

Tesis de Posgrado

Predación por larvas de peces, particularmente de bagre sapo, (*Rhamdia Sapo*), y pejerrey, (*Odontesthes bonariensis*), y sus efectos sobre las comunidades zooplanctónicas de agua dulce

Zagarese, Horacio Ernesto

1989

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias
Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Zagarese, Horacio Ernesto. (1989). Predación por larvas de peces, particularmente de bagre sapo, (*Rhamdia Sapo*), y pejerrey, (*Odontesthes bonariensis*), y sus efectos sobre las comunidades zooplanctónicas de agua dulce. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2183_Zagarese.pdf
Zagarese, Horacio Ernesto. "Predación por larvas de peces, particularmente de bagre sapo, (*Rhamdia Sapo*), y pejerrey, (*Odontesthes bonariensis*), y sus efectos sobre las comunidades zooplanctónicas de agua dulce". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1989.

http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2183_Zagarese.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



TESIS
CS. BIOLÓGICAS
2183
Zagarese
Horacio Ernesto

0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
0

02183

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

PREDACION POR LARVAS DE PECES, PARTICULARMENTE
DE BAGRE SAPO (Rhamdia sapo) Y PEJERREY (Odontesthes bonariensis)
Y SUS EFECTOS SOBRE LAS COMUNIDADES ZOOPLANCTONICAS DE AGUA DULCE

HORACIO ERNESTO ZAGARESE

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

PREDACION POR LARVAS DE PECES, PARTICULARMENTE DE BAGRE SAPO
(Rhamdia sapo) Y PEJERREY (Odontesthes bonariensis) Y SUS EFECTOS
SOBRE LAS COMUNIDADES ZOOPLANCTONICAS DE AGUA DULCE

AUTOR

Horacio Ernesto Zagarese

DIRECTOR

Laura María Luchini

LUGAR DE TRABAJO

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero

2183
Ej. 2.

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias
Biológicas.

- 1989 -

A Ariel

Marco Polo describe un puente, piedra por piedra;

- ¿Pero cuál es la piedra que sostiene el puente? pregunta Kublai Kan.

- El puente no está sostenido por esta o aquella piedra.

- responde Marco - sino por la línea del arco que ellas forman.

Kublai permanece silencioso, reflexionando. Después añade:

--¿Por qué me hablas de las piedras? Es sólo el arco lo que me importa.

Polo responde: - Sin piedras no hay arco.

Italo Calvino

INDICE

	Pag.
1. Introducción	1
1.1. Peces zooplanctofagos	4
1.1.1. Tipos de planctófagos	5
1.1.2. Selectividad alimentaria	8
1.1.3. Mecanismos responsables de la selectividad	10
1.1.4. Predadores vertebrados y predadores invertebrados	17
1.2. Zooplancton	19
1.2.1. Principales taxones del zooplancton	19
1.2.2. Estructura de la comunidad zooplanctónica en ausencia de predadores vertebrados	21
1.2.3. Estructura de la comunidad zooplanctónica en presencia de predadores vertebrados	26
1.2.4. Adaptaciones del zooplancton para evitar la predación	28
2. Justificación del tema y objetivos	30
3. Materiales y Metodos	33
3.1. Experiencias con bagre sapo (<u>Rhamdia sapo</u>)	33
3.2. Experiencias con pejerrey (<u>Odontesthes bonariensis</u>)	35
3.3. Estimación de la numerosidad de los peces	38
3.4. Procesamiento de las muestras en el laboratorio	39
3.4.1. Contenidos estomacales	39
3.4.2. Zooplancton	40

	Pag.
3.5. Procesamiento numérico y estadístico	40
3.5.1. Crecimiento y alimentación de los peces	40
3.5.2. Estimación de la biomasa del zooplancton	42
3.5.3. Análisis estadístico	42
4. Resultados	41
4.1. Crecimiento, sobrevivencia y selectividad alimentaria de las larvas de bagre sapo (<u>Rhamdia sapo</u>)	44
4.2. Efecto de la predación de las larvas de bagre sapo sobre el zooplancton	47
4.3. Crecimiento, sobrevivencia y selectividad alimentaria de las larvas de pejerrey (<u>Odontesthes bonariensis</u>)	48
4.4. Efecto de la predación de las larvas de pejerrey sobre el zooplancton	52
5. Discusión	54
5.1. Hipótesis de la predación selectiva por tamaño	54
5.2. Larvas de bagre sapo: ¿predación selectiva por tamaño o predación selectiva por especie?	56
5.2.1. Selectividad alimentaria	56
5.2.2. Efecto de la predación de las larvas de bagre sapo sobre el zooplancton	62
5.3. Larvas de pejerrey: ¿dónde fueron las Daphnias que nadie capturó?	68

