tres especies consumidoras sobre ambos recursos (ver resultados de respuesta funcional) y porque además permitió el desarrollo de las poblaciones en el tiempo. Cada tratamiento fue replicado tres veces y

Tabla 1. Rango de tamaños de especies utilizadas como consumidores y recursos. n = número de individuos. Se indica los resultados del análisis ANOVA para las especies consumidoras (p).

<b>Especie</b>	<b>Tamaño corporal</b> (mm)	<b>n</b>
<i>Moina micrura</i>	0.72 - 1.02	104
<i>Daphnia ambigua</i>	0.66 - 0.96	74
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0.54 - 0.84	104
		p < 0.001
<b>Recurso</b>	( $\mu$ m)	
<i>Chlorella sp</i>	47 - 68	100
<i>Oocystis sp.</i>	62 - 98	100

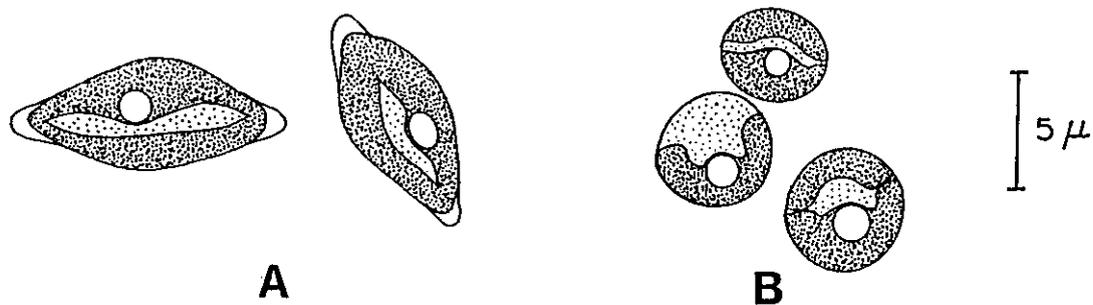
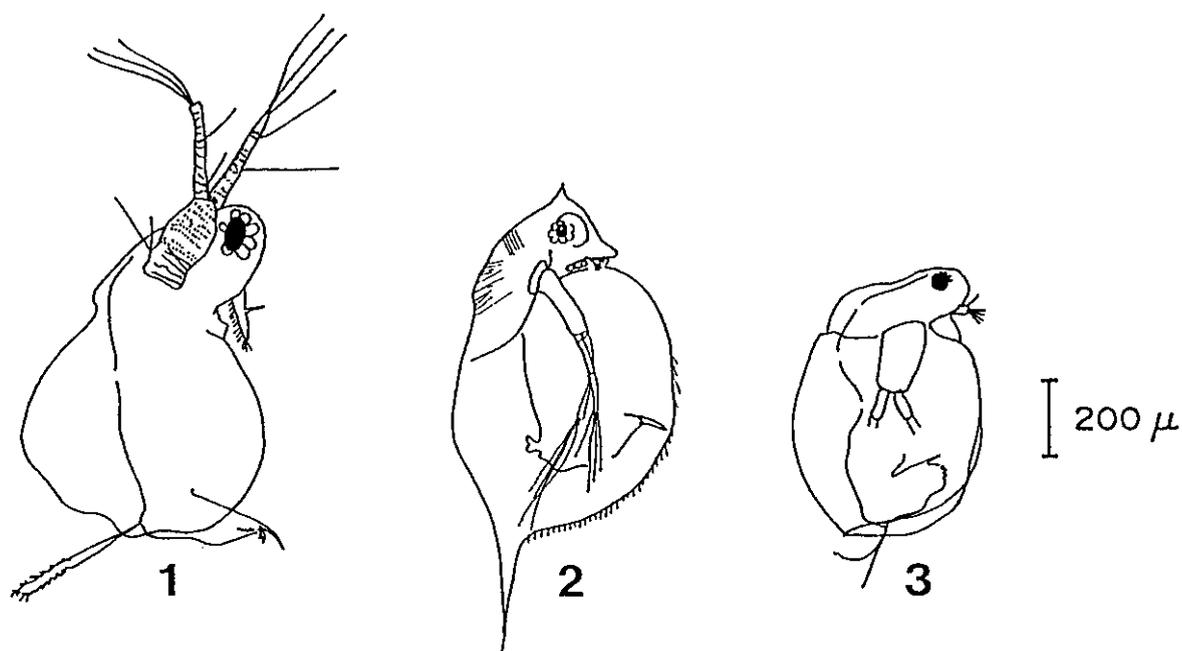


Figura 3. Especies consumidoras : 1. *Moina micrura* Kurz 1874 2. *Daphnia ambigua* Scourfield 1947 3. *Ceriodaphnia dubia* Richard 1895. Cada individuo consumidor representa a una hembra adulta partenogenética. Especies recursos : A. *Oocystis sp.* Nägeli B. *Chlorella sp.* Beijerinck.

mantenidos en agitación suave. Las especies consumidoras fueron transferidas a medio de cultivo nuevo cada tres días con el objeto de minimizar el crecimiento bacteriano y otros microorganismos que potencialmente pudieran ser fuente de error, lo que permitió además de esto minimizar la sedimentación. Se efectuaron recuentos de la abundancia total de cada especie cada 48 horas durante 35 días aproximadamente para el par *Ceriodaphnia-Moina* (especialista 1- especialista 2) y 45 días para los pares *Daphnia-Moina* (generalista-especialista 1) y *Daphnia-Ceriodaphnia* (generalista-especialista 2). El recuento de cada una de estas especies se realizó con lupa con luz fría y el recuento de recursos con microscopía óptica (Microscopio Leitz, 160x). Simultáneamente se renovó también los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. agregando inóculos de iguales concentraciones y simulando su disminución natural por consumo y/o mortalidad con inóculos cada vez menores mediante recuentos previos al recambio del recurso.

Las dinámicas de cada especie en presencia y ausencia de una segunda especie fueron comparadas mediante un Análisis de Varianza para Medidas Repetidas (Gurevitch & Chester 1986). Para determinar interacciones competitivas se utilizó el término de interacción entre los factores 'Especies' y 'Tiempo' de cada ANOVA lo cual permitió detectar diferencias numéricas a través del tiempo entre las dinámicas de las especies en coexistencia y en aislamiento. Se consideró el término 'Tratamiento' sólo accesoriamente, debido a que evalúa diferencias en las densidades poblacionales sin considerar el tiempo. Con el término 'Tratamiento' se detectó diferencias considerando como significativa una probabilidad  $\leq 0.10$ , y marginalmente significativo  $\leq 0.15$ . Este criterio se utilizó debido a

que las diferencias de abundancias pueden compensarse a lo largo del tiempo, lo cual impediría encontrar diferencias entre tratamientos. Los resultados obtenidos de la dinámicas de cada especie comparadas con sus respectivos controles (aisladas) sugirieron un análisis posterior de la tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ). Para ello, se comparó las pendientes de las curvas poblacionales de cada especie en coexistencia y en aislamiento. La pendiente se obtuvo para cada réplica ( $N = 3$ ) mediante la linealización de la fase de crecimiento exponencial de la población y estos valores se compararon mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

### **Evaluación del modelo CAMG**

#### **1. HIPOTESIS 1 : Efecto de la adición del generalista (*Daphnia ambigua*) al sistema compuesto por 2 especialistas (*Moina micrura* - *Ceriodaphnia dubia*).**

Para evaluar si la adición de *Daphnia ambigua* (generalista) ocasiona cambios en el patrón de abundancia de los especialistas *Moina micrura* y *Ceriodaphnia dubia* el cual podría ser interpretado como competencia entre estas especies, se comparó la dinámica de los especialistas en presencia y ausencia del generalista. Inicialmente, se agregaron dos individuos de cada una de las tres especies consumidoras manteniéndolas en coexistencia en matraces, los cuales contenían 400 ml de medio de cultivo, 150 ml más que en los experimentos de competencia antes descrito, de tal modo de no cambiar la disponibilidad de recursos alimenticios y de espacio para cada individuo. Se ofrecieron inicialmente los

recursos *Chlorella sp.* y *Oocystis sp.* en concentraciones iguales y en total de 100.000 cels ml<sup>-1</sup>. Se mantuvo tres réplicas en los que se efectuaron recuentos de la abundancia total de individuos de cada especie cada 72 horas y durante 45 días consecutivos. Cada tres días se renovó el medio así como el inóculo de microalgas, simulando su disminución natural por consumo y/o mortalidad con inóculos cada vez menores mediante recuentos previos al recambio del recurso. Una vez finalizado el experimento se procedió a comparar la dinámica de cada especie especialista *i* (en coexistencia con el especialista *j*) en presencia y ausencia del generalista mediante Análisis de Varianza para Medidas Repetidas (Gurevitch & Chester 1986). Al igual que en los experimentos de competencia, se utilizó el término de interacción para determinar efectos por la adición del generalista. Los resultados del ANOVA requirieron un análisis posterior de la dinámica de cada especie, por lo que se comparó la tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ) mediante la obtención de la pendiente de los valores de abundancia linealizados en la fase de crecimiento exponencial de la población para cada réplica ( $N = 3$ ). Estos resultados se compararon mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

## **2. HIPOTESIS 2 : Efecto de variaciones en la disponibilidad relativa de los recursos.**

Para someter a prueba la hipótesis que el aumento en un recurso determinado conlleva un aumento del especialista en el recurso alternativo se efectuaron dos series de experimentos, los que consistieron en evaluar el comportamiento de los especialistas ante proporciones extremas de ambos recursos. Las tres especies de Cladocera se mantuvieron

en coexistencia durante 45 días y se les sometió a proporciones de 90/10 y 10/90 de *Chlorella/Oocystis*, a una concentración total constante de 100.000 cel ml<sup>-1</sup>. Cada experimento fue replicado tres veces usando matraces independientes con 400 ml de medio de cultivo, y bajo las mismas condiciones experimentales antes descritas. Se realizó recambios del medio de cultivo y los recursos cada tres días para minimizar crecimiento bacteriano y mantener relativamente constantes las proporciones de los recursos ofrecidos. Se determinó la abundancia total de cada especie con lupa con luz fría. Se comparó la dinámica de cada especie entre las dos diferentes proporciones de recursos mediante el mismo procedimiento del experimento anterior.

## RESULTADOS

### 1. Análisis entre pares de especies: Competencia interespecífica.

#### a) *Daphnia ambigua* - *Moina micrura*.

La dinámica poblacional de *Daphnia* se afectó significativamente en coexistencia con *Moina*. La comparación de las dinámicas de *Daphnia* en aislamiento y en coexistencia con *Moina* reveló que la presencia de esta última especie afectó significativamente su patrón de crecimiento (Figura 4, Tabla 2, ANOVA,  $p < 0.001$ ). Igualmente, *Moina* deprimió significativamente los niveles de *Daphnia* durante todo el periodo experimental, lo cual ratifica el efecto competitivo superior de esta especie sobre *Daphnia* (Figura 4, Tabla 2, ANOVA,  $p = 0.040$ ). El análisis posterior de la tasa de crecimiento poblacional de *Daphnia* reveló que en presencia de *Moina* incrementa significativamente con respecto al control ( $0.38 \pm 0.021$  versus  $0.19 \pm 0.007$  ind  $d^{-1}$ , Tabla 3, Tukey,  $p < 0.001$ ), sin embargo, esto no impide que *Daphnia* alcance bajas densidades en relación a *Moina*, debido probablemente al monopolio que esta especie mantiene sobre los recursos. En cualquier condición, *Daphnia* persistió temporalmente hasta el final del experimento.

De igual forma, se detectó en *Moina* una dinámica poblacional cualitativamente diferente en presencia de *Daphnia* (Figura 5, Tabla 4, ANOVA,  $p < 0.001$ ). A diferencia de su condición aislada, *Moina* en presencia de *Daphnia* persistió hasta el final del experimento, dando indicios de un comportamiento oscilatorio ya que se observó dos máximos de abundancia poblacional hasta el día 45. Igualmente, la densidad poblacional

Tabla 2. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Daphnia ambigua* en aislamiento versus *Daphnia ambigua* en coexistencia con *Moina micrura*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	107.5	1	107.50	8.994	0.040
Tiempo	169.40	16	10.59	17.405	<0.001
Trat * tiempo	121.40	16	7.59	12.468	<0.001
Error 1	47.82	4	11.96		
Error 2	38.95	64	0.609		

Tabla 3. Tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ) de las especies consumidoras. La letra ennegrecida indica la especie focal de la cual se indican los valores de este parámetro en aislamiento y en coexistencia con cada una de las especies indicadas. Los valores representan la media  $\pm$  1EE. N= 3. (G) generalista, (E<sub>1</sub>) especialista 1, (E<sub>2</sub>) especialista 2. Resultados de la prueba Kruskal-Wallis y análisis a posterior Tukey (Siegel & Castellan 1988).

	$\Delta N/\Delta T$	p
	ind día <sup>-1</sup>	
<b><i>Daphnia</i> (G)</b>	0.19 $\pm$ 0.07	
<i>Daphnia</i> - <i>Moina</i>	0.38 $\pm$ 0.021	< 0.001
<i>Daphnia</i> - <i>Ceriodaphnia</i>	0.23 $\pm$ 0.008	0.761
<b><i>Moina</i> (E<sub>1</sub>)</b>	0.26 $\pm$ 0.023	
<i>Moina</i> - <i>Daphnia</i>	0.22 $\pm$ 0.010	0.869
<i>Moina</i> - <i>Ceriodaphnia</i>	0.25 $\pm$ 0.008	0.990
<b><i>Ceriodaphnia</i> (E<sub>2</sub>)</b>	0.34 $\pm$ 0.009	
<i>Ceriodaphnia</i> - <i>Daphnia</i>	0.16 $\pm$ 0.001	< 0.001
<i>Ceriodaphnia</i> - <i>Moina</i>	0.30 $\pm$ 0.029	0.882

Tabla 4. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Moina micrura* en aislamiento versus *Moina micrura* en coexistencia con *Daphnia ambigua*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	34.156	1	34.156	23.42	0.008
Tiempo	299.059	16	18.691	27.30	<0.001
Trat * tiempo	90.292	16	5.643	8.242	<0.001
Error 1	5.834	4	1.458		
Error 2	43.819	64	0.685		

