

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

Feeding behaviour of *Daphnia ambigua* Scourfield 1947, *Moina micrura* Kurz 1874 and *Ceriodaphnia dubia* Richard 1895 (Cladocera) under a food concentration gradient

GINGER MARTINEZ

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

RESUMEN

Debido a que Cladocera es el grupo de microfiltradores más abundante del zooplancton límnic y cuyas poblaciones se encuentran usualmente limitadas por alimento, la respuesta de los individuos frente a un gradiente de concentración de recursos tendría significativas implicancias sobre los patrones poblacionales y comunitarios. Se comparó la conducta alimentaria de *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia ambigua* (Cladocera) frente a las microalgas *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (Chlorophyceae) mediante los siguientes parámetros: Tasa de Ingesta Máxima (I_{max}), Concentración Limitante Incipiente (CLI) y Eficiencia de Consumo (b), los cuales fueron obtenidos a través de un modelo de respuesta funcional. Los resultados mostraron que *D. ambigua* presentó las mayores I_{max} y CLI sobre ambos recursos, sin embargo, esta especie presentó la menor b. Mientras que *D. ambigua* no presentó diferencias en b sobre *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp., *M. micrura* presentó una mayor b sobre *Chlorella* sp. y *C. dubia* sobre *Oocystis* sp. Estos resultados revelan significativas diferencias interespecificas en la respuesta alimentaria de Cladocera, grupo que presentó un complejo comportamiento frente a variaciones en la disponibilidad de recursos alimentarios.

Palabras clave: conducta alimentaria, CLI, eficiencia de consumo, microfiltradores, Cladocera.

ABSTRACT

Because Cladocera is the most abundant group of filter-feeders in the freshwater zooplankton and their populations are usually found under limited resources conditions, the individual response under a resources concentration gradient has important consequences on the population and community patterns. Feeding behavior of *Moina micrura*, *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia ambigua* (Cladocera) on the microalgae *Chlorella* sp. and *Oocystis* sp. (Chlorophyceae) was compared by using the following parameters: Maximum Ingestion Rate (I_{max}), Incipient Limiting Concentration (ILC) and Consumption Efficiency (b), which were obtained through a model of functional response. Results indicated that *D. ambigua* showed the highest I_{max} and ILC on both resources, however, this specie presented the lowest b. Whereas, *D. ambigua* did not show differences in b on *Chlorella* sp. or *Oocystis* sp., *M. micrura* showed a higher b on *Chlorella* sp. and *C. dubia* on *Oocystis* sp. These results reveal significant interspecific differences in the feeding response of Cladocera, which showed a complex behavior exposed to variations in the availability of food resources.

Key words: feeding behavior, ILC, consumption efficiency, filter-feeders, Cladocera.

INTRODUCCION

Cladocera es uno de los grupos más abundantes del zooplancton de los sistemas acuáticos continentales, los cuales son responsables hasta del 80 % del consumo por herbivoría detectado en estos ambientes (Haney 1973). Debido a que las pobla-

ciones del zooplancton se encuentran usualmente limitadas por recursos alimentarios (Lampert 1985), variaciones en la abundancia y calidad del alimento tendrían efectos significativos sobre la conducta alimentaria de estos consumidores.

En condiciones de corto plazo, los individuos responden a un incremento de la concentración de

alimento a través del aumento de la tasa de ingesta per capita, modelo denominado respuesta funcional (Holling 1959, Ivlev citado en Crawley 1992). En esta relación, la tasa de ingesta aumenta hasta un nivel máximo (I_{max}), el cual ocurre a una concentración de recurso umbral denominada Concentración Limitante Incipiente (CLI, McMahon & Rigler 1965). En concentraciones mayores a la CLI, la tasa de ingesta se mantiene constante mediante la disminución de la actividad de filtración y por el rechazo del exceso de partículas alimenticias (Rigler 1961).