	Pag.
5.3.1. Selectividad alimentaria	68
5.3.2. Efecto de la predación de las larvas de pejerrey sobre el zooplancton	74
5.4. Perspectivas	76
5.5. Aportes a la cría de bagre sapo y pejerrey	82
5.5.1. Bagre sapo	82
5.5.2. Pejerrey	85
6. Agradecimientos	94
7. Bibliografía	96
8. Tablas	123
9. Figuras	177

1. INTRODUCCION

Esta tesis trata sobre las interacciones entre los peces zooplanctófagos y sus presas. El escenario en el que tienen lugar tales interacciones, el medio acuático, es uno de los ambientes más uniformes y menos estructurados. Estas características del medio determinan que las interacciones biológicas (predación, competencia, parasitismo) desempeñen un papel decisivo en la estructuración de las comunidades (Hurlbert, 1972; Lane y Mc Naught, 1973; Zaret, 1975; De Bernardi et al., 1981; Mittelbach, 1981; De Bernardi, 1987). El tema acepta dos enfoques distintos y complementarios. Por una parte desde el punto de vista del zooplancton interesa conocer la forma en que la predación por los peces influye sobre la composición específica del zooplancton, la distribución de tallas, la biomasa, etc. Por otra parte, desde el punto de vista de los peces, interesa conocer el efecto de la abundancia y composición del zooplancton sobre el crecimiento, mortalidad y selectividad alimentaria.

A pesar de tratarse de un tema eminentemente ecológico, algunas de sus derivaciones han resultado ser de utilidad, al menos para otras tres disciplinas:

- 1) Piscicultura: Geiger (1983 b) considera que el éxito o el fracaso en el cultivo de varias especies de peces depende principalmente del establecimiento de zooplancton en los estanques. Bonneau et al. (1972) encontraron que el bagre del canal (Ictalurus punctatus) acepta el alimento artificial recién cinco semanas después de ser sembrado, siempre que exista suficiente cantidad de zooplancton en

los estanques. Las tasas de crecimiento de varias especies de peces son mayores cuando se los cría con alimento natural (Geiger et al., 1985; Luchini y Avendaño Salas, 1985). Lo mismo puede decirse de las tasas de sobrevivencia (Geiger et al., 1985; Malhotra y Munshi, 1985; Holm, 1986; Lal y Kapur, 1986). Por otra parte, se reconoce que la alimentación a base de organismos vivos no sólo mejora las condiciones de cría, sino que además reduce los costos de producción (Holm y Moller, 1984).

- 2) Limnología: una importante cantidad de evidencias sugiere que la predación por los peces zooplanctófagos determina, en alguna medida, la estructura de la comunidad del zooplancton (véase más adelante) y que el zooplancton a su vez regula la estructura y producción del fitoplancton (Mc Couley y Briand, 1979; Pace, 1984; Bergquist et al., 1985; Lampert et al., 1986; Arcifa et al., 1986; Siegfried, 1987). Este enfoque, relativamente reciente, pone el acento en los efectos producidos por los organismos situados en la cima de la pirámide trófica y que se transmiten hasta los niveles más bajos ("top-down view point") en contraposición al enfoque más tradicional en limnología, según el cual la estructura de un determinado nivel trófico se debe principalmente a la estructura del nivel trófico inferior ("bottom-up view point") (véase la revisión de Northcote, 1988). Este nuevo enfoque ha generado grandes expectativas en relación a la posibilidad de poder controlar la calidad del agua mediante la manipulación de la comunidad de peces (Benndorf, 1987; Shapiro y Write 1984).