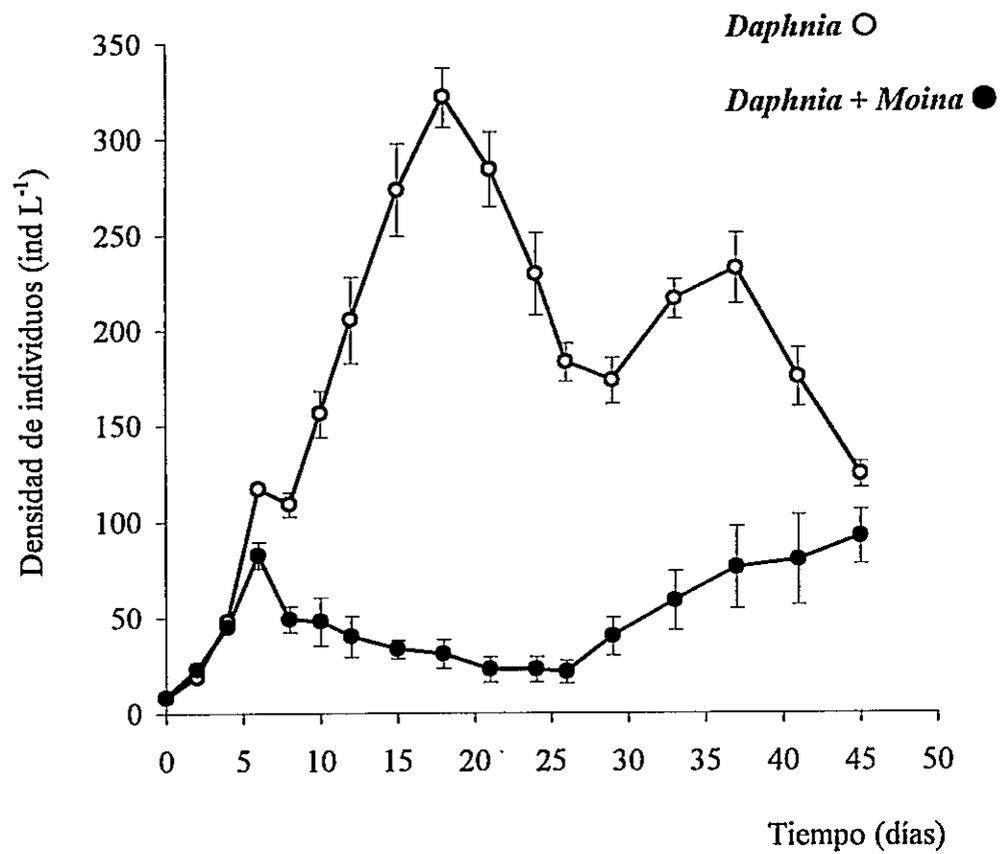


Figura 4. Dinámica poblacional de *Daphnia ambigua* en coexistencia con *Moina micrura*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

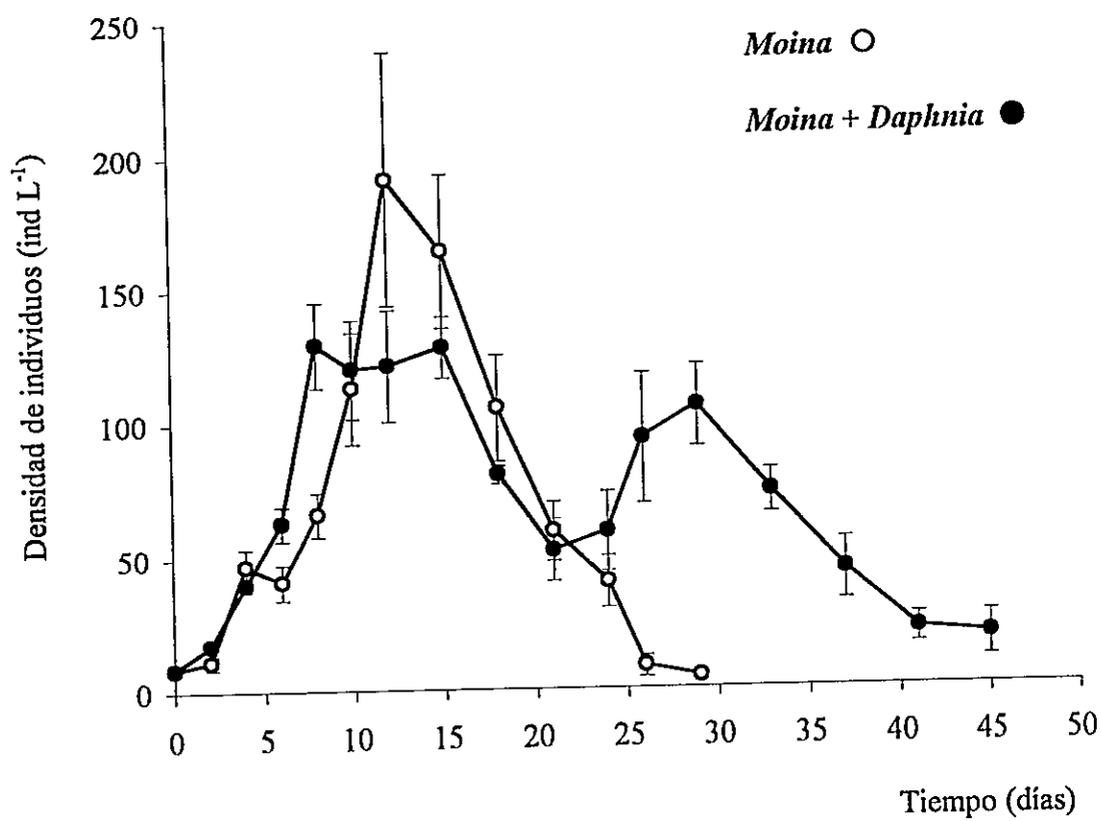


Figura 5. Dinámica poblacional de *Moina micrura* en coexistencia con *Daphnia ambigua*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

de *Moina* fue afectada significativamente por la presencia de *Daphnia* (Figura 5, Tabla 4, ANOVA,  $p = 0.008$ ), lo cual refuerza el efecto de *Daphnia* sobre esta especie. El análisis de la tasa de crecimiento de *Moina* en presencia o ausencia de *Daphnia* no presentó diferencias ( $0.22 \pm 0.010$  versus  $0.26 \pm 0.023$  ind  $d^{-1}$  respectivamente, Tabla 3, Tukey,  $p = 0.869$ ) predominando ambas especies con similares abundancias.

Basándose en los resultados obtenidos del ANOVA para medidas repetidas se concluye que la coexistencia afectó significativamente a estas dos especies por competencia interespecífica.

**b) *Daphnia ambigua* - *Ceriodaphnia dubia*.**

La presencia de *Ceriodaphnia* afectó significativamente la dinámica de *Daphnia* en el tiempo (Figura 6, Tabla 5, ANOVA,  $p = 0.035$ ). *Daphnia* en coexistencia con *Ceriodaphnia* alcanzó niveles menores y decreció sostenidamente hasta extinguirse, a diferencia de su condición aislada, en la cual se mantuvo con niveles de abundancia relativamente altos. Igualmente, la abundancia de *Daphnia* en coexistencia con *Ceriodaphnia* se afectó significativamente (Figura 6, Tabla 5, ANOVA,  $p = 0.059$ ), lo cual ratifica el efecto de *Ceriodaphnia* sobre *Daphnia*. Sin embargo, no hubo diferencias en la tasa de crecimiento de *Daphnia* en presencia y ausencia de *Ceriodaphnia* ( $0.23 \pm 0.008$  versus  $0.19 \pm 0.007$  ind  $d^{-1}$ , Tabla 3, Tukey,  $p = 0.761$ ).

Igualmente a *Daphnia*, la dinámica poblacional de *Ceriodaphnia* fue afectada por la presencia de *Daphnia* (Figura 7, Tabla 6, ANOVA,  $p = 0.003$ ). Un análisis posterior

Tabla 5. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Daphnia ambigua* en aislamiento versus *Daphnia ambigua* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	167.35	1	167.35	6.832	0.059
Tiempo	248.42	16	15.524	4.991	<0.001
Trat* tiempo	95.416	16	5.964	1.917	0.035
Error 1	97.977	4	24.494		
Error 2	199.051	64	3.110		

Tabla 6. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en aislamiento versus *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Daphnia ambigua*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	510.606	1	510.61	6.208	0.067
Tiempo	2078.13	14	148.438	6.680	<0.001
Trat * tiempo	877.735	14	62.695	2.824	0.003
Error 1	329.013	4	82.253		
Error 2	1243.246	56	22.201		

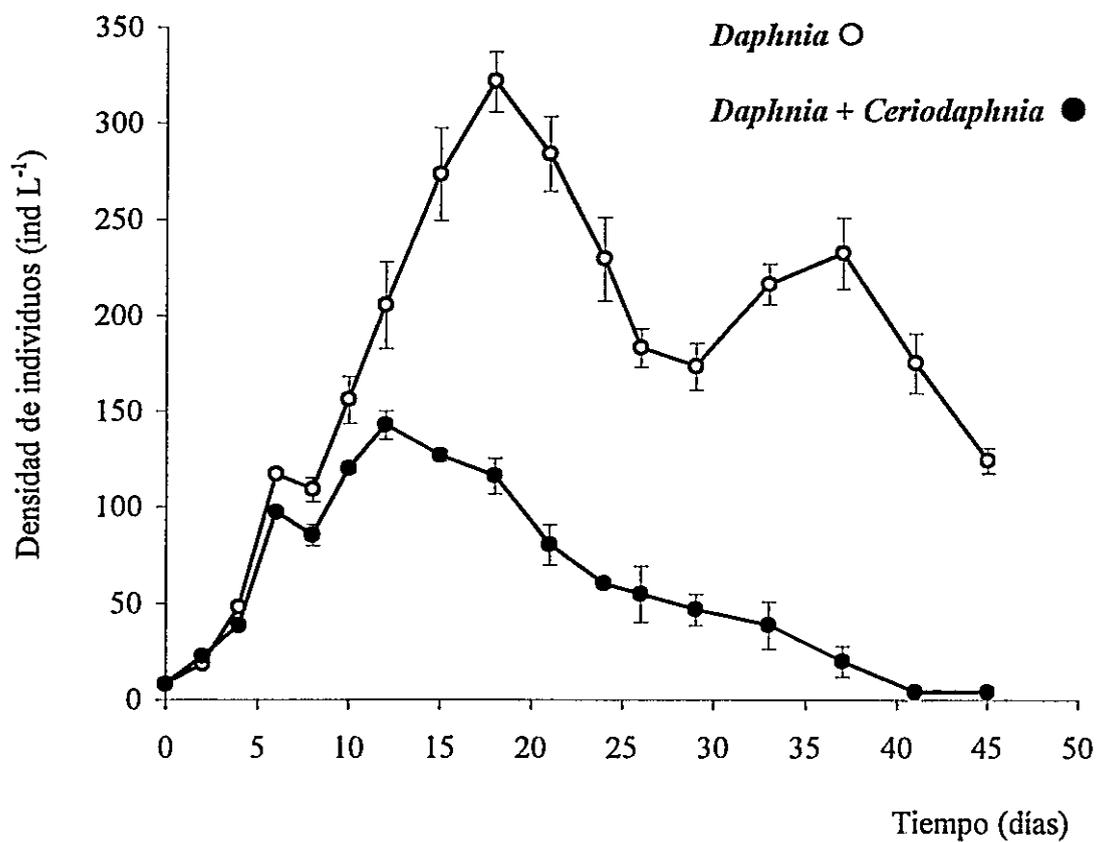


Figura 6. Dinámica poblacional de *Daphnia ambigua* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

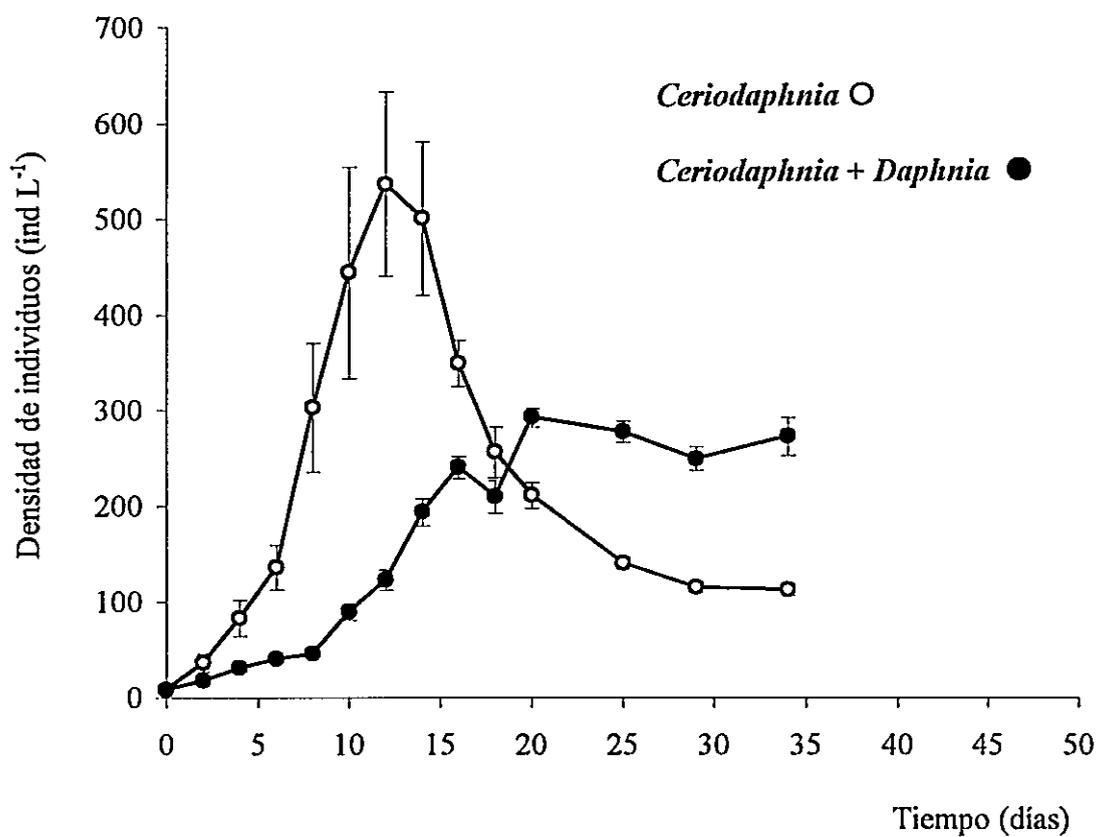


Figura 7. Dinámica poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Daphnia ambigua*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

reveló que *Ceriodaphnia* presenta una significativamente menor tasa de crecimiento poblacional en coexistencia con *Daphnia* que en aislamiento ( $0.16 \pm 0.001$  versus  $0.34 \pm 0.009$  ind  $d^{-1}$ , respectivamente, Tabla 3, Tukey,  $p = 0.001$ ). Concordante con lo anterior, la densidad poblacional de *Ceriodaphnia* fue significativamente menor en coexistencia con *Daphnia* (Figura 7, Tabla 6, ANOVA,  $p = 0.067$ ), lo que ratifica los resultados anteriores. En ambas condiciones, *Ceriodaphnia* permanece hasta el final del experimento

En general, basándose en los resultados recién expuestos es posible concluir que ambas especies, presentan competencia interespecífica.

**c) *Moina micrura* - *Ceriodaphnia dubia***

la presencia de *Ceriodaphnia* no afectó significativamente la dinámica de abundancias de *Moina* (Figura 8, Tabla 7, ANOVA,  $p = 0.083$ ). Concordante con lo anterior, la densidad poblacional de *Moina* se afectó sólo marginalmente por la presencia de *Ceriodaphnia* ya que en coexistencia no se detectó diferencias con las densidades observadas en el control (Figura 8, Tabla 7, ANOVA,  $p = 0.115$ ). El análisis de la tasa de crecimiento de *Moina* en presencia de *Ceriodaphnia* no presentó diferencias en relación a su control (Tabla 3, Tukey,  $p = 1.00$ ) y al igual que en aislamiento, decreció rápidamente hasta la extinción.

