

Competencia en Cladocera: implicancias de la sobreposición en el uso de los recursos tróficos

Competition in Cladocera: implications of the trophic resources use overlap

GINGER MARTINEZ & VIVIAN MONTECINO

Laboratorio de Limnología, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile, e-mail: bioptica@uchile.cl

RESUMEN

A pesar que numerosa evidencia demuestra el uso de diferentes estrategias de alimentación entre cladóceros, la clásica descripción de una conducta alimentaria pasiva ha conducido a una subestimación de la sobreposición de nicho trófico sobre sus patrones de coexistencia. En condiciones de microcosmos, se mantuvieron experimentos pareados de dinámica poblacional de los cladóceros *Moina micrura* (Moinidae) y *Ceriodaphnia dubia* (Daphnidae), especializados en los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (Chlorococcales) respectivamente y del generalista *Daphnia ambigua* (Daphnidae), durante 35 - 45 días. Mientras que los especialistas *M. micrura* y *C. dubia* no dieron evidencias de competencia, la presencia de cada uno produjo un significativo decrecimiento de la densidad del generalista *D. ambigua*, ocasionando en algunos casos su extinción. A pesar que las dinámicas poblacionales de cada especialista fueron afectadas cualitativamente por la presencia del generalista, no hubo efecto de esta especie sobre las densidades, resultando una interacción asimétrica entre cada especialista con el generalista. Estos resultados demuestran que la conducta alimentaria y la sobreposición en el uso de los recursos serían condiciones determinantes en la composición de ensambles de cladóceros.

Palabras clave: competencia interespecífica, estrategias alimentarias, nicho trófico, cladóceros.

ABSTRACT

Although numerous evidence reveals the use of different feeding strategies among cladocerans, the impact of trophic niche overlap on their patterns of coexistence has been underestimated due to the classical description of passive feeding behavior. Under microcosm conditions, paired experiments of population dynamics were conducted for the cladocerans *Moina micrura* (Moinidae) and *Ceriodaphnia dubia* (Daphnidae), specialists on the resources *Chlorella* sp. and *Oocystis* sp. (Chlorococcales) respectively, and for the generalist species *Daphnia ambigua* (Daphnidae), during 35 - 45 days. While, the specialists *M. micrura* and *C. dubia* did not show evidences of competition, their presence lead to a significant decrease in the density of the generalist *D. ambigua* and in some cases even led to extinction. Although the generalist qualitatively affected the dynamics of each specialist, it did not affect their density, thus resulting in an asymmetrical interaction among each specialist with the generalist species. These results demonstrate that the feeding behavior and resource use overlap should be determinant conditions in the composition of cladoceran assemblages.

Key words: interspecific competition, feeding strategies, trophic niche, cladocerans.

INTRODUCCION

Los patrones de coexistencia y dominancia competitiva en los ensambles del zooplancton límnicó han sido atribuidos principalmente tanto a factores externos (Chi-Hsian & Armitage 1980, Sommer et al. 1986, Kirk 1991, Weider 1992, Bengtsson 1993) como a las complejas interacciones que surgen de la concurrencia entre las especies (DeMott 1983, MacQueen et al. 1986, Kerfoot & Sih 1987). Entre las interacciones, la competencia interespecífica ha

sido considerada un mecanismo relevante en la estructura de las comunidades zooplanctónicas (Allan 1973, Neill 1975, Lynch 1977, 1978, DeMott & Kerfoot 1982, Hebert 1982, Smith & Cooper 1982, MacIsaac & Gilbert 1989, Boersma 1995, Hu & Tessier 1995), ello debido a que la baja disponibilidad de los recursos alimentarios representa una condición limitante para el crecimiento de estas poblaciones (Lampert 1985).

Dado que la ingesta de alimento en los cladóceros es descrita como consecuencia de una