Usualmente, la respuesta de individuos cladóceros frente a un gradiente de concentración de alimento ha sido descrita mediante un modelo

de respuesta funcional rectilíneo, el cual muestra un comportamiento linealmente dependiente de la tasa de ingesta (Rigler 1961, Holling 1965). Este modelo refleja la ausencia de una conducta activa de alimentación en los individuos, ello debido a que la tasa de ingesta estaría solamente en función de la disponibilidad del recurso y resultaría como consecuencia de restricciones físicas de las partículas de alimento (Geller & Müller 1981, Gophen & Geller 1984, Brendelberger 1985). A pesar de lo anterior, existe un creciente cuerpo de evidencias en Cladocera de una alta actividad de filtración y de tasas de ingesta mayores a las predichas por un modelo rectilíneo a bajas concentraciones de recurso

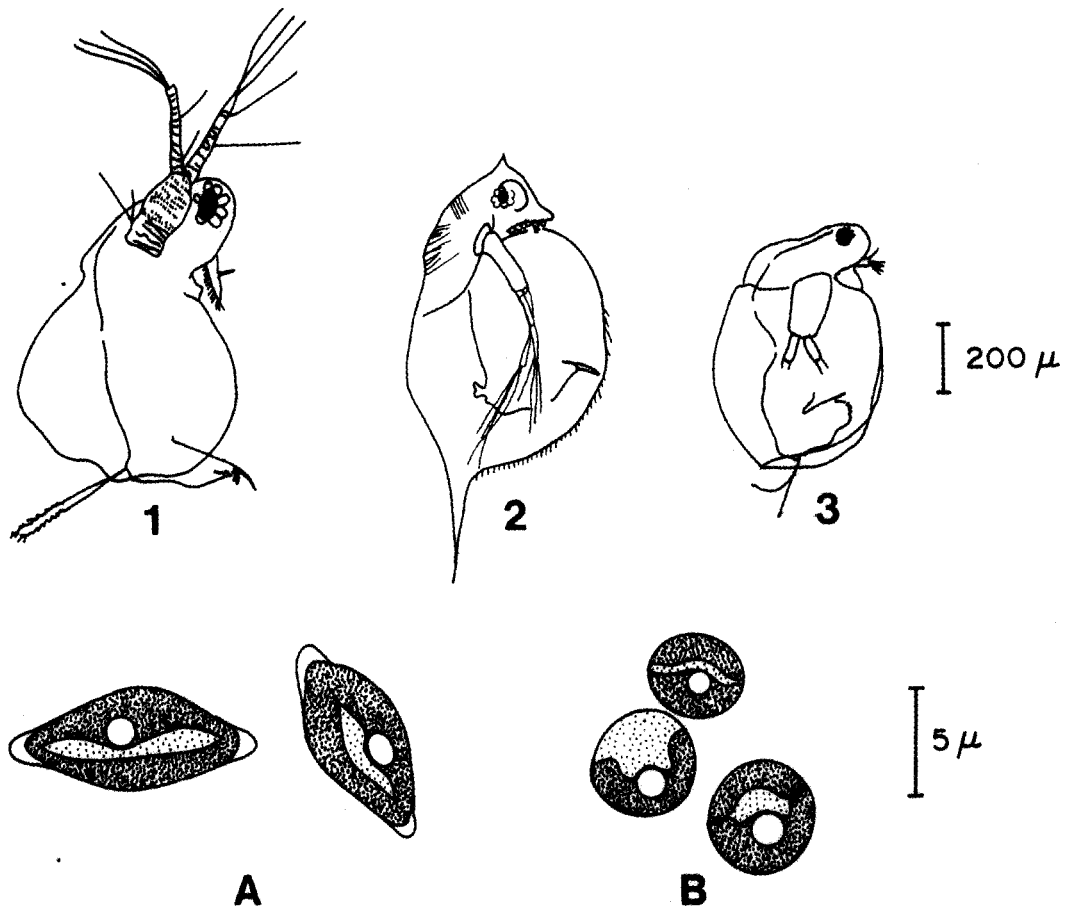


Fig. 1. Esquemas de las especies consumidoras y especies recursos utilizadas en este estudio (extraídos de Araya & Zuñiga 1985). Las especies consumidoras son: 1. *Moina micrura* Kurz, 1874; 2. *Daphnia ambigua* Scourfield, 1947 y 3. *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1895. Cada individuo consumidor representa a una hembra adulta partenogenética. Las especies recursos son: A. *Oocystis* sp. Nägeli y B. *Chlorella* sp. Beijerinck.

Line drawings of the consumer and resource species used in this study (extracted from Araya & Zuñiga 1985). The consumer species are: 1. *Moina micrura* Kurz, 1874; 2. *Daphnia ambigua* Scourfield, 1947 and 3. *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1895. Each consumer represents a parthenogenetic mature female. The resource species are: A. *Oocystis* sp. Nägeli and B. *Chlorella* sp. Beijerinck.