De igual forma, la dinámica poblacional de *Ceriodaphnia* no se afectó significativamente por la presencia de *Moina* (Figura 9, Tabla 8, ANOVA,  $p = 0.98$ ). *Ceriodaphnia* en coexistencia con *Moina* presentó el mismo patrón de crecimiento poblacional que en aislamiento, el cual describe un rápido aumento y disminución de las

Tabla 7. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Moina micrura* en aislamiento versus *Moina micrura* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	14.050	1	14.050	4.021	0.115
Tiempo	141.703	9	15.745	14.514	<0.001
Trat* tiempo	18.568	9	2.063	1.902	0.083
Error 1	13.976	4	3.494		
Error 2	39.052	36	1.085		

Tabla 8. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en aislamiento versus *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Moina micrura*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	0.523	1	0.523	0.234	0.654
Tiempo	626.235	16	39.140	17.130	<0.001
Trat* tiempo	14.314	16	0.895	0.392	0.980
Error 1	8.938	4	2.234		
Error 2	146.227	64	2.285		

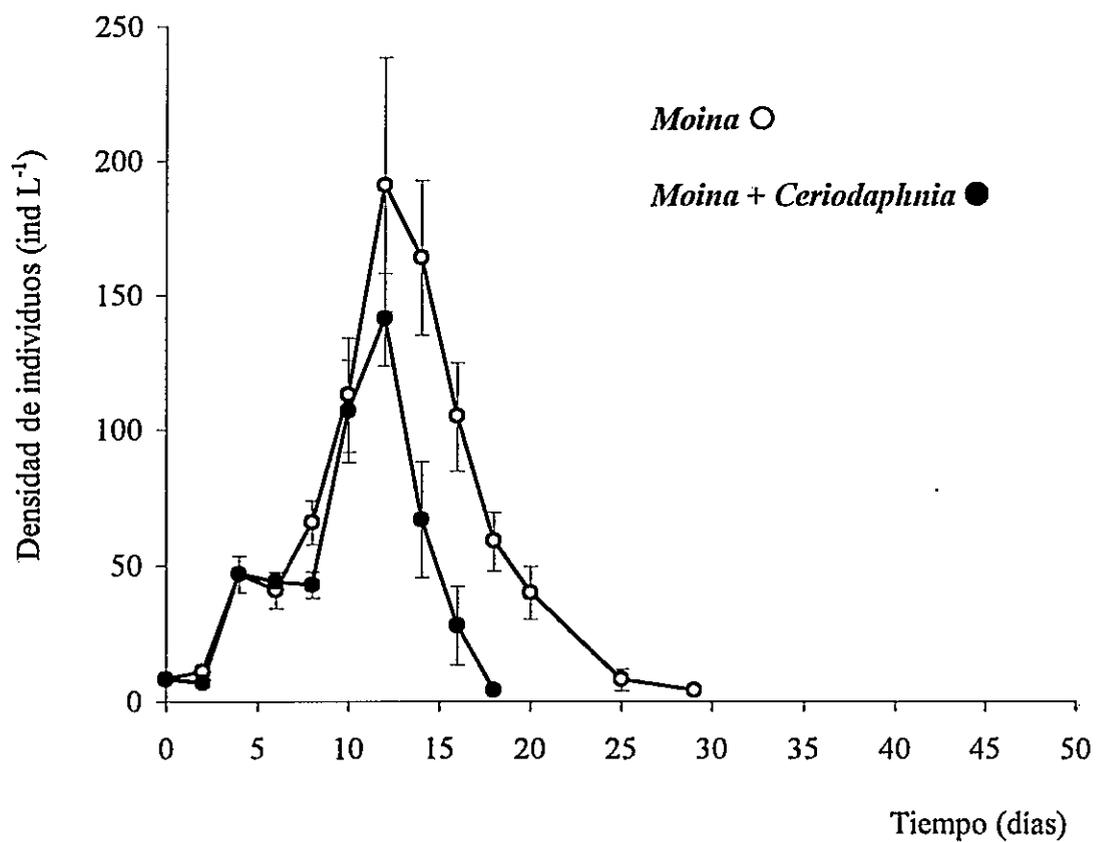


Figura 8. Dinámica poblacional de *Moina micrura* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

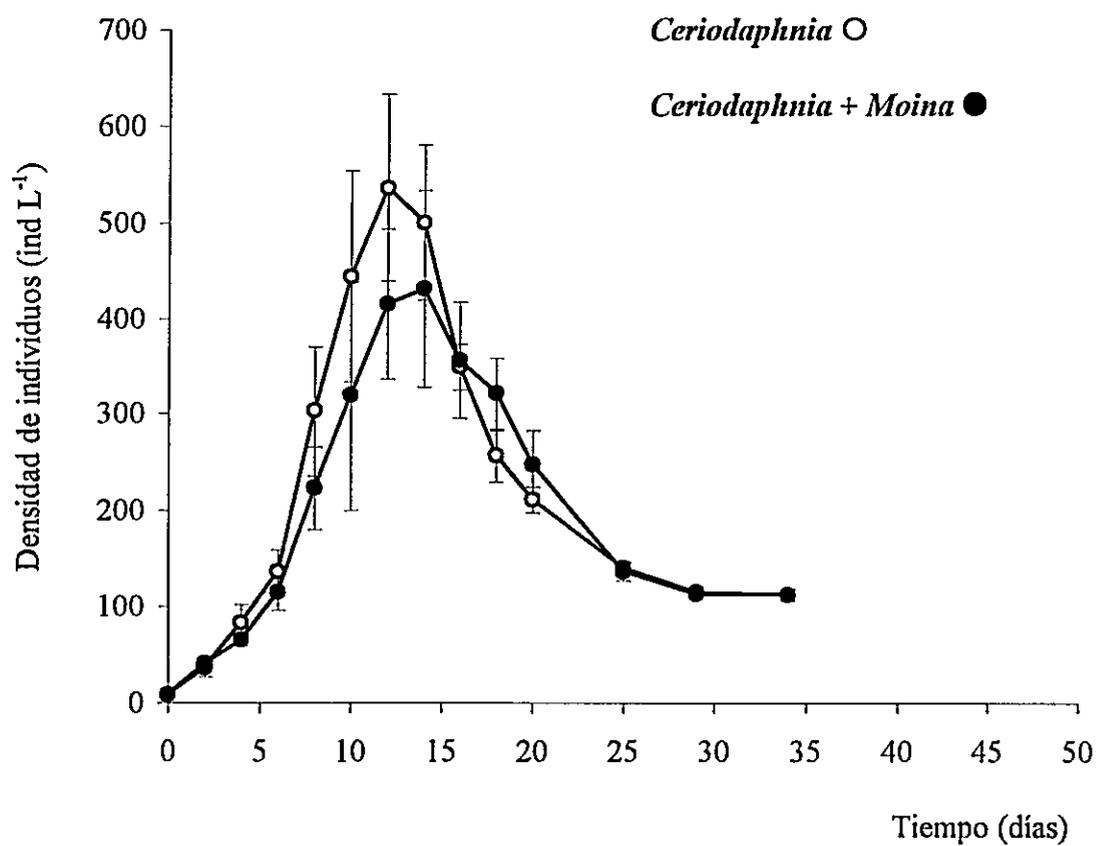


Figura 9. Dinámica poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Moina micrura*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

abundancias, sin embargo, permaneciendo temporalmente. Tampoco hubo diferencias significativas en las abundancias, detectándose densidades similares durante el transcurso experimental (Figura 9, Tabla 8, ANOVA,  $p = 0.654$ ). No se detectó diferencias en la tasa de crecimiento en ambas condiciones experimentales (Tabla 3, ANOVA, Tukey,  $p = 0.882$ ).

Basándose en los resultados anteriores, se concluye que estas dos especies no presentan competencia interespecífica.

En resumen, los resultados del análisis entre pares de especies indican que *Daphnia* compite con *Moina* y *Ceriodaphnia* y que éstas dos últimas especies no presentan competencia interespecífica. Además, *Daphnia* presenta una mayor interacción competitiva con *Moina* que con *Ceriodaphnia*, denotada por el término 'interacción'.

## **2. Evaluación de CAMG :**

### **1. Efectos de la adición del generalista (*Daphnia*) al sistema de 2 especialistas (*Moina* y *Ceriodaphnia*).**

Para evaluar la primera predicción del modelo CAMG, se adicionó *Daphnia* (G) al sistema compuesto por *Moina* y *Ceriodaphnia* ( $E_1$  y  $E_2$ ). Un cambio en la dinámica de *Moina* y *Ceriodaphnia* en relación al presentado por estas especies en ausencia de *Daphnia*, interpretable como competencia, revelaría evidencia del proceso de CAMG. Igualmente, una disminución de las tasas de crecimiento poblacional de cada especie en coexistencia con *Daphnia*, revelaría evidencia a favor del mecanismo CAMG.

**a) Efecto de *Daphnia* sobre *Moina* (en coexistencia con *Ceriodaphnia*).**

La dinámica poblacional de *Moina* difirió significativamente por la presencia de *Daphnia*, (Figura 10, Tabla 9, ANOVA,  $p < 0.001$ ). Lo anterior reveló un retardo en el desarrollo poblacional, a pesar de que sus abundancias no se afectaron significativamente (Figura 10, Tabla 9,  $p = 0.596$ ). Un análisis posterior de la tasa de crecimiento de *Moina* muestra una disminución significativa de este parámetro, desde  $0.25 \pm 0.008$  en coexistencia sólo con *Ceriodaphnia* hasta  $0.07 \pm 0.015$  ind  $d^{-1}$  cuando fue adicionada *Daphnia* al sistema *Moina-Ceriodaphnia* (Figura 10, Tabla 10, Tukey,  $p < 0.001$ ). En cualquier condición *Moina* se extingue finalmente.

**b) Efecto de *Daphnia* sobre *Ceriodaphnia* (en coexistencia con *Moina*)**

la dinámica poblacional de *Ceriodaphnia* varió significativamente cuando se adicionó *Daphnia* al sistema *Moina - Ceriodaphnia* (Figura 11, Tabla 11,  $p < 0.001$ ). Estos resultados muestran que al igual que en *Moina*, hubo un retardo en el desarrollo de la población de *Ceriodaphnia*, que produciría las diferencias observadas en las dinámicas. El análisis posterior de la tasa de crecimiento poblacional de *Ceriodaphnia* muestran que su tasa de crecimiento disminuyó significativamente desde  $0.30 \pm 0.029$  hasta  $0.12 \pm 0.001$  ind  $d^{-1}$  en presencia de *Daphnia* (Figura 11, Tabla 10, Tukey,  $p < 0.001$ ). Sin embargo, al igual que en *Moina*, esto no impidió que *Ceriodaphnia* presentara densidades similares a su condición aislada (Figura 11, Tabla 11, ANOVA,  $p = 0.376$ ). Sin embargo,

Tabla 9. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Moina micrura* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia* versus *Moina micrura* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua*.

<b>Fuente de variación</b>	<b>SC</b>	<b>gl</b>	<b>CM</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
Tratamiento	5.061	1	5.061	0.332	0.596
Tiempo	794.252	15	52.950	36.850	<0.001
Trat* tiempo	152.806	15	10.187	7.090	<0.001
Error 1	61.031	4	15.258		
Error 2	86.215	60	1.437		

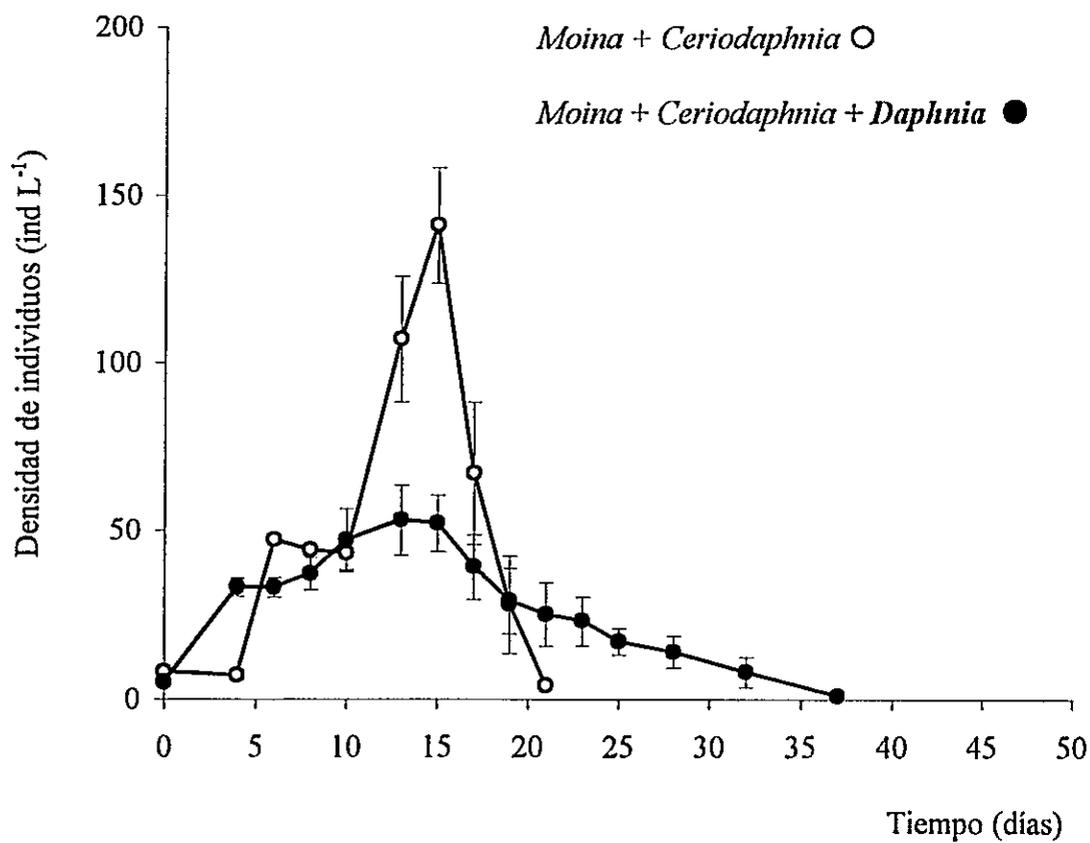


Figura 10. Dinámica poblacional de *Moina micrura* en coexistencia con *Daphnia ambigua* y *Ceriodaphnia dubia*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3

Tabla 10. Tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ), de *Moina micrura* ( $E_1$ ) y *Ceriodaphnia dubia* ( $E_2$ ) en presencia y ausencia de *Daphnia ambigua* (G). La letra ennegrecida indica la especie focal de la cual se indican los valores de  $\Delta N/\Delta T$ . Los valores representan la media  $\pm$  1EE. N = 3. Resultados de la prueba de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

	$\Delta N/\Delta T$	
	ind día <sup>-1</sup>	p
<i>Moina - Ceriodaphnia</i>	0.25 $\pm$ 0.008	
<i>Moina - Ceriodaphnia - Daphnia</i>	0.07 $\pm$ 0.015	<0.001
<i>Ceriodaphnia - Moina</i>	0.30 $\pm$ 0.029	
<i>Ceriodaphnia - Moina - Daphnia</i>	0.12 $\pm$ 0.001	<0.001

Tabla 11. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Moina micrura* versus *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Moina micrura* y *Daphnia ambigua*.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	24.616	1	24.616	0.992	0.376
Tiempo	1449.174	14	103.512	38.659	<0.001
Trat* tiempo	706.504	14	50.465	18.847	<0.001
Error 1	99.295	4	24.824		
Error 2	149.943	56	2.678		