restricción física debido al tamaño de las partículas (Geller & Müller 1981, Gophen & Geller 1984, Brendelberger 1985), los patrones de competencia entre las especies han sido explicados en función del tamaño de los individuos (Wilson 1975, Neill 1975, Makarewicz & Likens 1975, Hebert 1982, DeMott & Kerfoot 1982, Kirk 1991), subestimándose cualquier mecanismo de selectividad del alimento. Las diferencias en habilidad competitiva entre cladóceros surgen como consecuencia de atributos y conductas alimentarias variables (DeMott 1982, 1985, DeMott & Kerfoot 1982, Goulden et al. 1982, Bern 1990a). A pesar que el tamaño corporal es una variable importante para predecir habilidad competitiva entre cladóceros (Brooks & Dodson 1965, Wilson 1975, Tillmann & Lampert 1984, Romanovsky & Feniova 1985, MacIsaac & Gilbert 1989, Gliwicz 1990), son numerosas también las evidencias que muestran complejas conductas asociadas al consumo de los recursos (DeMott 1982, 1985, Richman & Dodson 1983, Butler et al. 1989, Bern 1990b). Estos estudios han revelado eficiencias de consumo y umbrales de alimentación que difieren en función de atributos morfológicos (McNaught et al. 1980), valor nutricional (Richman & Dodson 1983, Meise et al. 1985, Bern 1990b), sabor (DeMott 1986) y niveles de toxicidad (Gulati et al. 1985) de las partículas de alimento. También se ha demostrado que los cladóceros modifican su respuesta alimentaria dependiendo de la concentración de alimento (Goulden et al. 1982, Smith & Cooper 1982, Porter et al. 1983, Romanovsky & Feniova 1985, Martínez 2000), lo que junto al resto de evidencias, sugiere que mecanismos alternativos al tamaño de los consumidores subyacen a la generación de patrones comunitarios. Por lo tanto, debido a la significativa relevancia que tendrían las estrategias alimentarias en la composición de estos ensamblajes, en este estudio se aborda la siguiente pregunta ¿es la coexistencia interespecífica entre cladóceros explicable en términos de un uso diferencial de los recursos? Como resultado de una segregación por el uso del alimento, se esperaría que las especies especialistas no presentaran evidencias de competencia interespecífica. Bajo el mismo contexto teórico, la coexistencia de especies con sobreposición en el consumo de los recursos debiera producir un patrón de predominio numérico de una de las especies y la potencial exclusión competitiva de la especie subordinada. En condiciones de microcosmos, tres especies de cladóceros con diferentes estrategias de alimentación fueron mantenidas en coexistencia. Mientras que dos de ellas son especialistas en diferentes ítems alimentarios,

la tercera presenta un consumo generalizado sobre ambos recursos. Los cladóceros utilizados en este estudio coexisten en el medio natural y son parte del ensamble de zooplancton del lago El Plateado (Ramos et al. 1998). Por el contrario, las especies de microalgas utilizadas como recursos alimentarios provienen de cepas desarrolladas en condiciones de laboratorio y representan ítems alimentarios comunes para los cladóceros en condiciones naturales.

MATERIAL Y METODOS

Los cladóceros, *Moina micrura* (Kurz, 1874) (Moinidae), *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1895) y *Daphnia ambigua* (Scourfield, 1947) (Daphnidae) (Fig. 1) provienen del lago El Plateado (71°39'W - 33°04'S, Valparaíso, Chile) y se cultivaron durante 1-2 meses en condiciones de laboratorio. Estudios preliminares de oferta alimentaria revelaron el uso de diferentes estrategias de alimentación entre estas especies, bajo las mismas condiciones experimentales ensayadas aquí (Martínez 1999, 2000). Mientras que *M. micrura* y *C. dubia* presentan un consumo especializado de las microalgas Clorofíceas *Chlorella* sp. Beijerinck y *Oocystis* sp. Nägeli, respectivamente (Fig. 1), *D. ambigua* no presenta preferencia por el consumo de ambos recursos (Martínez 1999). Stocks de estos cladóceros fueron mantenidos en matraces Erlenmeyer de 1 litro con agua filtrada (0,45 mm) proveniente del lugar de origen y con la adición periódica de inóculos de *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. En forma simultánea fueron desarrollados cultivos unialgales y renovados semanalmente con medio artificial PHM-1 (Borowitzka 1988). Todos los cultivos fueron mantenidos a una temperatura de 20 ± 2 °C, con un fotoperiodo de 12 : 12 (L:O) y bajo $90 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ emitidos por tubos fluorescentes (Philips® TLD). Hembras partenogénicas de al menos la sexta generación de los individuos provenientes del sistema natural, fueron aclimatadas a la concentración y tipo de alimento durante 48 horas previas a cada experimento, de tal modo de estandarizar sus condiciones fisiológicas iniciales. Dos individuos de cada especie fueron inoculados a matraces (N = 3) con 250 ml de medio de cultivo y con microalgas en iguales proporciones y en una concentración total al inicio de 10^6 cels ml^{-1} . Antecedentes del comportamiento de cada especie frente a un gradiente de concentración de *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. indican el rango de concentración limitante para el crecimiento de cada individuo (Martínez 2000). Cultivos de cada especie (Especie focal) en presencia y ausencia