(Porter et al. 1982, Haney 1985, Bern 1990). Esta evidencia es concordante con los modelos de optimización de energía que predicen umbrales de concentración de alimento para las tasas de ingesta y cambios en la eficiencia de consumo como respuesta a la variación en la disponibilidad de los recursos (Lehman 1976). En este contexto, los individuos debieran presentar una alta eficiencia de utilización de las partículas cuando la disponibilidad de los recursos es escasa, de tal modo de utilizar la máxima cantidad de alimento posible. La optimización del uso de los recursos proporcionaría ventajas competitivas a los individuos con mayores eficiencias de consumo y tasas de ingesta, en condiciones de baja disponibilidad de recursos. De igual modo, un menor umbral de concentración de alimento sería una característica favorable que permitiría a los individuos competir ventajosamente frente a individuos con requerimientos alimentarios mayores.

El objetivo del siguiente estudio fue describir y comparar experimentalmente, en condiciones de laboratorio, la conducta de alimentación de tres especies de Cladocera frente a un rango de concentración de dos recursos alimentarios.

METODOLOGIA

Cultivos monoespecíficos de tres especies de microcrustáceos cladóceros, *Moina micrura* (Kurz, 1874) (Moinidae), *Ceriodaphnia dubia* (Richard, 1895) (Daphnidae) y *Daphnia ambigua* (Scourfield, 1947) (Daphnidae) (Fig. 1), fueron mantenidos en condiciones de laboratorio a partir de inóculos de terreno. Las tres especies son parte del ensamble de microcrustáceos del lago El Platteado (71°39' W - 33°04' S), las cuales presentan patrones de abundancia temporales caracterizados por un aumento significativo durante primavera (agosto - octubre) para el caso de *C. dubia* y *D. ambigua* y durante verano y principios de otoño (enero - abril) para *M. micrura* (Ramos et al. 1998). El rango de tamaños corporales para cada especie se presenta en la Tabla 1.

Los cultivos fueron mantenidos con el agua proveniente del lugar de origen, tratada en autoclave y renovada periódicamente con agua esterilizada que incluía inóculos de microalgas. Para las microalgas se mantuvieron cultivos unialgales con medio de cultivo artificial PHM-1 (Borowitzka 1988). Todos los cultivos fueron mantenidos en matraces Erlenmeyer a una temperatura de 20 ± 2 °C bajo un fotoperiodo de 12:12 (L:O).

Los individuos experimentales se obtuvieron a partir de la sexta generación de individuos provenientes de poblaciones naturales y adaptados du-

rante meses a las condiciones experimentales de temperatura y fotoperiodo. Además de la adaptación, los individuos fueron aclimatados previamente a cada experimento durante 48 horas, a las condiciones experimentales de concentración y tipo de alimento, de tal modo de uniformar las condiciones fisiológicas iniciales.

Para comparar la conducta alimentaria, se determinó la tasa de ingesta de cada especie frente a un rango de concentración de los recursos *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. (Chlorophyceae, Fig. 1). Para determinar la tasa de ingesta fue necesario obtener las tasas de pastoreo (g) y de filtración (F) a partir de las siguientes expresiones:

$$g = (\ln C_0 - \ln C_f) \times t^{-1}$$

donde g = tasa de pastoreo (h⁻¹), C₀ = concentración inicial del recurso (cels ml⁻¹), C_f = concentración final del recurso (cels ml⁻¹) y t = intervalo entre C₀ y C_f (h),

$$F = (V \times g) \times N^{-1}$$

donde F = tasa de filtración (ml herbívoro⁻¹ h⁻¹), V = volumen de trabajo (ml) y N = número de herbívoros,

$$I = F \times C_0$$

donde I = tasa de ingesta (cels herbívoro⁻¹ h⁻¹).

TABLA 1

Rango de tamaño de las especies consumidoras y especies recursos.
n = tamaño de la muestra

Size range of consumer and resource species.
n = sample size

Especie	Tamaño corporal	n
Consumidor	(µm)	
<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
Recurso	(µm)	
<i>Chlorella</i> sp.	47 – 68	100
<i>Oocystis</i> sp.	62 – 98	100

Para la determinación de la tasa de pastoreo se siguió la metodología propuesta por Marín et al. (1987), en la cual se determina la variación real de los recursos considerando un Tiempo Analítico Mínimo (TAM), intervalo en el cual se detecta una disminución mínima pero significativa de la concentración del recurso. El TAM se define como el doble del coeficiente de variación de los recuentos del recurso ($TAM = 2 \times CV$, $CV =$ Coeficiente de variación). Debido a que la variabilidad en los recuentos fue de 10 %, el TAM con esta técnica fue aquel en el cual el recurso disminuyó en un 20 %.