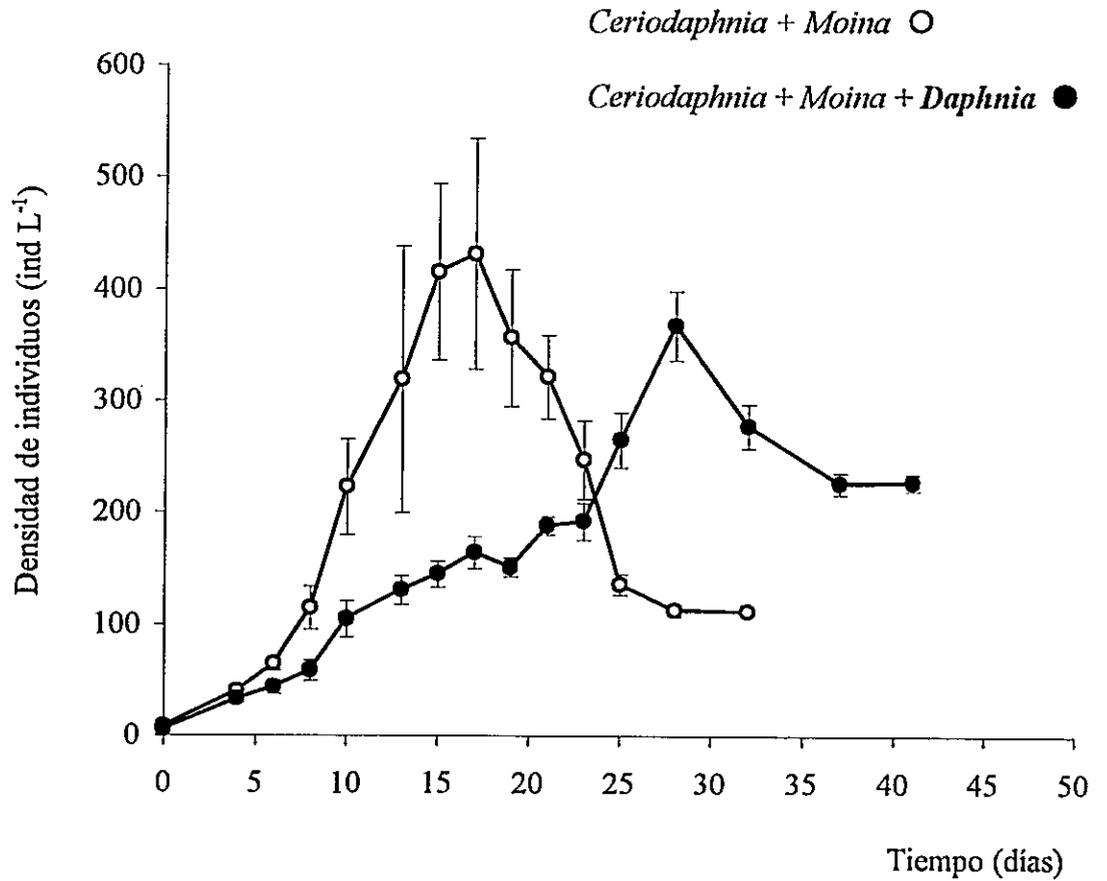


Figura 11. Dinámica poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Daphnia ambigua* y *Moina micrura*. La línea vertical indica 1 EE. N = 3

la presencia de *Daphnia* produce un aumento en las densidades poblacionales finales de *Ceriodaphnia*, lo cual le permitiría aumentar su permanencia en el sistema.

Basándose en los resultados del ANOVA entre el par de especies especialistas *Moina* y *Ceriodaphnia* en presencia y ausencia del generalista *Daphnia*, es posible concluir que *Daphnia* afectó la dinámica poblacional de los especialistas a través del tiempo. Sin embargo, los resultados indican que la presencia del generalista afectó diferencialmente la dinámica de cada especialista lo cual estaría dado principalmente por una disminución diferencial en sus tasas de crecimiento (Tabla 10). *Moina* disminuye su tasa de crecimiento 3.6 veces en cambio, *Ceriodaphnia* lo hace sólo 2.5 veces en presencia del generalista. Asimismo, *Ceriodaphnia* permanece temporalmente con mayores niveles poblacionales que en ausencia de *Daphnia*, a diferencia de *Moina*, la cual se extinguió bajo cualquier condición. Un efecto diferencial de *Daphnia* sobre las dinámicas de ambos especialistas, permiten apreciar un patrón inverso de abundancias, el cual sería considerado como evidencia de competencia interespecífica entre los especialistas.

## **2. Efecto de variaciones en la disponibilidad relativa de los recursos sobre cada especie especialista.**

Para evaluar la segunda predicción del modelo CAMG, se sometió a *Moina* y *Ceriodaphnia* a dos proporciones extremas de *Chlorella* y *Oocystis* (90/10 y 10/90;

*Chlorella* /*Oocystis*). Una respuesta numérica mayor de *Moina* y *Ceriodaphnia* frente a una mayor disponibilidad del recurso alternativo, constituiría evidencia del mecanismo de CAMG. Igualmente, resultados inversamente correlacionados de las tasas de crecimiento poblacional de cada especie especialista bajo proporciones contrastantes de recursos, entregarían evidencia a favor del mecanismo CAMG.

a) *Moina micrura*.

La dinámica poblacional de *Moina* no varió significativamente a través del tiempo en las situaciones con diferentes proporciones de recursos (Figura 12, Tabla 12,  $p = 0.677$ ). Igualmente, *Moina* presentó niveles poblacionales similares bajo cualquier proporción de recursos y disminuyó drásticamente hacia el final del experimento en cualquier condición. Sin embargo, un análisis posterior de la tasa de crecimiento de *Moina* revela un efecto significativo bajo las diferentes proporciones de recursos ofrecidos (Tabla 13, Wilcoxon,  $W_x = 6$ ,  $p = 0.050$ ). En el sistema con una mayor proporción de *Chlorella* (90/10), recurso sobre el cual se especializa (anexo I), la tasa de crecimiento fue menor que la detectada bajo una mayor proporción de *Oocystis* (10/90), recurso alternativo (de  $0.126 \pm 0.0094$  ind día<sup>-1</sup> en 90/10 y de  $0.186 \pm 0.011$  ind día<sup>-1</sup> en 10/90).

Tabla 12. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Moina micrura* bajo proporciones de recursos 90/10 y 10/90 (*Chlorella* / *Oocystis*).

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	0.183	1	0.183	0.004	0.951
Tiempo	125.558	13	9.658	1.107	0.374
Trat* tiempo	88.488	13	6.807	0.780	0.677
Error 1	173.009	4	43.252		
Error 2	453.559	52	8.722		

Tabla 13. Tasa de crecimiento poblacional ( $\Delta N/\Delta T$ ) de las especies especialistas ( $E_1$ ,  $E_2$ ) en proporciones de recursos 90/10 y 10/90 (*Chlorella* / *Oocystis*). Resultados de la prueba de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

Especie	Proporciones de recursos ( <i>Chlorella/Oocystis</i> )		p
	90/10	10/90	
<i>Moina micrura</i> ( $E_1$ )	0.126 $\pm$ 0.0094	0.175 $\pm$ 0.0027	0.050
<i>Ceriodaphnia dubia</i> ( $E_2$ )	0.159 $\pm$ 0.0008	0.088 $\pm$ 0.0035	0.050

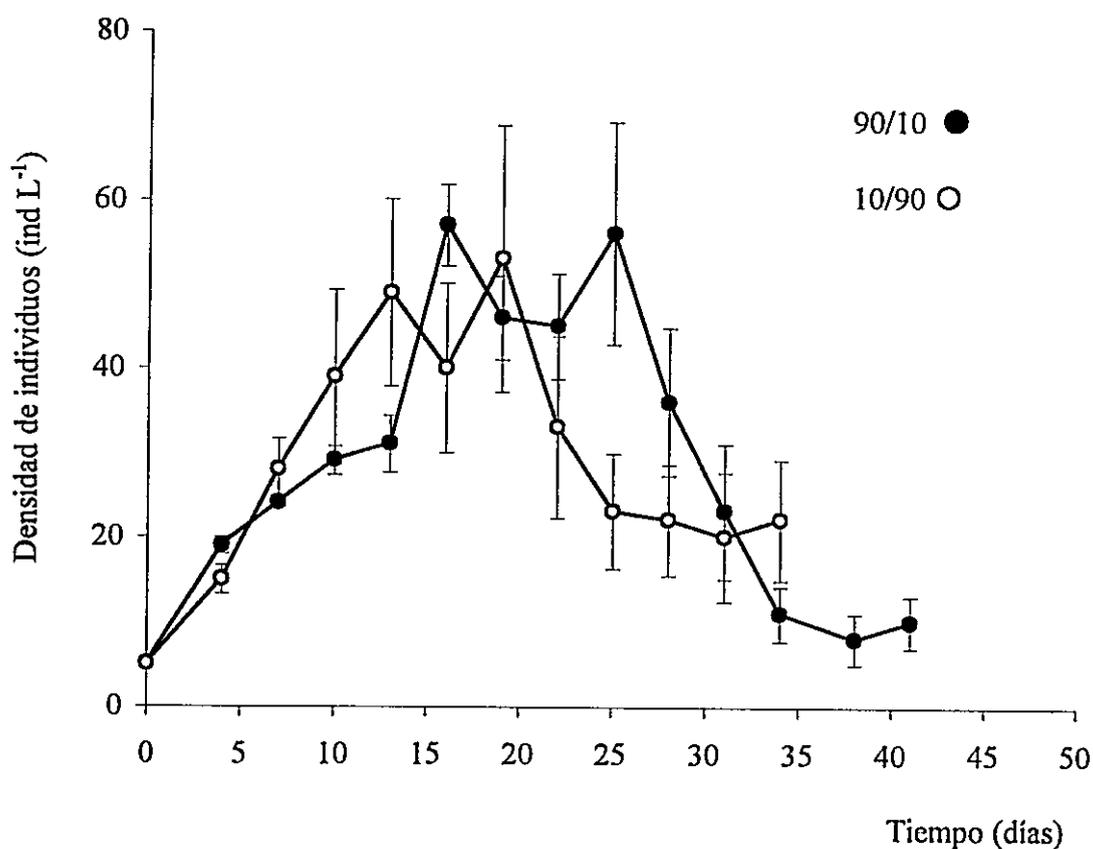


Figura 12. Dinámica poblacional de *Moina micrura* en coexistencia con

*Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* bajo proporciones 90/10 ●

y 10/90 ○ de los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (*Chlorella/Oocystis*).

La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

**b) *Ceriodaphnia dubia*.**

El patrón de crecimiento de *Ceriodaphnia* fue marginalmente afectado bajo diferentes proporciones de recursos ofrecidos (Figura 13, Tabla 14,  $p = 0.114$ ). Sin embargo, el análisis posterior reveló que la tasa de crecimiento fue significativamente diferente en las condiciones contrastantes de proporciones recursos. La tasa de crecimiento fue significativamente afectada por la proporción de recursos ofrecidos. Al igual que *Moina*, *Ceriodaphnia* presentó una mayor tasa de crecimiento bajo condiciones de mayor oferta del recurso alternativo, *Chlorella* que de *Oocystis*. En condiciones de una mayor proporción de *Chlorella*, se observó una tasa de crecimiento de  $0.159 \pm 0.0008$  ind  $d^{-1}$  la que superó significativamente a la observada bajo mayor proporción de *Oocystis*, de  $0.089 \pm 0.0035$  ind  $día^{-1}$  (Tabla 13, Wilcoxon,  $W_x = 6$ ,  $p = 0.05$ ).

**c) *Daphnia ambigua*.**

Además del comportamiento de las especies especialistas, se analizó la conducta presentada por el generalista *Daphnia* bajo proporciones contrastantes de recursos. La dinámica de *Daphnia* se afectó significativamente bajo diferentes proporciones de recursos. *Daphnia* presentó mayores niveles de abundancia frente a una mayor proporción de *Chlorella* que bajo una mayor proporción de *Oocystis* (Figura 14, Tabla 15,  $p = 0.019$ ). Estos resultados sugieren que *Daphnia* podría presentar un cambio conductual que implique alguna preferencia por *Chlorella*, cuando *Daphnia* se encuentra en coexistencia con *Moina* y *Ceriodaphnia*. Esta proposición será discutida posteriormente.

Tabla 14. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Ceriodaphnia dubia* bajo proporciones de recursos 90/10 y 10/90 (*Chlorella* / *Oocystis*).

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	506.748	1	506.748	4.150	0.111
Tiempo	4226.739	14	301.910	16.039	0.001
Trat* tiempo	416.100	14	29.721	1.579	0.114
Error 1	488.490	4	122.1		
Error 2	1054.139	56	18.824		

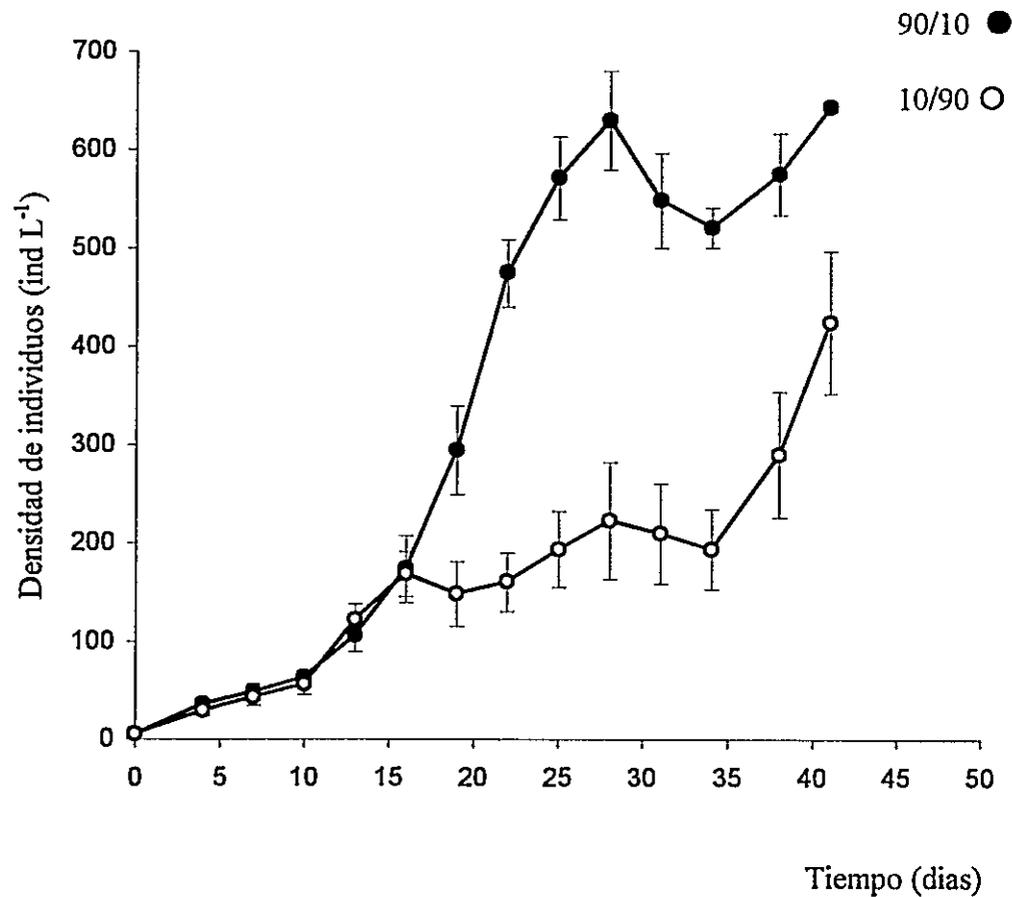


Figura 13. Dinámica poblacional de *Ceriodaphnia dubia* en coexistencia con *Moina micrura* y *Daphnia ambigua* bajo proporciones 90/10 ● y 10/90 ○ de los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (*Chlorella/Oocystis*). La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

Tabla 15. ANOVA de medidas repetidas de la densidad poblacional de *Daphnia ambigua* bajo proporciones de recursos 90/10 y 10/90 (*Chlorella lOocystis*).