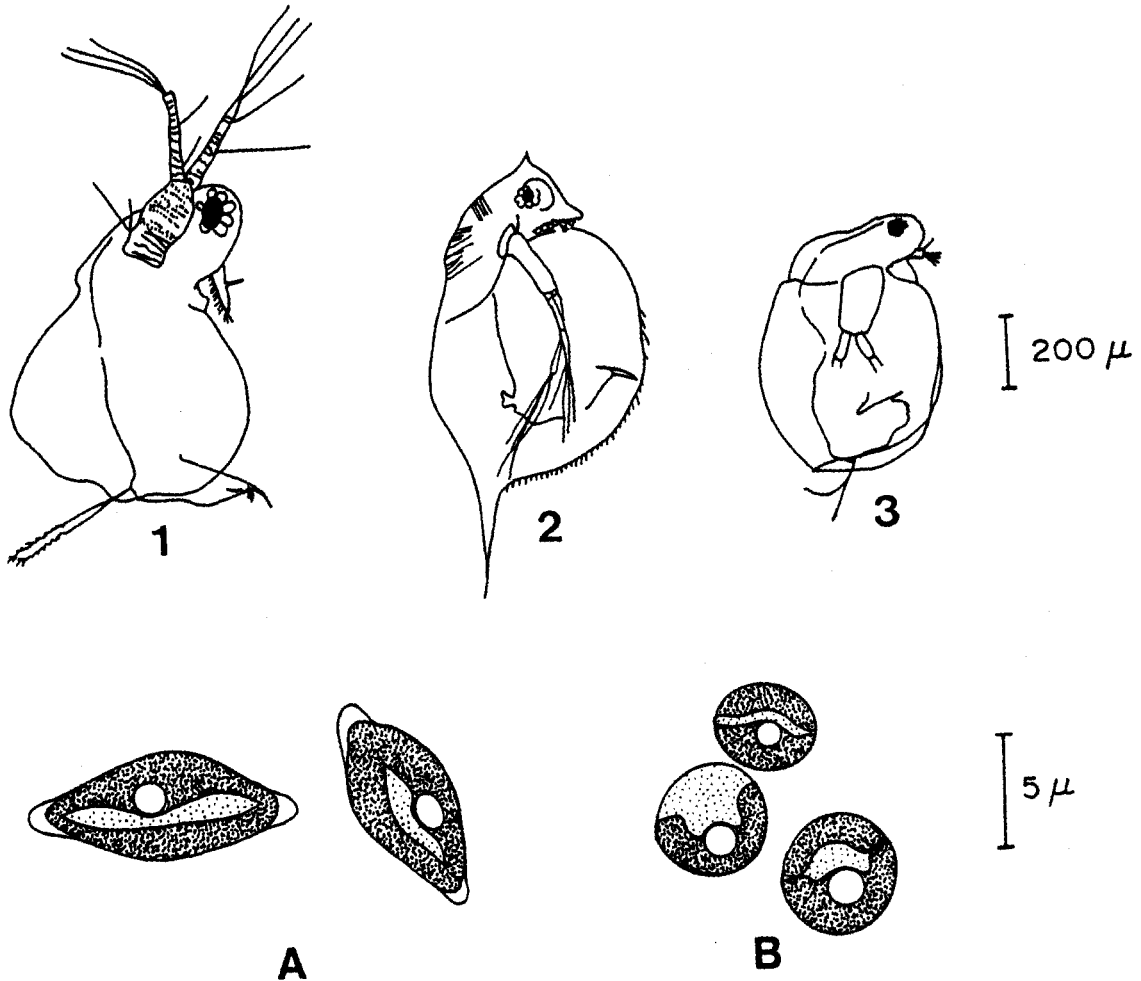


Fig. 1. Esquemas de las especies consumidoras y especies recursos utilizadas en este estudio (extraído de Araya & Zuñiga 1985). Las especies consumidoras son: 1. *Moina micrura*, 2. *Daphnia ambigua* y 3. *Ceriodaphnia dubia*. Cada individuo consumidor representa a una hembra-adulta partenogenética. Las especies recursos son: A. *Oocystis* sp. y B. *Chlorella* sp.

Line drawings of the consumer and resource species used in this study (extracted from Araya & Zuñiga 1985). The consumer species are: 1. *Moina micrura*, 2. *Daphnia ambigua* and 3. *Ceriodaphnia dubia*. Each consumer represents a parthenogenetic mature female. The resource species are: A. *Oocystis* sp. and B. *Chlorella* sp.

de una segunda (Especie generadora) fueron mantenidos bajo agitación constante para minimizar la sedimentación y homogeneizar la disponibilidad de microalgas. Se realizaron censos de cada población cada 48 horas durante 35 - 45 días con una lupa de luz fría (Leitz Wetzlar) y en cada recuento los individuos fueron transferidos a medio estéril, con una proporción y densidad de microalgas similar a la detectada en el matraz. Para evaluar potenciales interacciones competitivas se compararon las dinámicas poblacionales y los valores de capacidad de carga (K) de cada especie en coexistencia con una segunda respecto de su condición en aislamiento (situación control). Mediante un análisis de varianza para medidas repetidas se obtuvo el término de interacción,

parámetro considerado en forma prioritaria para evaluar competencia interespecífica (Gurevitch & Chester 1986). Los valores de K representan la abundancia máxima promedio (N = 3) obtenida en cada condición experimental, los que fueron comparados mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney (Zar 1984).