Dos o tres consumidores fueron expuestos a cinco o seis concentraciones de cada recurso microalgal, comprendidas en un rango entre 10.000 y 500.000 cels ml^{-1} en 20 ml de medio de cultivo y bajo agitación constante. Cada tratamiento (concentración de recurso) fue realizado por triplicado y en cada uno se efectuaron cinco recuentos del recurso previo (C_0) y posteriormente (C_t) a la adición del consumidor. Simultáneamente a cada tratamiento, se mantuvieron tres réplicas del control, el que consistió en matraces con el recurso en ausencia de los consumidores, lo cual permite detectar cualquier variación numérica de tipo autogénica del recurso (crecimiento, mortalidad). Cualquier variación positiva o negativa en el control se corrigió en los tratamientos.

La respuesta de cada especie frente a un gradiente de concentración de recursos, fue ajustada al modelo de respuesta funcional de Ivlev (1) (citado en Crawley 1992) mediante el programa estadístico SYSTAT (Wilkinson et al. 1992). En cada respuesta funcional se obtuvieron los

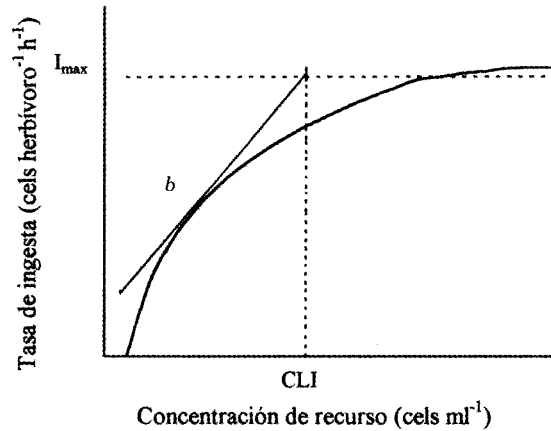


Fig. 2. Modelo de respuesta funcional usado en este estudio para determinar los parámetros I_{max} , Tasa de Ingesta Máxima; b , Eficiencia de Consumo y CLI, Concentración Limitante Incipiente. La curva de respuesta funcional es descrita por la ecuación $I_c = I_{max} (1 - e^{-bc})$ (Ivlev, citado en Crawley 1992).

Functional response model used in this study to determinate the parameters I_{max} , Maximum Ingestion Rate; b , Consumption Efficiency and CLI, Incipient Limiting Concentration. The functional response curve is depicted by the equation $I_c = I_{max} (1 - e^{-bc})$ (Ivlev, cited in Crawley 1992).

parámetros Tasa de Ingesta Máxima (I_{max}), Concentración Limitante Incipiente (CLI) y Eficiencia de Consumo (b), ésta última definida como la pendiente de la relación (Fig. 2):

$$(1) \quad I_c = I_{max} (1 - e^{-bc})$$

TABLA 2

Resumen de los parámetros Tasa de Ingesta Máxima (I_{max}), Concentración Limitante Incipiente (CLI) y Eficiencia de Consumo (b) obtenidos del modelo de respuesta funcional de Ivlev (citado en Crawley 1992) para cada par de especies consumidor - recurso

Summary of parameters, Maximal Ingestion Rate (I_{max}), Incipient Limiting Concentration (CLI) and Consumption Efficiency (b) obtained from the functional response model of Ivlev (cited in Crawley 1992) for each pair of consumer - resource species

Consumidor - Recurso	I_{max} $\times 10^5$ (cels herbívoro ⁻¹ h ⁻¹)	CLI $\times 10^5$ (cels ml ⁻¹)	b (ml herbívoro ⁻¹ h ⁻¹)
<i>M. micrura</i> - <i>Chlorella</i> sp.	1,9	0,36	5,3
<i>M. micrura</i> - <i>Oocystis</i> sp.	0,2	0,055	4,3
<i>D. ambigua</i> - <i>Chlorella</i> sp.	2,9	4,20	0,7
<i>D. ambigua</i> - <i>Oocystis</i> sp.	2,3	2,20	1,0
<i>C. dubia</i> - <i>Chlorella</i> sp.	1,9	0,74	2,5
<i>C. dubia</i> - <i>Oocystis</i> sp.	1,1	0,15	7,3

donde I_c = Tasa de ingesta a la concentración c , I_{max} = Tasa de ingesta máxima, b = Eficiencia de Consumo y c = Concentración de recurso.