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	p
Tratamiento	155.538	1	155.538	2.747	0.173
Tiempo	906.848	13	69.758	4.602	<0.001
Trat* tiempo	447.289	13	34.407	2.270	0.019
Error 1	226.451	4	56.613		
Error 2	788.303	52	15.160		

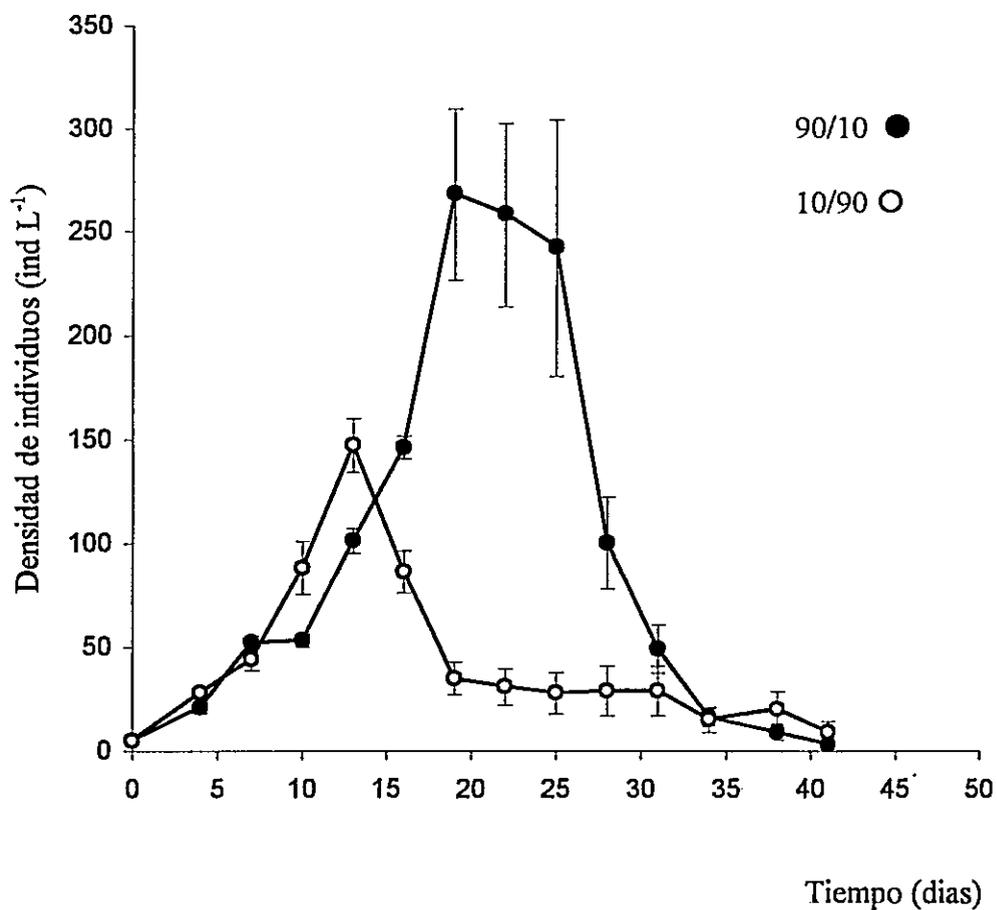


Figura 14. Dinámica poblacional de *Daphnia ambigua* en coexistencia con *Ceriodaphnia dubia* y *Moina micrura* bajo proporciones 90/10 ● y 10/90 ○ de los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (*Chlorella*/*Oocystis*). La línea vertical indica 1 EE. N = 3.

## DISCUSION

Existe numerosa evidencia que indica la existencia de efectos no-aditivos o dependientes entre interacciones directas, lo cual ha impedido realizar predicciones satisfactorias sobre el sistema en su totalidad a partir del conocimiento entre pares de especies (Morin *et al.* 1988, Martin *et al.* 1989, Huang & Sih 1990, Hurd & Eisenberg 1990, Fauth 1990, Wissinger & MacGrady 1993).

La no aditividad de las dinámicas detectadas entre *Moina* y *Ceriodaphnia* demuestra que las predicciones basadas en el análisis entre pares de especies no serían correctas. *Ceriodaphnia* y *Moina* han sido descritas como especies que utilizan los recursos complementariamente (G. Martínez, ver anexo I), lo cual permitiría una coexistencia estable entre ellas. Esta conducta en el uso de los recursos impediría que estas especies compitieran por recursos y que se detectaran patrones asociados a este proceso. Sin embargo, las predicciones de ausencia de competencia cambian en presencia de una tercera especie. En esta nueva condición surge entre *Moina* y *Ceriodaphnia* un patrón diferente, el cual constituye evidencia de que estaría operando un proceso competitivo entre ellas.

Existen antecedentes en la literatura que la adición de *Daphnia* a un sistema compuesto por especies coexistentes resulta en marcados efectos sobre estas especies. Soto & Hurlbert (1991) indican que la adición de *Daphnia* a un sistema cyclopoideo-calanoideo produce en primer lugar un efecto negativo sobre estas especies debido a una

probable reducción de los recursos totales, lo cual resulta en una disminución de su sobrevivencia y reproducción. Sin embargo, balanceando este efecto negativo, se indicó la existencia de efectos indirectos positivos mediados por el consumo de *Oocystis* por *Daphnia*, la cual al remover el exceso de estas y otras microalgas poco comestibles para aquellos microcrustáceos, impide su ingesta y facilita su movimiento (Soto & Hurlbert 1991).

Al igual que Soto & Hurlbert (1991), el mecanismo mediante el cual *Daphnia* afectó la dinámica de *Moina* y *Ceriodaphnia* en coexistencia se produciría por un efecto a través de los recursos. No obstante, la dinámica de *Moina* fue independiente de la disponibilidad relativa de ambos recursos. *Moina* fue incapaz de responder numéricamente frente a una mayor disponibilidad de su propio recurso (90/10) como del recurso alternativo (10/90). Esto impidió la detección de cambios en densidad dependientes de la frecuencia de cualquiera de los recursos en *Moina*, tal como lo predice el modelo CAMG.

Por el contrario, *Ceriodaphnia* mostró evidencias de una dinámica poblacional que dependió de la oferta relativa de ambos recursos. Los resultados indican que habría un efecto marginal de una mayor proporción del recurso alternativo sobre la abundancia de *Ceriodaphnia*, la cual aumenta su abundancia frente a una mayor proporción de *Chlorella*. Igualmente, *Ceriodaphnia* presentó un incremento significativo de su tasa de crecimiento poblacional frente a una mayor disponibilidad del recurso alternativo. En resumen, la dinámica de *Ceriodaphnia* fue altamente dependiente de la abundancia relativa de ambos recursos.

La interacción presentada por *Daphnia* sobre *Moina* y *Ceriodaphnia* revela una interacción competitiva diferencial de *Daphnia* con estas especies. La interacción altamente asimétrica presentada por *Daphnia* con ambas especies especialistas y la ausencia de una respuesta numérica de *Moina* frente a proporciones diferentes de recursos, sugiere una mayor restricción competitiva impuesta por *Daphnia* sobre *Moina* que sobre *Ceriodaphnia*. Concordante con estos resultados, la dinámica poblacional de *Daphnia* frente a diferentes proporciones de recursos ratificaría la respuesta diferencial presentada por esta especie frente a cada recurso, debido a que la abundancia de *Daphnia* fue mayor en condiciones de una mayor disponibilidad de *Chlorella* que de *Oocystis*, a pesar de que *Daphnia* presenta un consumo generalizado sobre ambos recursos (anexo I). Del mismo modo, la respuesta funcional de *Daphnia* demostró una mayor CLI con *Chlorella* que con *Oocystis* (anexo I), lo cual indica una mayor capacidad de consumo de *Chlorella* que de *Oocystis*, a altas concentraciones de recursos (Tabla 1).

La concentración sobre el consumo de *Chlorella* implicaría necesariamente una disminución de consumo de *Oocystis* por *Daphnia*, por lo cual debiera relajar su interacción competitiva con *Ceriodaphnia*. Esto permitiría que *Ceriodaphnia* alcance los altos niveles poblacionales observados y que predomine numéricamente en el sistema.

Además de la conducta diferencial de *Daphnia* sobre los recursos, es probable que la alta densidad presentada por *Ceriodaphnia* en el sistema genere alguna respuesta conductual sobre las especies coexistentes. Los efectos de la abundancia de *Ceriodaphnia* sobre la dinámica poblacional de *Daphnia* y *Moina* fueron exploradas mediante la

comparación de las dinámicas poblacionales de estas especies en ausencia y presencia de *Ceriodaphnia*. El ANOVA reveló un efecto significativo de *Ceriodaphnia* sobre la abundancia de *Daphnia* (ANOVA,  $p = 0.004$ ). Igualmente se detectó una disminución significativa de *Moina* debido a la presencia de *Ceriodaphnia* (ANOVA,  $p = 0.020$ ). El efecto sobre *Daphnia* era predecible a partir del análisis pareado en el cual ya se detectaba un efecto significativo de *Ceriodaphnia* sobre *Daphnia*. Sin embargo, las dinámicas de *Moina* y *Ceriodaphnia* en ausencia de *Daphnia*, indicaban que estas especies no presentarían interacción competitiva. Estos resultados cambian totalmente cuando se adicionó *Daphnia* al sistema. En esta condición, *Ceriodaphnia* presentó un significativo efecto indirecto, mediado por la especie generalista *Daphnia*, sobre la dinámica temporal de *Moina*, la cual disminuyó sus abundancias y se extingió anticipadamente en presencia de *Ceriodaphnia*.

Asimismo, la superioridad numérica de *Ceriodaphnia* detectada durante el transcurso experimental presentaría algún efecto sobre la conducta alimentaria de *Daphnia*. Diferencias en la interacción competitiva aparente detectada entre *Moina* y *Ceriodaphnia* podrían ser generadas como consecuencia de un cambio conductual del generalista, el cual concentraría su actividad alimentaria sobre un recurso en particular. En aislamiento, *Daphnia* presenta una conducta generalista en el uso de los recursos, sin mostrar alguna preferencia alimentaria (anexo I). Sin embargo, en coexistencia con *Ceriodaphnia* y *Moina* cambiaría su estrategia de alimentación, presentando preferencia por *Chlorella* y compitiendo con mayor intensidad con *Moina* que con *Ceriodaphnia* (Figura 15). Es

probable que *Daphnia* presente cambios en su actividad de forrajeo que le permitan disminuir la intensidad de su interacción competitiva con *Ceriodaphnia*, la cual, por predominar numéricamente en el sistema, constituye un competidor superior por *Oocystis* (anexo I). En resumen, una conducta diferencial de *Daphnia* sobre ambos recursos y el efecto indirecto de *Ceriodaphnia* sobre *Moina*, generarían un patrón de abundancias inversamente correlacionadas entre *Moina* y *Ceriodaphnia*, el cual es interpretable por procesos convencionales de competencia, en el cual habría un predominio de *Ceriodaphnia* sobre *Moina*. Esta proposición requiere posteriores estudios, los cuales ratifiquen los potenciales mecanismos conductuales antes indicados que intervendrían en la generación del patrón resultante entre *Moina* y *Ceriodaphnia*.

La ausencia de cambios alternados de las abundancias de los especialistas frente a proporciones diferentes de recursos predichos por el modelo CAMG, se debería a la incapacidad del generalista para responder a una mayor disponibilidad de *Oocystis*. Una respuesta funcional altamente asimétrica del generalista sobre *Chlorella* impediría la disminución de *Oocystis*, lo cual permite explicar, al menos parcialmente, las altas densidades de *Ceriodaphnia* en cualquier condición. Igualmente, es probable que la ausencia de este patrón en los especialistas se deba a una respuesta relativamente lenta de estas especies frente a variaciones de ambos recursos.

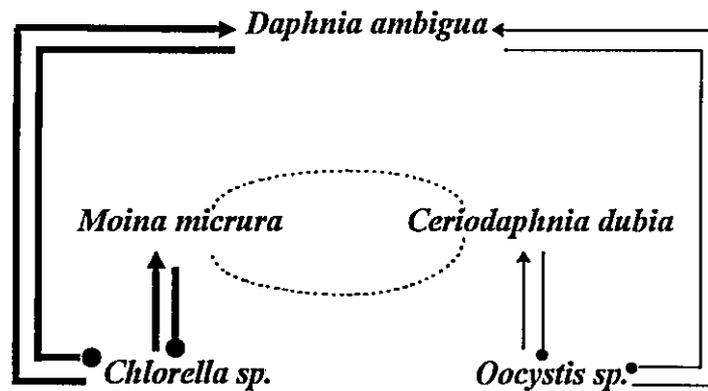


Figura 15. Modelo conceptual de interacciones competitivas y de depredación entre tres especies de microcrustáceos (Cladocera) y dos especies de microalgas (Chlorophyceae). Líneas terminadas en flecha indican efecto positivo y en punto efecto negativo. El grosor de la línea indica la intensidad de la interacción. — interacción directa, --- interacción aparente.

Del mismo modo, el modelo CAMG predice que una condición que impediría detectar cambios alternados en la dinámica de las especies especialistas, sería cuando el generalista no está limitado por alimento. Esto podría resultar en un efecto indirecto positivo sobre las especies especialistas (las cuales sí estarían limitadas por el recurso) debido a que cada consumidor especialista aumentaría en abundancia cuando incrementa su propio recurso. Esto conlleva a que el recurso alternativo sea más abundante y por consiguiente aumente la abundancia de la especie especializada en él, generando un patrón de abundancias mutuamente positivas. Sin embargo, siguiendo los resultados obtenidos de este estudio, independientemente de la condición de limitación por recursos que pudiera presentar *Daphnia*, la significativa interacción asimétrica presentada por esta especie sobre cada especialista generaría un patrón de abundancias inversamente correlacionadas que surge como consecuencia de la restricción diferencial sobre los especialistas.

La disminución continua y diferencial de la disponibilidad de los recursos en el sistema como consecuencia del consumo presentado por especies especialistas y generalistas en el uso de los recursos, generaría una conducta dinámica en estos consumidores a través del tiempo. Un análisis exploratorio de la conducta alimentaria de *Daphnia* bajo proporciones diferentes de recursos, mostró un comportamiento variable en el consumo de *Chlorella* y *Oocystis*. Bajo una oferta de iguales proporciones de recursos, *Daphnia* presenta una conducta generalista en el uso de estos recursos, lo cual ratificaría los resultados obtenidos de los experimentos de respuesta funcional y de

preferencia alimentaria para esta especie (anexo I). Sin embargo, bajo proporciones diferentes de recursos, *Daphnia* se aleja de este comportamiento, presentado algún grado alternancia en el uso de estos recursos. Estos resultados demuestran el marcado efecto que tendría la proporción de los recursos ofrecidos sobre la conducta alimentaria de estas especies y sugieren la dependencia de las respuestas observadas en estas especies de la concentración de estos recursos.