RESULTADOS

Moina micrura - *Daphnia ambigua*

En condiciones de coexistencia, *M. micrura* afectó significativamente la dinámica poblacional de *D. ambigua*, lo que fue detectado a través de una

disminución en densidades (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,040$; Fig. 2a), como por un cambio cualitativo en el patrón de crecimiento de la población (ANDEVA para medidas repetidas, $P < 0,001$; Tabla 1, Fig. 2a). Sin embargo, a partir del día 30 se observaron escasas diferencias en densidad entre la situación control y tratamiento debido a un aumento de la población de *D. ambigua* en la condición experimental. El valor de K de *D. ambigua* disminuyó significativamente en coexistencia con *M. micrura* respecto del valor alcanzado en condiciones de aislamiento, desde $328 \pm 28,4$ hasta $83 \pm 11,9$ ind/l (Mann-Whitney, $U = 9,0$; $P = 0,050$; Tabla 2).

A pesar que *M. micrura* también presentó una dinámica poblacional cualitativamente diferente en presencia de *D. ambigua* de la observada en el control (ANDEVA para medidas repetidas, $P < 0,001$; Tabla 1, Fig. 2b), *D. ambigua* no condujo a una disminución significativa en el valor de K de *M. micrura* (Mann-Whitney, $U = 7,0$; $P = 0,275$; Tabla 2). Además, en condiciones de coexistencia con *D. ambigua*, *M. micrura* no se extinguió, a pesar que mostró densidades muy bajas al final del periodo experimental (Fig. 2b). Conjuntamente a lo anterior, *M. micrura* mostró indicios de un comportamiento oscilatorio observándose dos máximos de abundancia hasta el día 45.

El análisis conjunto entre las especies muestra una interacción competitiva, en donde *M. micrura* compitió en forma ventajosa frente a *D. ambigua*.

Ceriodaphnia dubia – *Daphnia ambigua*

En el patrón de crecimiento de *D. ambigua* en coexistencia con *C. dubia* se observó un significativo cambio (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,035$; Tabla 1, Fig. 2c). En esta condición, *D. ambigua* se extinguió en el día 41, a diferencia de lo observado en la condición control, en la que se detectó una paulatina disminución hacia el término del periodo experimental (Fig. 2c). En forma consistente con estos resultados, *D. ambigua* alcanzó niveles de K significativamente menores en coexistencia con *C. dubia* respecto de su condición aislada (Mann-Whitney, $U = 9,0$; $P = 0,50$; Tabla 2).

El análisis recíproco reveló que, aunque *C. dubia* presentó un cambio cualitativo en el patrón temporal de sus densidades en presencia de *D. ambigua* (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,003$; Tabla 1, Fig. 2d), la presencia de esta especie no produjo un efecto sobre sus densidades (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,067$; Fig. 2d). *Ceriodaphnia dubia* presentó una mayor densidad y persistió numéricamente a partir del día 20 y hasta el final del periodo experimental en coexistencia con *D. ambigua*, sin dar evidencias de extinción (Fig. 2d). A pesar de ello, la coexistencia con *D. ambigua* produjo un decrecimiento del valor de K en *C. dubia* en relación con su condición aislada (Mann-Whitney, $U = 9,0$; $P = 0,050$; Tabla 2).

TABLA 1

Resumen de los resultados de interacciones entre pares de especies (Especie Focal es la que recibe el efecto causado por la Especie Generadora). ANDEVA de una vía para medidas repetidas entre las especies de cladóceros *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua*. SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, CM = cuadrado medio y P = probabilidad asociada al término de interacción entre las variables tratamiento y tiempo. * $P < 0,05$

Summary of results of pairwise interactions (The Focal Species is the receiver of the effect caused by the Generating Species). One-way repeated measures ANOVA among the cladocerans species *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia ambigua*. SC = sum of squares, gl = degrees of freedom, CM = mean square, and P = probability of interaction term between treatment and time variables. * $P < 0.05$

Especie Focal - Especie Generadora	SC	gl	CM	F	P
<i>D. ambigua</i> - <i>M. micrura</i>	121,40	16	7,59	12,468	< 0,001*
<i>M. micrura</i> - <i>D. ambigua</i>	90,292	16	5,643	8,242	< 0,001*
<i>D. ambigua</i> - <i>C. dubia</i>	95,416	16	5,964	1,917	0,035*
<i>C. dubia</i> - <i>D. ambigua</i>	877,735	14	62,695	2,824	0,003*
<i>C. dubia</i> - <i>M. micrura</i>	14,314	16	0,895	0,392	0,980
<i>M. micrura</i> - <i>C. dubia</i>	18,568	9	2,063	1,902	0,083