La Eficiencia de Consumo (b) representa la respuesta del consumidor frente a un rango de concentración de recurso, por lo que se pudo comparar estadísticamente la b entre consumidores mediante un análisis de homogeneidad de pendientes (ANCOVA, Sokal & Rohlf 1981).

RESULTADOS

Concentración Limitante Incipiente (CLI)

El umbral de concentración de alimento (CLI) varió entre 0,055 y $4,2 \times 10^5$ cels ml^{-1} entre las especies consumidoras (Tabla 2). Para cualquiera de los recursos microalgales ofrecidos, *M. micrura* presentó los umbrales más bajos, de 0,055 y $0,36 \times 10^5$ cels ml^{-1} para *Oocystis* y *Chlorella* respectivamente. Por el contrario, *D. ambigua* presentó el mayor umbral para ambos recursos, de 2,2 y $4,2 \times 10^5$ cels ml^{-1} para *Oocystis* y *Chlorella* respectivamente (Tabla 2). *Ceriodaphnia dubia* presentó una situación intermedia, con un umbral de $0,15 \times 10^5$ cels ml^{-1} para *Oocystis* y $0,74 \times 10^5$ cels ml^{-1} para *Chlorella* (Tabla 2).

La comparación entre recursos muestra que todos los consumidores presentaron umbrales de concentración de recursos mayores para *Chlorella* que para *Oocystis*, sin embargo, mientras *M. micrura* presentó un umbral 7 veces mayor, *C. dubia* presentó un umbral 5 veces mayor y *D. ambigua* 2 veces mayor sobre *Chlorella* que sobre *Oocystis* (Tabla 2).

Tasa de Ingesta Máxima (I_{max})

Se encontraron diferencias de I_{max} entre las especies consumidoras sobre el mismo recurso y para un mismo consumidor sobre diferentes recursos alimentarios. *Daphnia ambigua* fue el consumidor que presentó la I_{max} más alta sobre ambos recursos, la cual fue de $2,3 \times 10^5$ cels herbívoro $^{-1}$ h^{-1} sobre *Oocystis* y de $2,9 \times 10^5$ cels herbívoro $^{-1}$ h^{-1} sobre *Chlorella* (Tabla 2). Por el contrario, las I_{max} más bajas fueron presentadas por *M. micrura* y *C. dubia* sobre el recurso *Oocystis*, con una I_{max} de 0,2 y $1,1 \times 10^5$ cels herbívoro $^{-1}$ h^{-1} respectivamente (Tabla 2). Cada consumidor presentó una I_{max} mayor sobre *Chlorella* que sobre *Oocystis*, sin embargo, mientras que en *M. micrura* la I_{max} fue 8 veces mayor sobre *Chlorella* que sobre *Oocystis*, en *C. dubia* fue 2 veces mayor y en *D. ambigua* 1 vez mayor (Tabla 2).

Eficiencia de Consumo (b)

La eficiencia de consumo entre las especies fue muy variable, desde un valor mínimo de 0,7 ml herbívoro $^{-1}$ h^{-1} hasta un valor máximo de 7,3 ml herbívoro $^{-1}$ h^{-1} (Tabla 2). La comparación entre consumidores revela que, en el rango de bajas concentraciones del recurso *Chlorella* (< CLI), *D. ambigua* presentó una significativamente menor eficiencia de consumo que *M. micrura* (Fig. 3, ANCOVA, $T = 3,74$, $P = 0,001$) y que *C. dubia* (Fig. 3, ANCOVA, $T = 3,50$, $P = 0,002$) sobre *Chlorella*, sin embargo, entre *M. micrura* y *C. dubia* no hubo diferencias (Fig. 3, ANCOVA, $T = -1,78$, $P = 0,101$). Sobre el recurso *Oocystis* se detectaron diferencias entre las eficiencias de consumo de *C. dubia* y *M. micrura* (Fig. 4, ANCOVA, $T = 7,19$, $P < 0,001$) y entre *C. dubia* y *D. ambigua* (Fig. 4, ANCOVA, $T = -2,86$, $P = 0,011$).