En resumen, se acepta la primera hipótesis del modelo CAMG debido a que la adición de un generalista al sistema compuesto por dos especialistas (que no compiten entre sí), resultó en efectos negativos recíprocos interpretables por formas convencionales de competencia interespecífica. La existencia de un mecanismo alternativo para CAMG que involucra una conducta selectiva del generalista produce similarmente un patrón de competencia aparente entre las especies especialistas. Por el contrario, los resultados no permiten aceptar la segunda hipótesis del modelo puesto que no se detectó un patrón frecuencia-dependiente inverso en las abundancias de las especies especialistas.

## BIBLIOGRAFIA

Abrams P.A. 1987a. Indirect interaction between species that share a predator: varieties of indirect effects. En: Kerfoot W.C. & Sih (Eds.). Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. 38-54 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Araya J.M. & L. Zuñiga. 1985. Manual taxonómico del zooplancton lacustre de Chile. Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile.

Bender E.A., T.J. Case & M.E. Gilpin. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65: 1-13.

Berman M.S. & S. Richman. 1974. The feeding behavior of *Daphnia pulex* from Lake Winnebago, Wisconsin. *Limnology and Oceanography* 19: 105-109.

Bern L. 1990a. Size-related discrimination of nutritive and inert particles by freshwater zooplankton. *Journal of Plankton Research* 12: 1059-1067.

Bern L. 1990b. Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnology and Oceanography* 35: 923-926.

Billick I. & T.J. Case. 1994. Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected? *Ecology* 75: 1529-1543.

Borowitzka M.A. & L.J. Borowitzka. 1988. Micro-algal Biotechnology. Cambridge University Press. Cambridge.

Brendelberger H. 1985. Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft. Ergebnisse der Limnologie* 21: 135-146.

Butler N.M., C.A. Suttle & W.E. Neill. 1989. Discrimination by freshwater zooplankton between single algal cells differing in nutritional status. *Oecologia* 78: 368-372.

- Burns C.W. 1969. Relation between filtering rate, temperature, and body size in four species of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 14: 492-502.
- Carpenter S.R. & J.F. Kitchell. 1988. Consumer control of lake productivity. Large-scale experimental manipulations reveal complex interactions among lake organisms. *BioScience* 38: 764-769.
- Carpenter S.R., F. Kitchell, J.R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J. Elser, M.M. Elser, D.M. Lodge, D. Kretchmer, X. He & C.N. von Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-73.
- Connell J.H. 1983a. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist* 122: 661-696.
- Davidson D.W., R.S. Inouye & J.H. Brown. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65: 1780-1786.
- Dawes C. 1986. *Botánica Marina*. Editorial Limusa.
- DeMott W.R. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography* 27: 518-527.
- DeMott W.R. 1985. Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft. Ergebnisse der Limnologie* 21: 125-134.
- DeMott W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- DeMott W.R. 1988. Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bulletin of Marine Science* 43: 486-499.
- Dungan M.L. 1986. Three-way interactions: barnacles, limpets, and algae in a Sonoran Desert rocky intertidal zone. *American Naturalist* 127: 292-316.

Fauth J.E. 1990. Interactive effects of predators and early larval dynamics of the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Ecology* 71: 1609-1616.

Gause G.F. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins Co., Baltimore.

Geller W. & H. Müller. 1981. The filtration apparatus of Cladocera : filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* 49: 316 - 321.

Gilpin M.E., M.P. Carpenter & M.J. Pomerantz. 1986. The assembly of a laboratory community: multispecies competition in *Drosophila*. En: Diamond J.& T.J. Case (Eds.). *Community ecology*. 23-40 pp. Harper & Row, New York, New York, USA.

Gliwicz Z.M. 1980. Filtering rates, food size selection, and feeding rates in cladocerans- another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton. En: Kerfoot W.C. (Ed.). *Evolution and ecology of zooplankton communities* 282-291 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Goulden C.E., L.L. Henry & A.J. Tessier. 1982. Body size, energy reserves, and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology* 63: 1780-1789.

Gurevitch J. & S.T. Chester Jr. 1986. Analysis of repeated measures experiments. *Ecology* 67: 251-255.

Haney J.F. 1985. Regulation of cladoceran filtering rates in nature by body size, food concentration, and diel feedings patterns. *Limnology and Oceanography* 30: 397- 411.

Haney J.F. & M.A. Trout. 1985. Size selective grazing by zooplankton in Lake Titicaca. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft. Ergebnisse der Limnologie* 21: 147-160.

Harvey H.W. 1937. Note on selective feeding by *Calanus*. *Journal Marine Biological Association United Kingdom*. 22: 97-100.

Holling C.S. 1959. The Components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.

Holt R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*. 12: 377-406.

Holt R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406.

Holt R.D. & J.H. Lawton. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *American Naturalist* 142: 623-645.

Holt R.D. & J.H. Lawton. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 495-520.

Huang Ch. & A. Sih. 1990. Experimental studies on behaviorally mediated, indirect interactions through a shared predator. *Ecology*: 1515-1522.

Hurd L.E. & R.M. Eisenberg. 1990. Arthropod community responses to manipulation of a bitrophic predator guild. *Ecology* 71: 2107-2114.

Ivlev V.S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. Yale University Press, New Haven.

Karban R., D. Hougren-Eitzmann & G. English-Loeb. 1994. Predator-mediated apparent competition between two herbivores that feed on grapevines. *Oecologia* 97: 508-511.

Kerfoot W.C. 1987. Cascading effects and indirect pathways. En: Kerfoot W.C. & A. Sih (Eds.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. 57-70 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Kerfoot W.C. & A. Sih 1987. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. 57-70 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Kotler B.P. & R.D. Holt. 1989. Predation and competition: the interaction of two types of species interactions. *Oikos* 54: 256-260.

- Lampert W. & P. Muck. 1985. Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia - Eudiaptomus* example. Archiv für Hydrobiologie Beiheft. Ergebnisse der Limnologie 21: 311 - 322.
- Lampert W., R.D. Schmitt & P. Muck. 1988. Vertical migration of freshwater zooplankton: test of some hypotheses predicting a metabolic advantage. Bulletin Marine Science. 43: 620-640.
- Lawler S.P. 1993. Direct and indirect effects in microcosm communities of protist. Oecologia 93: 184-190.
- Lawlor L.R. 1979. Direct and indirect effects of n-species competition. Oecologia 43: 355-364.
- Levine S.H. 1976. Competitive interactions in ecosystems. American Naturalist 110: 903-910.
- Levins R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Levins R. 1975. Evolution in communities near equilibrium. En: Cody M.L. & J.M. Diamond (Eds.). Ecology and evolution of communities. 16-50 pp. Belknap, Cambridge.
- Lynch M. 1978. Complex interactions between natural coexploiters *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. Ecology 59: 552-564.
- Lotka A.J. 1932. The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. Journal of Washington Academy of Science 22: 461-469.
- McArthur R.H. & J.H. Connell. 1966. The biology of populations. Wiley, New York.
- MacMahon J.W. & R.H. Rigler. 1965. Feeding rates of *Daphnia Magna* Strauss in different foods labeled with radioactive phosphorus. Limnology and Oceanography 10: 105-113.

- MacQueen D.J., J.R. Post & E.L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystem. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 43: 1571-1581.
- Marin V, M.E. Huntley & B. Frost. 1987. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Marine Biology* 93: 49-58.
- May R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McNaught D.C., D.Griesmer & M. Kennedy. 1980. Resource characteristics modifying selective grazing by copepods. En: Kerfoot W.C. (Ed.). *Evolution and ecology of zooplankton communities*. 292-298 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Martin T.H., R.A. Wright & L.B. Crowder. 1989. Non-additive impact of blue crabs and spot on their prey assemblages. *Ecology* 70: 1935-1942.
- Medel R.G. 1993. *Variación de ensambles de hormigas granívoras de zonas áridas: patrones y mecanismos*. Tesis Doctoral, Pontificia Universidad Católica de Chile.
- Meise C.J., W.R. Munns Jr., & N.G. Hairston Jr. 1985. An analysis of the feeding behavior of *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 30: 862-870
- Miller T.E. & W.C. Kerfoot. 1987. Redefining Indirect Effects. En: Kerfoot W.C. & A. Sih (Eds.). *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. 33-37 pp. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Morin P.J., P. Lawlor & E.A. Johnson. 1988. Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. *Ecology* 69: 1401-1409.
- Muck P. & W. Lampert. 1980. Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentration: poor evidence for "threshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. *Journal of Plankton Research* 2: 367-379.

Murdoch W.W. 1969. Switching in general predators : experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39: 335-354.

Neill W.E. 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition, and efficiency of resource utilization. *Ecology* 56: 809-826.

Porter K. G., J. Goerritsen & J.D. Orcutt, Jr. 1982. The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behavior, ingestion, assimilation, and respiration by *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 27: 935-949.

Rigler F.H. 1961. The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology*. 39: 857-868.

Romanovsky Y.E. & Feniova I.Y. 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. *Oikos* 44: 243-252.

Schmitt R.J. 1987. Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. *Ecology* 68: 1887-1897.

Siegel S. & N.J. Castellan Jr. 1988. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company. Second Edition.

Smith D.W. & S.D. Cooper. 1982. Competition among Cladocera. *Ecology* 63: 1004-1015.

Soto D. & S. Hurlbert. 1991. Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions. *Ecological Monographs*. 61: 245-265.

Steele R.G.D. & J.H. Torrie. 1989. Bioestadística: principios y procedimientos. Segunda Edición. Interamericana de México, México.

Tessier A.J. & C.E. Goulden. 1982. Estimating food limitation in cladoceran populations. *Limnology and Oceanography* 27: 707-717.

Tillmann U. & W. Lampert. 1984. Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: an experimental test. *Journal of Freshwater Ecology* 2: 311-323.

Van Buskirk J. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. *Ecology* 69: 857-867.

Vandermeer J.H. 1969. The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoa. *Ecology* 50: 362-372.

Vanni M.J. 1986. Fish predation and zooplankton demography: indirect effects. *Ecology* 67: 337-354.

Werner E.E., J.F. Gilliam, D.J. Hall & G.G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.

Wilbur H.M. & J.E. Fauth. 1990. Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. *American Naturalist* 135: 176-204.

Wilkinson L., M. Hill, J.P. Weina, G.K. Birkenbeuel. 1992. SYSTAT for Windows: Statistics. 5a. edición. Evanston, IL. SYSTAT Inc.

Wissinger S. & J. McGrady. 1993. Intraguild predation and competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. *Ecology* 74: 207-218.

Wootton J.T. 1993. Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interaction chains and interaction modifications. *American Naturalist* 141: 71-89.

Wootton J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. En: Fautin D.G., D.J. Futuyma & F.C. James (Eds.). *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 443-466. Annual Reviews inc. Palo Alto, California, USA.

## ANEXO I

### **Determinación de la conducta alimentaria de *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* sobre *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp.**

La implementación de las condiciones experimentales que permitan evaluar el modelo CAMG requiere distinguir entre especies consumidoras que presenten conductas generalistas y especialistas en el uso de los recursos. Para determinar estas estrategias se evaluó la respuesta funcional y la preferencia alimentaria de algunos de cladóceros (Daphnidae) sobre los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp.. En la respuesta funcional se utilizó el parámetro de eficiencia de consumo  $b$ , (pendiente de la curva de respuesta funcional, Figura 1) para definir estas estrategias, debido a que un individuo especializado en el uso de un recurso presentaría una mayor eficiencia de consumo que un individuo con un uso más generalizado sobre los recursos (McArthur & Connell 1966).

Evidencia independiente de estas estrategias se obtuvo mediante experimentos de preferencia alimentaria en los cuales, los recursos fueron ofrecidos simultáneamente a cada consumidor en iguales concentraciones. El criterio para definir una estrategia especialista en el uso de los recursos, fue la detección de una tasa de ingesta significativamente mayor sobre un recurso en presencia del recurso alternativo lo cual revelaría preferencia por el primero. En caso contrario, el consumidor presentaría una conducta generalizada en el uso de los recursos.

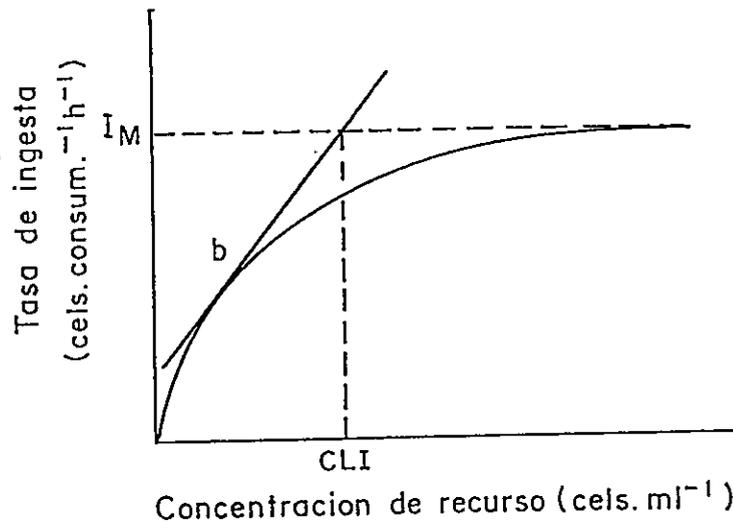


Figura 1. Modelo  $I_C = I_{\max} (1 - e^{-bc})$  (Ivlev 1961).  $I_{\max}$  = Tasa de ingesta máxima,  $b$  = Eficiencia de consumo y  $CLI$  = Concentración limitante incipiente.

### Determinación de la tasa de ingesta

El parámetro general utilizado en los experimentos de respuesta funcional y de selectividad alimentaria fue la tasa de ingesta. La tasa de ingesta fue determinada mediante la expresión propuesta por Harvey (1937), la cual incluye tasa de pastoreo y de filtración:

$$g = (\ln C_0 - \ln C_t) \cdot t^{-1} \quad g = \text{Tasa de pastoreo (h}^{-1}\text{)}$$

$$C_0 = \text{Concentración inicial del recurso (cels ml}^{-1}\text{)}$$

$$C_t = \text{Concentración final del recurso (cels ml}^{-1}\text{)}$$

$$t = \text{Intervalo entre } C_0 \text{ y } C_t \text{ ( h )}$$

$$F = (V \ g) \cdot N^{-1} \quad F = \text{Tasa de filtración (ml herbívoro}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)}$$

$$V = \text{Volumen de trabajo (ml)}$$

$$N = \text{Número de herbívoros}$$

$$I = F \cdot C_0 \quad I = \text{Tasa de ingesta (cels herbívoro}^{-1} \text{ h}^{-1}\text{)}$$

Un supuesto importante en estas expresiones es que la tasa de filtración del consumidor es independiente de la concentración del recurso. Rigler (1961) propone expresiones más complejas que consideran una disminución de la tasa de filtración a mayor concentración de recursos. Sin embargo, Marín *et al.* (1987) señalan que bajo ciertas condiciones experimentales las expresiones originales propuestas por Harvey

(1937) permiten estimar satisfactoriamente la variación real de los recursos mediante un desarrollo experimental relativamente simple. Para la estimación de la tasa de pastoreo (g) se determinó la disminución del recurso y el intervalo de tiempo que esto requirió. Este intervalo es denominado Tiempo Analítico Mínimo (TAM) y es aquel en el cual se detecta una disminución mínima significativa de la concentración del recurso, lo cual permite efectuar estimaciones rápidas utilizando sólo la concentración inicial del recurso ( $C_0$ ). A medida que aumenta el intervalo entre  $t_0$  y  $t_1$  se incrementa el error debido a una sobreestimación de la variación de los recursos (Marín *et al.* 1987). El TAM depende de la variabilidad de la técnica de recuento y se define operacionalmente como el doble de la desviación estándar obtenida en los recuentos de recurso ( $TAM = 2 * CV$ ;  $CV =$  Coeficiente de variación). La variabilidad en los recuentos de microalgas detectada con microscopía óptica y hemacitómetro fue superior al 5% e inferior al 10%, por lo tanto, el TAM con esta técnica fue aquel en el cual se alcanzó una variación del recurso de 20%.