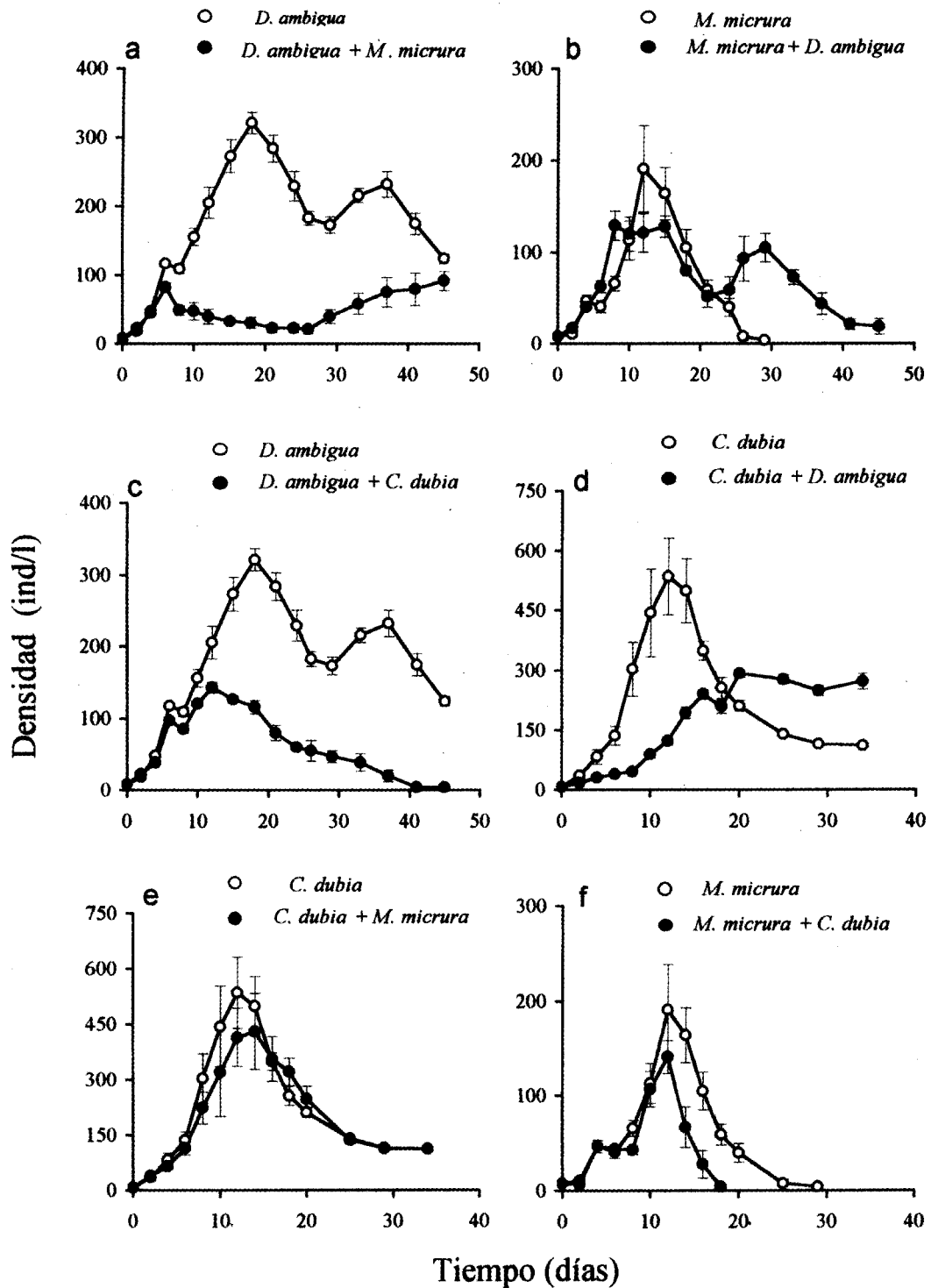


Fig. 2. Experimentos pareados: dinámicas poblacionales de los cladóceros *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* en condiciones de aislamiento (círculo abierto) y en coexistencia con otra especie (círculo cerrado). Todos los puntos presentan 1 EE (N = 3), con excepción del último punto de las curvas 2c y 2f.

Pairwise experiments: population dynamics of cladocerans *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* in isolated conditions (open circles) and in coexistence with another species (closed circle). All points present 1 SE (N = 3), with the exception in the last point in the curves 2c and 2f.