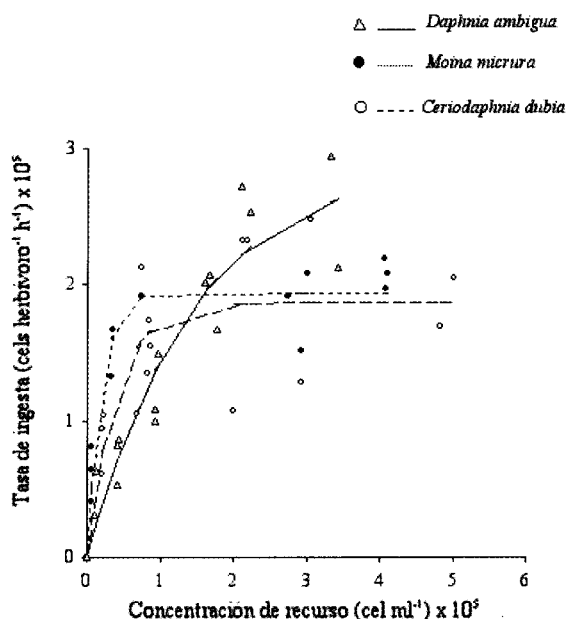


Fig. 3. Respuestas funcionales de *Daphnia ambigua* (Δ) ($R^2 = 0,94$; $P < 0,001$; $n = 16$), *Moina micrura* (\bullet) ($R^2 = 0,98$; $P < 0,001$; $n = 13$) y *Ceriodaphnia dubia* (\circ) ($R^2 = 0,88$; $P < 0,001$; $n = 16$) sobre el recurso *Chlorella* sp. Curvas ajustadas al modelo de Ivlev (citado en Crawley 1992). En el texto se indica la probabilidad para las diferencias de eficiencias de consumo (b) entre los consumidores.

Functional responses of *Daphnia ambigua* (Δ) ($R^2 = 0.94$; $P < 0.001$; $n = 16$), *Moina micrura* (\bullet) ($R^2 = 0.98$; $P < 0.001$; $n = 13$) and *Ceriodaphnia dubia* (\circ) ($R^2 = 0.88$; $P < 0.001$; $n = 16$) on *Chlorella* sp. resource. Curves were fitted to the Ivlev model (cited in Crawley 1992). Differences between consumption efficiency (b) among consumers are shown in the text.

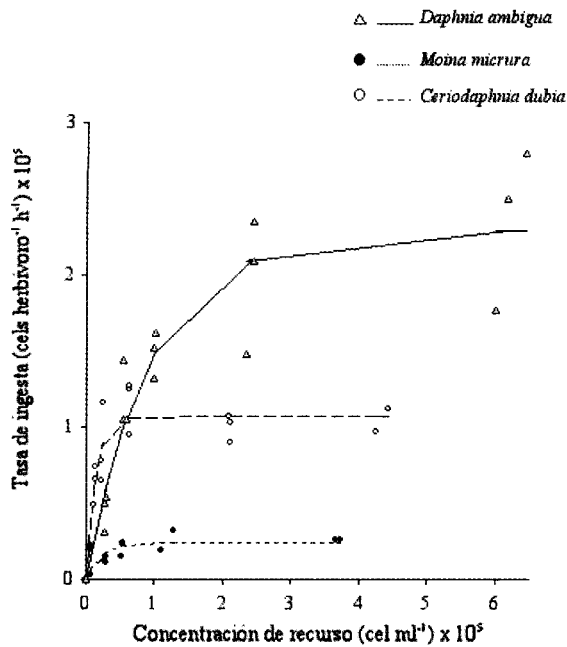


Fig. 4. Respuestas funcionales de *Daphnia ambigua* (Δ) ($R^2 = 0,94$; $P < 0,001$; $n = 16$), *Moina micrura* (\bullet) ($R^2 = 0,79$; $P < 0,001$; $n = 14$) y *Ceriodaphnia dubia* (\circ) ($R^2 = 0,96$; $P < 0,001$; $n = 15$) sobre el recurso *Oocystis* sp. Curvas ajustadas al modelo de Ivlev (citado en Crawley 1992). En el texto se indica la probabilidad para las diferencias de eficiencias de consumo (b) entre los consumidores.

Functional responses of *Daphnia ambigua* (Δ) ($R^2 = 0,94$; $P < 0,001$; $n = 16$), *Moina micrura* (\bullet) ($R^2 = 0,98$; $P < 0,001$; $n = 14$), and *Ceriodaphnia dubia* (\circ) ($R^2 = 0,88$; $P < 0,001$; $n = 15$) on *Oocystis* sp. resource. Curves were fitted to the Ivlev model (cited in Crawley 1992). Differences between consumption efficiency (b) among consumers are shown in the text.