En todas la experiencias se usaron individuos adaptados a las condiciones de laboratorio. Tales individuos provinieron de la sexta generación a partir de inóculos de terreno, lo que permitió utilizar poblaciones aclimatadas y estabilizadas a las nuevas condiciones ambientales. Además de la adaptación, previamente a cada experiencia los individuos se aclimataron durante 48 horas a las condiciones experimentales de concentración y tipo de recurso, de tal modo de uniformar sus condiciones fisiológicas iniciales.

La tasa de crecimiento de las especies recurso no fue considerada para la determinación de la variación de los recursos. Previas determinaciones de este parámetro en ausencia del consumidor y bajo las mismas condiciones experimentales a ensayar posteriormente, indicarían que no habría un aumento numérico del recurso durante el tiempo experimental (G. Martínez, datos no publicados). Los controles mantenidos simultáneamente con los tratamientos debieran ratificar estos resultados.

**a) Respuesta funcional**

Se evaluó la conducta alimentaria de *Daphnia ambigua*, *Ceriodaphnia dubia* y *Moina micrura* mediante la determinación de sus respuestas funcionales. Para ello se midió la tasa de ingesta de cada consumidor sobre un rango de concentraciones de cada recurso. Se utilizó matraces Erlenmeyer con 20 ml de medio de cultivo y concentraciones de recurso en un rango de 10.000 - 500.000 cels ml<sup>-1</sup> bajo agitación constante. Se trabajó con dos o tres consumidores en cada matraz, a los que se ofreció 5 - 6 concentraciones de recurso en cada tratamiento. Se usó tres réplicas en cada caso, efectuándose 4-5 recuentos del recurso a T<sub>0</sub> y T<sub>1</sub>. El T<sub>1</sub> se definió por el TAM, tiempo durante el cual hubo una disminución de recurso por consumo de un 20 %, que varió entre distintos tratamientos dependiendo de la concentración del recurso. Simultáneamente se mantuvo tres réplicas del control, el que consistió en matraces con el recurso y sin consumidor lo cual permitió detectar cualquier variación numérica del recurso en ausencia del consumidor (crecimiento, mortalidad). Cualquier variación positiva o negativa en el control se corrigió en los tratamientos.

La respuesta de la tasa de ingesta frente al rango de concentración de recurso fue ajustada al modelo de Ivlev (1961) (1) mediante el programa estadístico SYSTAT (Wilkinson *et al.* 1992).

$$(1) \quad I_c = I_{\max} (1 - e^{-bc}) \quad I_c = \text{tasa de ingesta a la concentración } c$$

$I_{\max}$  = tasa de ingesta máxima

$b$  = eficiencia de consumo

$c$  = concentración de recurso

La eficiencia de consumo  $b$ , constituye un parámetro general que representa la respuesta a un amplio rango de concentraciones bajas de recurso ( $\leq 100.000$  células  $\text{ml}^{-1}$  aproximadamente), la cual permite la comparación entre diferentes respuestas funcionales. La pendiente de la curva de la respuesta funcional  $b$ , se obtuvo mediante el programa estadístico SYSTAT (Wilkinson *et al.* 1992). Se comparó las pendientes de cada consumidor para diferentes recursos mediante un análisis de homogeneidad (paralelismo).

Tres razones decidieron el uso del modelo curvilíneo de Ivlev (1961). Primero, algunas mediciones de la tasa de filtración de las especies en el rango de bajas concentraciones de recurso, hacen preferible la utilización de modelos curvilíneos. Según esto, Porter *et al.* (1982) evaluaron el comportamiento alimentario de Cladocera mediante el ajuste de las tasas de ingesta frente a un rango de concentraciones variables

de recursos a diferentes modelos teóricos de respuesta funcional. A pesar que la mayoría de los modelos proporcionó buenos ajustes en estricto sentido estadístico, determinaciones de la actividad filtradora alrededor de la Concentración Limitante Incipiente (concentración límite a partir de la cual la tasa de ingesta es independiente de la concentración del recurso, CLI, Figura 1) reveló que la tasa de ingesta no disminuiría drásticamente, como lo predicen los modelos rectilíneos (por ejemplo, Holling tipo I). Por el contrario, una alta frecuencia del movimiento de los apéndices alimentarios fue detectada a concentraciones de recurso menores a la CLI, la cual tendió a disminuir gradualmente describiendo un función curvilínea. Segundo, los modelos no rectilíneos presentarían un mejor ajuste estadístico que modelos rectilíneos para respuestas funcionales. Muck & Lampert (1980), basados en el análisis de residuos de una regresión lineal entre la tasa de ingesta y concentración de recurso, señalan que a bajas concentraciones de recurso los residuos no estarían aleatoriamente distribuidos, por lo que no sería apropiado describir como lineal el comportamiento alimentario en este rango de concentración. Tercero, el modelo de Ivlev (1961) presentaría ventajas comparativas en comparación a otros modelos curvilíneos, debido a su gran simplicidad por incluir parámetros que son fáciles de determinar experimentalmente.

Finalmente, no se intentó el ajuste a una función sigmoídea debido al escaso número de valores bajos de concentración de los recursos y al relativamente alto grado de incerteza en esta zona.

## b) Selectividad alimentaria

Se montó un experimento de preferencia alimentaria en el cual se ofreció a *Daphnia ambigua*, *Ceriodaphnia dubia* y *Moina micrura* los recursos *Chlorella* y *Oocystis* simultáneamente. Con el propósito de reducir un posible error en las estimaciones de la tasa de consumo atribuible a los niveles limitantes diferentes de cada recurso para cada consumidor, se usó la concentración saturante de ambos recursos. Tal concentración fue obtenida de los análisis de respuesta funcional y correspondió a  $200.000 \text{ cels ml}^{-1}$ . Se mantuvo cinco réplicas para cada tratamiento conteniendo dos o tres consumidores, a los que se les ofreció los recursos uniformemente mediante la agitación constante de los matraces que los contenían. Se efectuaron seis recuentos de cada recurso a  $T_0$  y  $T_1$  los que como en el experimento de respuesta funcional, fueron definidos por el TAM, el cual se registró con un 25% de variación entre  $T_0$  y  $T_1$ . Simultáneamente, se mantuvo 5 réplicas del control, que incluyeron solamente a ambos recursos, lo cual permitió detectar cualquier variación numérica del recurso en ausencia del consumidor. En cada caso, los valores experimentales fueron corregidos por el control (según la metodología propuesta por Peterson & Renaud 1989). Se evaluó diferencias significativas entre las tasas de ingesta sobre cada recurso mediante la prueba no paramétrica de rangos asignados de Wilcoxon para muestras pareadas (Siegel & Castellan 1988).

## RESULTADOS

### a) Respuesta funcional

Se detectaron diferencias significativas en la eficiencia de consumo entre los consumidores. El valor de estas eficiencias fue muy variable, desde un valor mínimo de 0.69 ml herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> para el par de especies *Daphnia* - *Chlorella* y un máximo de 7.32 ml herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> para el par *Ceriodaphnia* - *Oocystis* (Tabla 1). El análisis de pendientes reveló que *Daphnia* fue el consumidor menos eficiente sobre cualquiera de los recursos ofrecidos, lo cual fue notorio al comparar su eficiencia con la de *Moina* sobre ambos recursos, pero significativamente sobre *Oocystis* (4.34 versus 1.04 ml herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> para *Moina* y *Daphnia* sobre *Oocystis*, respectivamente, Tukey, p = 0.001). La eficiencia de consumo de *Daphnia* sobre ambos recursos fue similar (0.69 versus 1.04 ml herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> para *Chlorella* y *Oocystis*, respectivamente, Figura 2, Tabla 1, Tukey, p = 0.151). Estos resultados indican que a niveles bajos de concentración de recursos, *Daphnia* presenta una baja eficiencia de consumo tanto sobre *Chlorella* como sobre *Oocystis*. Sin embargo, en condiciones de alta concentración de éstos, *Daphnia* continúa consumiendo y aumentando sostenidamente su tasa de ingesta, siendo por ello el consumidor más eficiente en este rango de concentración específico (Figura 2).

*Moina* en cambio, presentó diferencias en su eficiencia de consumo sobre *Chlorella* y *Oocystis*. *Moina* presentó una eficiencia de consumo significativamente mayor sobre *Chlorella* que sobre *Oocystis*, de 5.32 versus 4,34 ml herbívoro<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, respectivamente

Tabla 1. Parámetros de respuestas funcionales de las especies cladóceras con cada una de las especies microalgales. El ajuste al modelo Ivlev (1961) para cada par consumidor-recurso fue de 0.01. Se indican los resultados entre los valores de la eficiencia de consumo (*b*) de cada consumidor con cada recurso (*p*).

	Eficiencia de consumo		Ingesta máxima	Conc limit incipiente
CONSUMIDOR - recurso	<i>b</i> (ml herbívoro <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	<i>p</i>	<i>I</i> <sub>max</sub> x 10 <sup>5</sup> (cels herbívoro <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	CLI x 10 <sup>5</sup> (cels ml <sup>-1</sup> )
<i>MOINA - Chlorella</i>	5.32		1.94	0.360
<i>MOINA - Oocystis</i>	4.34	0.021*	0.24	0.055
<i>DAPHNIA - Chlorella</i>	0.69		2.90	4.203
<i>DAPHNIA - Oocystis</i>	1.04	0.151	2.29	2.202
<i>CERIODAPHNIA - Chlorella</i>	2.54		1.87	0.736
<i>CERIODAPHNIA - Oocystis</i>	7.32	0.025*	1.07	0.146

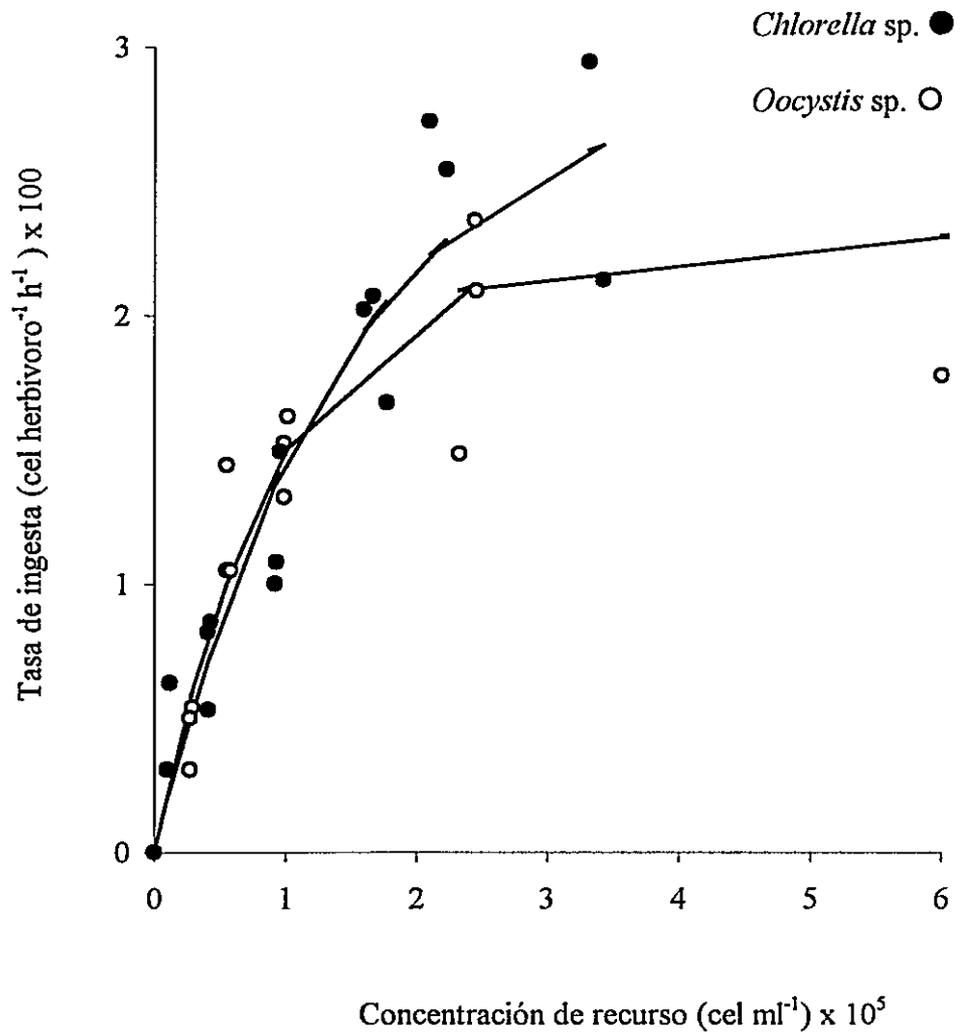


Figura 2. Respuestas funcionales de *Daphnia ambigua* sobre los recursos *Chlorella sp.* y *Oocystis sp.*

(Figura 3, Tabla 1, Tukey,  $p < 0.021$ ), la cual fue 2 veces mayor que la presentada por *Ceriodaphnia* y 8 veces mayor que la presentada por *Daphnia* sobre *Chlorella*.

*Ceriodaphnia* fue el consumidor más eficiente sobre *Oocystis*, superando en 2 veces la eficiencia de consumo de *Moina* y en 7 veces la eficiencia de consumo de *Daphnia* sobre este recurso (Figura 4, Tabla 1, Tukey,  $p = 0.025$ ).

#### b) Preferencia alimentaria

*Moina* presentó una mayor tasa de ingesta sobre el recurso *Chlorella* que sobre *Oocystis* (Figura 5, Tabla 2, Wilcoxon,  $p = 0.031$ ). La mediana de los valores de ingesta sobre *Chlorella* fue 3 veces mayor que sobre *Oocystis* (202.8 versus 67.8 cels herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, respectivamente). *Ceriodaphnia* demostró un comportamiento inverso debido a que consumió significativamente más *Oocystis* que *Chlorella* (Tabla 2, Wilcoxon,  $p = 0.031$ ), siendo aproximadamente 3 veces mayor la ingesta sobre *Oocystis* (139.3 versus 52.2 cels herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, respectivamente). A diferencia de *Moina* y *Ceriodaphnia*, las tasas de ingesta de *Daphnia* sobre *Chlorella* y *Oocystis* no difirieron significativamente (Figura 5, Tabla 2, Wilcoxon,  $p = 0.30$ ; 131.6 versus 138.5 x 10<sup>5</sup> cels herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, respectivamente).