TABLA 2

Capacidad de Carga (K, individuos/l) de cada Especie Focal de los cladóceros *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua*, obtenidas en aislamiento (control) y en coexistencia con una Especie Generadora (tratamiento). Los contrastes de cada tratamiento con la situación control fueron realizados mediante el test no paramétrico Mann-Whitney. Los valores K representan promedios de 3 réplicas \pm 1 EE. Las celdas sombreadas contienen los valores de K obtenidos en la situación control. * $P \leq 0,05$

Carrying Capacity (K, individuals/l) of each Focal Specie of the cladocerans *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia*, and *Daphnia ambigua*, obtained in isolation (control) and in coexistence with a Generating Specie (Treatment). Contrasts with the control situation were made through non-parametric test Mann-Whitney. K-values represent mean of three replicates \pm 1 SE. Dark cells containing K-values obtained in the control situation. * $P \leq 0.05$

Especie Generadora	Especie Focal		
	<i>M. micrura</i>	<i>C. dubia</i>	<i>D. ambigua</i>
<i>M. micrura</i>	192 \pm 46,2	476 \pm 152,0	83 \pm 11,9*
<i>C. dubia</i>	141 \pm 17,3	545 \pm 90,4	147 \pm 9,3*
<i>D. ambigua</i>	140 \pm 25,7	313 \pm 21,8*	328 \pm 28,4

El análisis entre ambas especies muestra que *D. ambigua* y *C. dubia* presentaron una interacción competitiva asimétrica, en que *C. dubia* compitió en forma ventajosa frente a *D. ambigua*, ocasionando su extinción.

Moina micrura – *Ceriodaphnia dubia*

La presencia de *M. micrura* no afectó el patrón de crecimiento ni las densidades de *C. dubia* (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,980$; Tabla 1, Fig. 2e). En el control y tratamiento, la población de *C. dubia* describió un rápido aumento y disminución de sus abundancias hacia el final del periodo experimental, sin llegar a extinción (Fig. 2e). De forma similar, la presencia de *M. micrura* no produjo una disminución de sus valores de K (Mann-Whitney, $U = 7,0$; $P = 0,275$; Tabla 2).

La presencia de *C. dubia* tampoco afectó la dinámica de *M. micrura* (ANDEVA para medidas repetidas, $P = 0,083$; Tabla 1, Fig. 2f). El patrón de crecimiento de *M. micrura* fue similar al observado para *C. dubia* ya que mostró un rápido crecimiento e igual disminución de sus abundancias bajo cualquier condición experimental (Fig. 2f). El valor de K de *M. micrura* en presencia de *C. dubia* no difirió del observado en su condición aislada (Mann-Whitney, $U = 6,5$; $P = 0,376$; Tabla 2).

El análisis conjunto muestra que ambas especies no dieron evidencias de competencia interespecífica, puesto que en coexistencia mantienen el patrón de cambio de densidades presentado en condiciones aisladas.

DISCUSION

Los patrones de coexistencia y exclusión competitiva encontrados entre estas especies responderían a la utilización de diferentes estrategias de alimentación. La desventaja numérica de la especie generalista en coexistencia con cada especialista es consistente con el concepto de fenotipo intermedio descrito por MacArthur & Connell (1966). Este concepto predice una mayor eficiencia de consumo por estrategias especializadas que por aquellos generalizados en el consumo del alimento, cuando los recursos ofrecidos son disímiles. Las microalgas *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. constituyen recursos significativamente diferentes para los cladóceros del estudio. Mientras que *Chlorella* sp., ha sido comúnmente utilizada como alimento debido a su tamaño, forma palatable y alto valor nutricional (Dawes 1986), *Oocystis* sp. presenta un bajo valor alimenticio, pudiendo en algunos casos llegar a ser tóxica para muchas especies del zooplancton (Gulati et al. 1985, Soto & Hurlbert 1991). Por lo tanto, las ventajas competitivas sobre *D. ambigua* surgirían debido a un consumo más especializado y por ello más eficiente de *M. micrura* y *C. dubia* sobre cada recurso (Martínez 1999, 2000), lo que explicaría los patrones de coexistencia encontrados entre estas especies de cladóceros.

Daphnia ha sido señalado en forma recurrente como un taxa con un amplio y variado consumo de partículas alimentarias (Bogdan & McNaught 1975, Lampert & Muck 1985, DeMott 1985, 1986, 1988, Butler et al. 1989, Brendelberger 1991, Martínez 1999). Esta condición probablemente

haya facilitado la coexistencia de *Daphnia spp.* con otras especies, debido a que al consumir *Oocystis sp.* estaría reduciendo su disponibilidad para aquellas especies acompañantes que son afectadas en forma adversa por esta microalga. Por lo tanto, junto con un fenotipo de consumo más eficiente, el patrón de predominio mostrado por *M. micrura* y *C. dubia* en coexistencia con *D. ambigua*, estaría respondiendo también a un proceso de facilitación interespecífica, puesto que la coexistencia con un generalista les generaría dinámicas poblacionales más sostenidas en el tiempo.