El análisis entre recursos mostró un comportamiento complementario entre los consumidores. Mientras que *M. micrura* presentó una eficiencia de consumo significativamente mayor sobre *Chlorella* que sobre *Oocystis* (Tabla 2, ANCOVA, $T = -3,58$, $P = 0,012$), *C. dubia* mostró una mayor eficiencia sobre *Oocystis* que sobre *Chlorella*, (Tabla 2, ANCOVA, $T = 2,81$, $P = 0,023$). *Daphnia ambigua* no presentó diferencias en la eficiencia de consumo sobre *Chlorella* y *Oocystis* (Tabla 2, ANCOVA, $T = 1,71$, $P = 0,108$).

DISCUSION

Evidencia tanto teórica como empírica justifican la utilización de modelos de respuesta funcional curvilíneos para describir la respuesta de la tasa

de ingesta de individuos cladóceros frente a un gradiente de concentración de alimento. Porter et al. (1982) evaluaron el comportamiento alimentario de *Daphnia* frente a concentraciones variables de recursos mediante el ajuste 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 CLI revelan que la tasa de ingesta no disminuye en forma drástica, como lo predicen los modelos rectilíneos. Evidencia independiente la proporcionan Muck & Lampert (1980), quienes basados en modelos de regresión lineal señalan que a bajas concentraciones de recursos los residuos no estarían aleatoriamente distribuidos, por lo que no sería apropiado describir como lineal el comportamiento alimentario en este rango de concentración. Numerosa evidencia es consistente en demostrar que especies de dáfidos mantienen tasas de ingesta mayores a las predichas por los modelos rectilíneos de respuesta funcional en el rango de baja concentración de alimento (Lampert & Muck 1985, Haney & Trout 1985, Haney 1985, DeMott 1985, 1989).

Las tasas de ingesta presentadas por *M. micrura*, *C. dubia* y *D. ambigua* en el rango ensayado de bajas concentraciones de recurso, indican que estas especies mantienen altas tasas de filtración, lo cual les permitiría procesar mayores volúmenes de agua de tal modo de mantener niveles suficientes de ingesta de alimento. Dentro del contexto de la teoría de optimización de recursos, estos individuos se comportarían como forrajeadores óptimos debido a que presentan altas tasas de ingesta en condiciones de baja disponibilidad de recursos. Sin embargo, cabe mencionar que, debido a que la menor concentración de recursos ofrecida en este estudio no constituye una condición extremadamente baja de disponibilidad de alimento, sería probable que en concentraciones menores e incluso cercanas a cero, los individuos disminuyeran la actividad de búsqueda y de filtración de partículas y consecuentemente la tasa de ingesta, de tal modo de minimizar los costos energéticos que estas conductas involucran (Lam & Frost 1976, Lehman 1976).

El análisis entre los parámetros reveló que la Tasa de Ingesta Máxima fue explicada en forma significativa por los niveles de CLI (ANOVA, $P = 0,049$, $n = 6$) y no por la eficiencia de consumo del alimento (ANOVA, $P = 0,142$, $n = 6$). Debido a que la CLI está principalmente determinada por el volumen de las partículas alimentarias (McMahon & Rigler 1965, Geller 1975), estos resultados sugieren que las especies de mayores tamaños corporales, las cuales pueden ingerir

partículas de tamaños más grandes, presentarían mayores tasas de ingesta que especies más pequeñas. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Berman & Richman (1974) y por Lampert & Muck (1985), quienes determinan que las mayores tasas de ingesta presentadas por *Daphnia* surgen como consecuencia de altos niveles de CLI. Estos resultados sugieren que diferentes atributos entre las especies pueden proporcionar ventajas competitivas dependiendo de la concentración de recursos. Mientras que en condiciones de baja disponibilidad de recursos una alta eficiencia de consumo sería una característica favorable que permitiría optimizar la utilización de los escasos recursos alimentarios, en condiciones de mayor disponibilidad de ellos, una mayor CLI proporcionaría una sobrieda diferencial a un individuo de mayor tamaño corporal en los ensambles de microcrustáceos acuáticos. Debido a que las especies *M. micrura* y *C. dubia* mostraron una significativamente mayor eficiencia de consumo que *D. ambigua*, las primeras presentarían ventajas comparativas en condiciones de baja disponibilidad de recursos. Sin embargo, en condiciones de una mayor disponibilidad de alimento, *D. ambigua* alcanza y mantiene tasas de ingesta mayores a las mostradas por *M. micrura* y *C. dubia*, presentando una mayor eficiencia de consumo a alta concentración de alimento. Estos resultados son coincidentes con los resultados encontrados por Lampert & Muck (1985), quienes describen a *Daphnia* como un taxa más eficiente en el uso del recurso alimentario que otras especies de microcrustáceos a mayor disponibilidad de alimento.