Los resultados de las tasas de ingesta para cada consumidor sobre cada recurso aislado y en presencia de uno alternativo obtenidas de la respuesta funcional y en el experimento de selectividad alimentaria respectivamente, indican que en ambas condiciones la tasa de consumo de *Daphnia* sobre ambos recursos no difiere

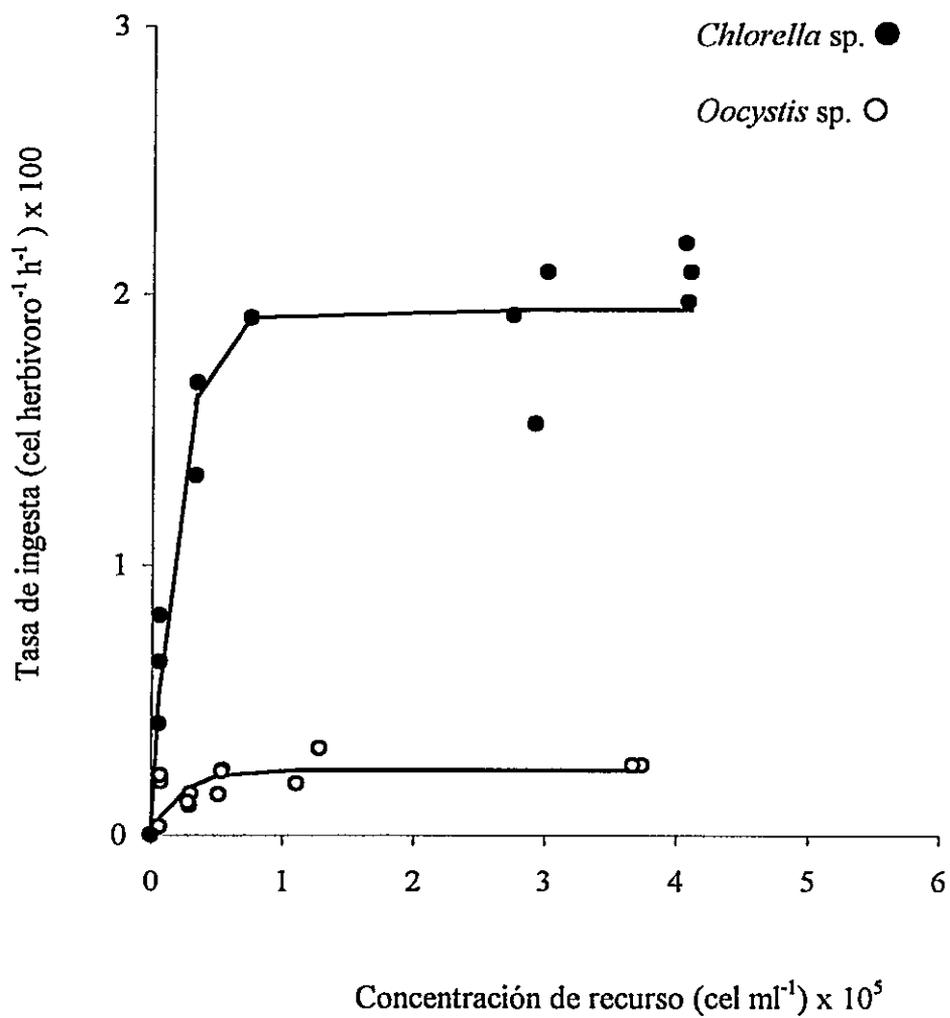


Figura 3. Respuestas funcionales de *Moina micrura* sobre los recursos *Chlorella sp.* y *Oocystis sp.*

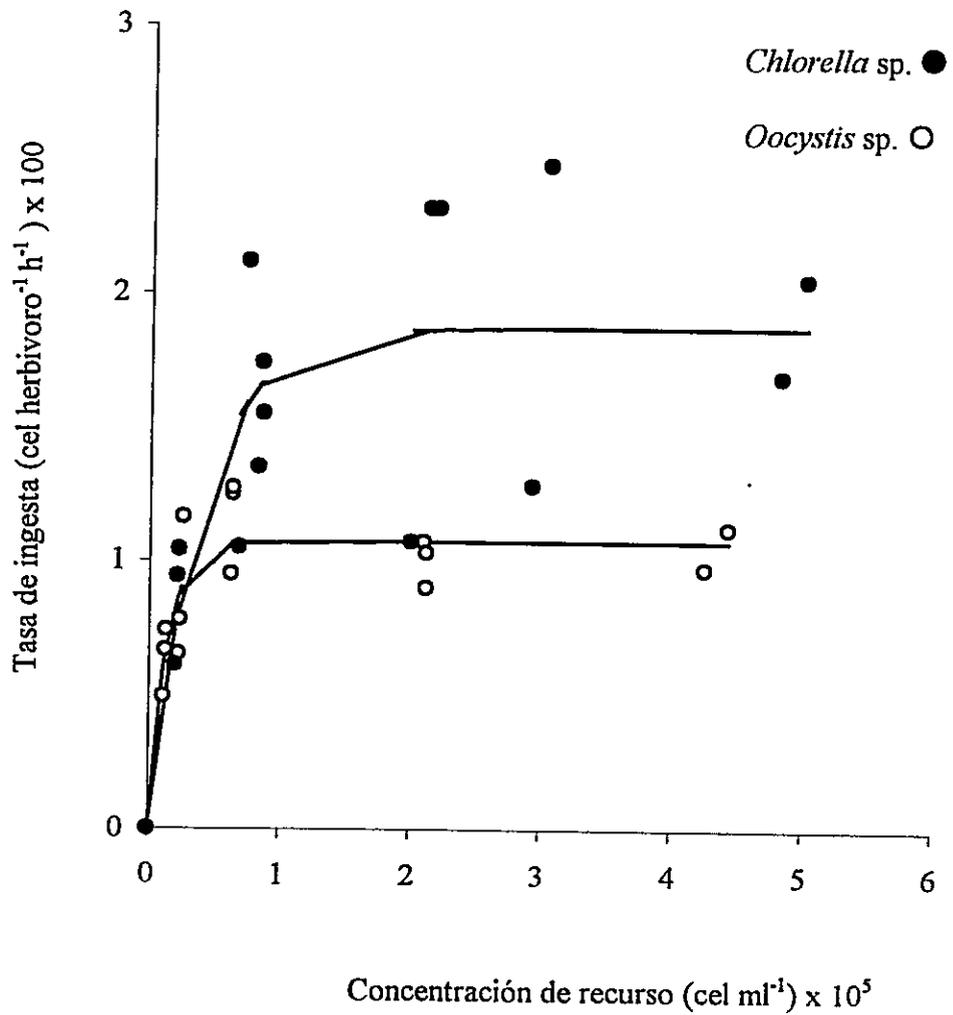


Figura 4. Respuestas funcionales de *Ceriodaphnia dubia* sobre los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp.

Tabla 2. Tasas de ingesta (cels herbívoro<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) de cada especie cladóceras sobre cada recurso microalgal ofrecidos simultáneamente. Resultados de la prueba de rangos asignados Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

Especie	<i>Ceriodaphnia dubia</i>		<i>Daphnia ambigua</i>		<i>Moina micrura</i>	
Réplica	<i>Chlorella</i>	<i>Oocystis</i>	<i>Chlorella</i>	<i>Oocystis</i>	<i>Chlorella</i>	<i>Oocystis</i>
1	41.5	136.1	133.2	138.5	183.2	68.1
2	52.2	125.4	121.4	124.2	214.1	63.1
3	45.2	144.7	122.1	139.6	202.1	67.8
4	54.4	139.3	131.6	169.9	202.8	79.2
5	57.3	159.5	151.6	135.5	215.8	62.8
<b>Mediana</b>	<b>52.2</b>	<b>139.3</b>	<b>131.6</b>	<b>138.5</b>	<b>202.8</b>	<b>67.8</b>
<b>Rango</b>	41.5 - 57.3	125.4 - 159.5	121.4 - 151.6	124.2 - 169.9	183.2 - 215.8	62.8 - 79.2
<b>p</b>	<b>0.031*</b>		<b>0.30</b>		<b>0.031*</b>	

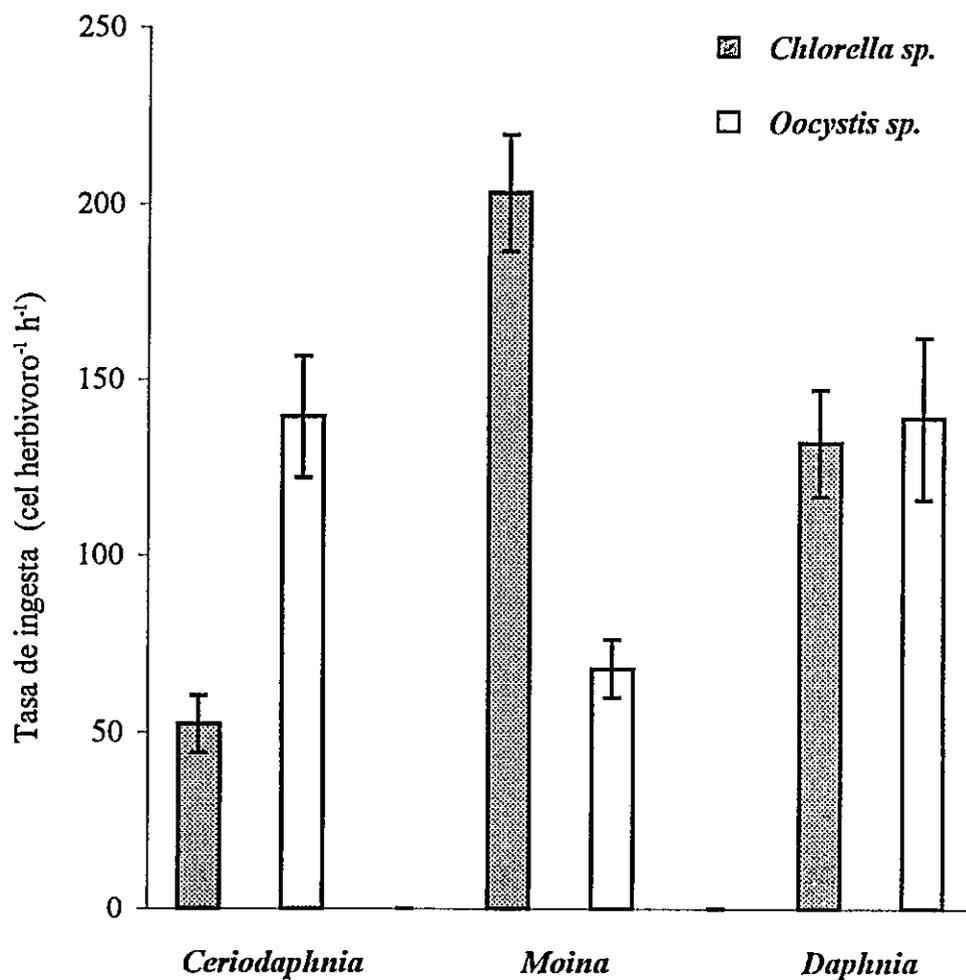


Figura 5. Tasa de ingesta de *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* sobre los recursos *Chlorella sp.*  y *Oocystis sp.*  ofrecidos simultáneamente. N = 5, la línea vertical indica 1 EE.

significativamente. La ausencia de preferencia de *Daphnia* sobre *Chlorella* u *Oocystis* cuando estos fueron ofrecidos tanto en forma separada o simultáneamente, refuerza su condición de especie que utiliza los recursos en un amplio espectro de condiciones. Sin embargo, como era esperable, sus niveles de ingesta sobre cada recurso disminuyeron significativamente con la presencia de un recurso alternativo

Por el contrario, *Moina* y *Ceriodaphnia* presentaron preferencia sobre un recurso que sobre otro cuando se ofrecieron los recursos separada o simultáneamente. *Moina* presentó una significativa preferencia por *Chlorella* tanto por presentar una mayor eficiencia en su consumo como por presentar una mayor tasa de ingesta sobre *Chlorella* cuando ambos recursos fueron ofrecidos simultáneamente. Opuestamente, *Ceriodaphnia* demuestra preferencia por *Oocystis* debido a una mayor eficiencia en su consumo y por presentar una mayor tasa de ingesta sobre este recurso en presencia de uno alternativo. Los resultados de la conducta alimentaria de *Ceriodaphnia* y *Moina* evaluada en presencia y ausencia del recurso alternativo son concordantes, lo cual refuerza la conducta especialista de ambas especies en el uso de estos recursos.

Una mayor eficiencia de consumo y una significativa preferencia sobre un determinado recurso permiten plantear una especialización en el uso de éste. *Daphnia* al presentar eficiencias menores en comparación a *Moina* y *Ceriodaphnia* y tasas de ingesta máxima no significativamente diferentes entre ambos recursos se acerca más a un consumidor generalista. *Moina* y *Ceriodaphnia* serían más especialistas en la utilización de *Chlorella* y *Ceriodaphnia* respectivamente que *Daphnia*. El comportamiento inverso

en la utilización de ambos recursos por *Moina* y *Ceriodaphnia*, sugiere una complementariedad en el uso de éstos, lo que podría facilitar la coexistencia de ambos consumidores a lo largo del tiempo.

## DISCUSION

Numerosos estudios de selectividad de recursos señalan que Cladóceras presenta una amplia variedad de estrategias alimentarias (DeMott 1982, DeMott 1985, 1986, Brendelberger 1985, Haney & Trout 1985). En particular, se ha reportado una estrategia pasiva de consumo de recursos en *Daphnia*, la cual a diferencia de otros microcrustáceos cladóceros exhibiría un consumo relativamente no selectivo sobre un amplio rango de partículas y algas (por ejemplo, Geller & Müller 1981, Soto & Hurlbert 1991). DeMott (1986) indicó que a diferencia de otras especies de Cladocera, *Daphnia* consume no selectivamente en una mezcla de algas y esferas sin sabor. De igual forma, se ha indicado que *Daphnia* sería insensible al valor nutricional de los recursos, lo cual determinaría su carencia de selectividad alimentaria (Butler *et al.* 1989). Sin embargo, existen evidencias que indican que *Daphnia* presenta algún grado de selectividad basado en la morfología de los recursos tales como la presencia de espinas y vainas mucilaginosas así como en su valor nutricional (MacNaught *et al.* 1980, Meise *et al.* 1985). De cualquier forma, se ha señalado que el comportamiento de alimentación de *Daphnia* es complejo y dependiente de las abundancias relativas de los recursos así como de sus tamaños (Berman & Richman 1974, Gliwicz 1980, Berns 1990 a,b). Berns (1990) determinó que el umbral de discriminación de *Daphnia* por algas y partículas inertes depende del tamaño del recurso, observándose selectividad si el tamaño de los recursos es mayor a 11 micras. En el caso contrario, *Daphnia* se comportaría como un generalista en el uso de los recursos. Los recursos *Chlorella* y *Oocystis*, caen dentro de la clase de recursos pequeños considerados

por Berns (1990a, b), lo que explicaría en parte la ausencia de preferencia presentada por *Daphnia* sobre estos recursos en este estudio. Existen antecedentes acerca de las cualidades de *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. como recursos alimenticios. Soto & Hurlbert (1991) señalan a *Oocystis* como no comestible, pudiendo incluso llegar a ser tóxica para algunos microcrustáceos. Sin embargo, estos autores demuestran que *Daphnia* consume indistintamente tanto a *Oocystis* como a otros recursos. A diferencia de *Oocystis*, *Chlorella* ha sido descrita como un alga altamente comestible, por lo cual es usualmente utilizada como recurso alimenticio para la mantención de cultivos de cladóceros.

Bajo las condiciones experimentales ensayadas, *Daphnia* no presentó preferencia alimentaria entre *Chlorella* y *Oocystis*. Este resultado contrasta con las estrategias altamente selectivas de *Moina* y *Ceriodaphnia*, las cuales presentaron una alta eficiencia de consumo sobre cada recurso y una significativamente mayor tasa de ingesta sobre un determinado recurso. Estos resultados corroboran los antecedentes disponibles sobre el amplio rango de habilidades alimentarias presentado por los cladóceros.