Cabe señalar que las diferencias de tamaño entre las especies de cladóceros podrían contribuir a explicar los patrones poblacionales anteriormente descritos. Mientras que Gliwicz (1990) sostiene que las especies con mayor tamaño serían mejores competidores sobre aquellas más pequeñas, esta situación se invierte al disminuir la disponibilidad de alimento (Tillmann & Lampert 1984, Romanovsky & Feniova 1985). Debido a que durante el periodo experimental, la concentración de microalgas varió desde una condición de alta a muy baja densidad, las especies de cladóceros habrían modificado la eficiencia de consumo, alternando sus habilidades competitivas. En este contexto, la baja disponibilidad de alimento detectada en gran parte del periodo, habría propiciado el predominio de la especie de menor tamaño *C. dubia* sobre *D. ambigua*. Sin embargo, en coexistencia con *M. micrura*, las ventajas de un menor tamaño estarían siendo contrarrestadas por el uso de estrategias complementarias entre *C. dubia* y *M. micrura*, impidiendo la competencia entre estas especies.

Al patrón de coexistencia presentado entre las especies especialistas se agrega también un probable rol de la segregación espacial entre los individuos. Durante el transcurso de los experimentos se observó una separación espacial entre las especies a través del eje vertical de los contenedores, causado por una mezcla incompleta del medio. Mientras que *M. micrura* sistemáticamente se encontró concentrada en la superficie de los matraces, *C. dubia* se observó principalmente asociada al fondo de éstos, probablemente debido a una acumulación de microalgas por sedimentación. Estas observaciones sugieren que además de un proceso competitivo por explotación de los recursos alimentarios, probablemente la competencia por interferencia sería un factor importante en la composición específica de los ensambles de cladóceros en condiciones de microcosmos.

Los resultados obtenidos en este estudio permiten señalar que en condiciones de cultivo, la estrategia de consumo generalizada de *D. ambigua* generaría sobre cladóceros con conductas

más especializadas, un patrón de densidades más persistentes en el tiempo. La escasa sobreposición en el eje trófico mostrada entre *M. micrura* y *C. dubia* conduciría a un patrón de coexistencia, a la vez que la sobreposición detectada entre estas especies y *D. ambigua* generaría grados variables de competencia y la eventual exclusión de la especie subordinada. Cladocera es el grupo de microcrustáceos más abundante de los sistemas acuáticos límnicos y por ello consideraciones de la sobreposición de uso en la dimensión trófica constituyen un aporte al conocimiento de los mecanismos que regulan la estructura y composición de las comunidades del zooplancton límnic.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Proyecto de Investigación DTI 090-94, Universidad de Chile, como parte del trabajo de Tesis de Maestría de la primera autora. Deseamos agradecer a Rodrigo Medel por su constante apoyo teórico durante el desarrollo del estudio, así como a Luis Zúñiga y Rodrigo Ramos por la asesoría en numerosos aspectos teóricos y prácticos. Dos revisores anónimos contribuyeron en forma significativa a mejorar el manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALLANJD (1973) Competition and the relative abundances of two cladocerans. *Ecology* 54: 484-498.
- ARAYA JM & L ZUÑIGA (1985) Manual taxonómico del zooplancton lacustre de Chile. Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile. ii + 110 pp.
- BENGTSSON J (1993) Interspecific competition and determinants of extinction in experimental populations of 3 rockpool *Daphnia* species. *Oikos* 67: 451-464.
- BERN L (1990a) Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnology and Oceanography* 35: 923-926.
- BERN L (1990b) Size-related discrimination of nutritive and inert particles by freshwater zooplankton. *Journal of Plankton Research* 12: 1059-1067.
- BOERSMA M (1995) Competition in natural populations of *Daphnia*. *Oecologia* 103: 309-318.
- BOGDAN KG & DC McNAUGHT (1975) Selective feeding by *Diaptomus* and *Daphnia*. *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 19: 2935-2942.
- BOROWITZKA MA (1988) Algal growth media and sources of algal cultures. En: Borowitzka MA & LJ Borowitzka (eds) *Microalgal Biotechnology*: 456-465. 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.