Los resultados de este estudio revelan significativas diferencias interespecíficas de conducta alimentaria entre especies de cladóceros y demuestran que, mientras *M. micrura* y *C. dubia* presentarían ventajas competitivas en condiciones de baja disponibilidad de alimento debido a que presentan una mayor eficiencia en la utilización de los recursos, la mayor CLI presentada por *D. ambigua* le conferiría ventajas en un ambiente con mayor disponibilidad de alimento.

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio es parte de los resultados del trabajo de Tesis de Maestría de la autora. Deseo agradecer a la profesora Vivian Montecino y al Doctor Rodrigo Medel por el apoyo teórico y logístico durante la realización del trabajo. A los Doctores Luis Zúñiga y Rodrigo Ramos por la disponibilidad de cultivos y su asesoría en numerosos aspectos del estudio. Agradezco también a dos correctores anónimos que contribuyeron en

forma significativa a mejorar este manuscrito. Este estudio fue financiado por el Proyecto de Investigación DTI 090-94 otorgado a la autora por la Universidad de Chile.

LITERATURA CITADA

- ARAYA JM & L ZUÑIGA (1985) Manual taxonómico del zooplancton lacustre de Chile. Instituto de Zoología, Universidad Austral de Chile. ii + 110 pp.
- BERMAN MS & S RICHMAN (1974) The feeding behavior of *Daphnia pulex* from Lake Winnebago, Wisconsin. *Limnology and Oceanography* 19: 105-109.
- BERN L (1990) Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnology and Oceanography* 35: 923-926.
- 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.
- CRAWLEY MJ (1992) Population dynamics of natural enemies and their prey. En: Crawley MJ (ed) *Natural enemies. The population biology of predators, parasites and diseases*: 40-89. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 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 (1989) Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding zooplankton. En: Hughes RN (ed) *Behavioural Mechanisms of Food Selection*: 569-594. Springer Verlag, Berlín.
- GELLER W (1975) Die nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in abhängigkeit von der futterkonzentration, die temperatur, der körpergrösse und dem hungerzustand der teire. *Archiv für Hydrobiologie, Supplements* 48: 47-107.
- GELLER W & H MÜLLER (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* 49: 316-321.
- GOPHEN M & W GELLER (1984) Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* 64: 408-412.
- HANEY JF (1973) An in situ examination of grazing activities of natural zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie* 72: 87-132.
- HANEY JF (1985) Regulation of cladoceran filtering rates in nature by body size, food concentration, and diel feeding patterns. *Limnology and Oceanography* 30: 397-411.
- HANEY JF & MA TROUT (1985) Size selective grazing by zooplankton in Lake Titicaca. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 21: 147-160.

- HOLLING CS (1959) The Components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly. *Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- HOLLING CS (1965) The functional responses of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 45: 1-60.
- LAMRK & FROST BW (1976) Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. *Limnology & Oceanography* 21: 490-500.
- LAMPERT W (1985) Food limitation and the structure of zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft. Ergebnisse der Limnologie* 21. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. viii + 497 pp.
- 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.
- LEHMAN JT (1976) The filter-feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves. *Limnology and Oceanography* 21: 501-516.
- MACMAHON JW & RH RIGLER (1965) Feeding rates of *Daphnia magna* Strauss in different foods labeled with radioactive phosphorus. *Limnology and Oceanography* 10: 105-113.
- MARIN V, ME HUNTLEY & B FROST (1987) Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Marine Biology* 93: 49-58.
- MUCK P & W LAMPERT (1980) Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentration: poor evidence for "treshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. *Journal of Plankton Research* 2: 367-379.
- PORTER KG, J GOERRITSEN & JD 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.
- 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, Valparaiso, Chile). *Verhandlungen Internationale Verein Limnologie* 26: 1997-2000.
- RIGLER FH (1961) The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology* 39: 857-868.
- SOKAL RR & FJR HOLF (1981) *Biometry*. Second edition. WH Freeman and Company, San Francisco. xviii + 859 pp.
- WILKINSON L, M HILL, JP WEINA & GK BIRKENBEUEL (1992) *SYSTAT for Windows: Statistics*, Fifth edition, Evanston. xvi + 750 pp.