- BRENDELBERGER H (1991) The filter-mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnology and Oceanography* 36: 884-894.
- BROOKS JL & SI DODSON (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- BUTLER NM, CA SUTTLE & WE NEILL (1989) Discrimination by freshwater zooplankton between single algal cells differing in nutritional status. *Oecologia* 78: 368-372.
- DAWES C (1986) *Botánica Marina*. Editorial Limusa. 673 pp.
- CHI-HSIANG L & KB ARMITAGE (1980) Growth, development and body size of field and laboratory populations of *Daphnia ambigua*. *Oikos* 35: 31-48.
- DEMOTT WR (1982) Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography* 27: 518-527.
- DEMOTT WR (1983) Seasonal succession in a natural *Daphnia* assemblage. *Ecological Monographs* 53: 321-340.
- DEMOTT WR (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 WR (1986) The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- DEMOTT WR (1988) Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine zooplankton. *Bulletin Marine of Science* 43: 486-499.
- DEMOTT WR & WC KERFOOT (1982) Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- GELLER W & H MÜLLER (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* 49: 316-321.
- GLIWICZ ZM (1990) Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.
- GOPHEN M & W GELLER (1984) Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* 64: 408-412.
- GOULDEN CE, LL HENRY & AJ TESSIER (1982) Body size, energy reserves, and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology* 63: 1780-1789.
- GULATI RD, K SIEWERTSEN & G POSTEMA (1985) Zooplankton structure and grazing activities in relation to food quality and concentration in Dutch lakes. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie* 21: 91-102.
- GUREVITCH J & ST CHESTER Jr (1986) Analysis of repeated measures experiments. *Ecology* 67: 251-255.
- HEBERT PDN (1982) Competition in zooplankton communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 349-356.
- HU SS & AJ TESSIER (1995) Seasonal succession and the strength of intra and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage. *Ecology* 76: 2278-2294.
- KERFOOT WC & A SIH (1987) Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover, New Hampshire. viii + 386 pp.
- KIRK KL (1991) Inorganic particles alter competition in grazing plankton: the role of selective feeding. *Ecology* 72: 915-923.
- 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 (ed) (1985) Food limitation and the structure of zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuch-handlung, Stuttgart. viii + 497 pp.
- LYNCH M (1977) Fitness and optimal body size in zooplankton populations. *Ecology* 58: 763-774.
- LYNCH M (1978) Complex interactions between natural coexploiters-*Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology* 59: 552-564.
- MACARTHUR RH & JH CONNELL (1966) The biology of populations. Wiley, New York. 200 pp.
- MACISAAC HJ & JJ GILBERT (1989) Competition between rotifers and cladocerans of different body size. *Oecologia* 81: 295-301.
- MACISAAC HJ & JJ GILBERT (1991) Discrimination between exploitative and interference competition between Cladocera and *Keratella cochlearis*. *Ecology* 72: 924-937.
- MACQUEEN DJ, JR POST & EL MILLS (1986) Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 43: 1571-1581.
- MAKAREWICZ JC & GE LIKENS (1975) Niche analysis of a zooplankton community. *Science* 190: 1000-1002.
- MARTINEZ G (1999) Estrategias de alimentación de tres especies del zooplancton límnic (Cladocera). *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 671-676.
- MARTINEZ G (2000) Conducta alimentaria de *Daphnia ambigua* Scourfield 1947, *Moina micrura* Kurz 1874 y *Ceriodaphnia dubia* Richard 1895 (Cladocera) frente a un gradiente de concentración de alimento. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 47-54.
- MCNAUGHT DC, D GRIESMER & M KENNEDY (1980) Resource characteristics modifying selective grazing by copepods. En: Kerfoot WC (ed) *Evolution and ecology of zooplankton communities*: 292-298. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- MEISE CJ, WR MUNNS Jr & NG HAIRSTON Jr (1985) An analysis of the feeding behavior of *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 30: 862-870.
- NEILL W (1975) Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology* 56: 809-826.
- PORTER KG, YS FEIG & EF VELTER (1983) Morphology, flow regimes and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, and *Bosmina* fed natural bacteria. *Oecologia* 58: 156-163.
- RAMOS R, C TRAPP, F FLORES, A BRIGNARDELLO, O SIEBECK & L ZUÑIGA (1998) Temporal succession of planktonic crustaceans in a small eutrophic temperate lake (El Plateado, Valparaíso, Chile). *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 26: 1997-2000.

- RICHMAN S & SI DODSON (1983) The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnology and Oceanography* 28: 948-956.
- ROMANOVSKY YE & IY FENIOVA (1985) Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. *Oikos* 44: 243-252.
- SMITH DW & SD COOPER (1982) Competition among Cladocera. *Ecology* 63: 1004-1015.
- SOMMER U, ZM GLIWICZ, W LAMPERT & A DUNCAN (1986) The PEG model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433-471.
- SOTO D & S HURLBERT (1991) Long-term experiments on calanoid-cyclopoid interactions. *Ecological Monographs* 61: 245-265.
- TILLMANN U & W LAMPERT (1984) Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: an experimental test. *Journal of Freshwater Ecology* 2: 311-323.
- WEIDER LJ (1992) Disturbance, competition and the maintenance of clonal diversity in *Daphnia pulex*. *Journal of Evolutionary Biology* 5: 505-522.
- WILSON DS (1975) The adequacy of body size as a niche difference. *The American Naturalist* 109: 769-784.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 718 pp.

Editor Asociado P. Ojeda

Recibido el 25 de octubre de 1999; aceptado el 31 de agosto de 2000