3) Biología pesquera y manejo de pesquerías: basándose también en la evidencia de que la estructura del zooplancton es consecuencia de la predación por los peces se han hecho algunos intentos para determinar el estado de las poblaciones (stocks) de peces a través del examen de la comunidad zooplanctónica (Galbraith, 1975; Mills y Schiavone, 1982; Mills et al., 1987).

Como señala Northcote (1988), los piscicultores de China y Europa deben haber conocido los efectos de la predación de los peces sobre el zooplancton hace siglos o quizás milenios. Pero aparentemente fue Steuer (1910), según Straškaba (1965), uno de los primeros en documentar que la biomasa (standing crop) del zooplancton depende de la densidad de las poblaciones de peces. No obstante Hrbáček (1958) fue sin duda el primero en presentar un enunciado claro de los efectos de la predación selectiva de los peces sobre el zooplancton. Esto ocurrió en el Congreso Internacional de Limnología de Finlandia en 1956; apenas un año más tarde que Ivlev publicara la primera versión en ruso de su célebre "Experimental Ecology of the Feeding of Fishes" (Ivlev, 1961), donde entre otras cosas se analiza el efecto de la composición del zooplancton sobre la selectividad alimentaria de los peces. Sorprendentemente, ambos enfoques del problema comenzaron a ser estudiados de manera sistematizada aproximadamente en la misma época, lo que no logró evitar que en la mayoría de los casos se los haya estudiado por separado.

En esta tesis se ha tratado de prestar una atención equitativa a ambos aspectos, comenzando por presentar una síntesis esquemática de lo que hoy se conoce sobre el tema.

1.1. PECES ZOOPLANCTOFAGOS

Los peces zooplanctófagos actuales pertenecen a varios ordenes, entre los que pueden citarse:

- Acipenseriformes
- Clupeiformes
- Salmoniformes
- Myctophiformes
- Cypriniformes
- Siluriformes
- Cyprinodontiformes
- Atheriniformes
- Gasterosteiformes
- Perciformes

Según Lazzaro (1987) los primitivos teleosteos evolucionaron como predadores generalizados que se alimentaban de presas relativamente grandes (macrofagia); la principal divergencia a partir de este patrón básico es una tendencia a alimentarse con presas pequeñas (microfagia) como los planctontes. Una consecuencia (o causa?) importante de la microfagia es la posibilidad de alimentarse de presas que ocupan un nivel trófico más bajo, lo cual amplía la fracción de energía directamente disponible. La evolución desde la macrofagia a la microfagia se produjo simultáneamente con el desarrollo de estructuras especializadas y la regresión de otras: las mandíbulas pasaron de ser fijas a ser protráctiles, los dientes fueron reemplazados por branquispinas en los arcos branquiales, el tubo digestivo se alargó, permitiendo así procesar grandes cantidades de material

sin necesidad de hacer pausas en la digestión, etc.

Además de las especies que en estado adulto continúan alimentándose de plancton, la mayor parte de las larvas de peces consumen zooplancton y a veces fitoplancton (Le Louarn, 1980). En general se reconoce que el crecimiento y desarrollo de los peces depende primariamente del tipo y número de zooplanctontes establecidos en el ambiente (Geiger et al., 1985), mientras que gran parte de la mortalidad de los estadios tempranos está relacionada al fracaso para encontrar presas adecuadas (Hart y Werner, 1987; Naesje et al., 1987), ya sea directamente por hambre o indirectamente al prolongar la duración de los estadios de desarrollo y de esta forma aumentar el tiempo durante el cual el pez es vulnerable a la predación (Houde, 1987) y el canibalismo (Write y Giles, 1987).

1.1.1. TIPOS DE PLANCTOFAGOS

Una de las primeras distinciones que pueden hacerse dentro de los peces zooplanctófagos es su grado de dependencia respecto de este tipo de alimento: los planctófagos obligados se alimentan exclusivamente de plancton, mientras que los planctófagos facultativos pueden incluir otros elementos en sus dietas. Los planctófagos obligados se encuentran más restringidos a la zona pelágica mientras que los facultativos a la zona litoral donde el alimento es más diverso. Entre los alimentos alternativos se encuentran partículas orgánicas en suspensión, perifiton, macrofitas, insectos acuáticos o terrestres, semillas, bentos e incluso peces (Lazaro, 1987).

Otra distinción importante está relacionada al mecanismo que utilizan los peces para capturar a sus presas. En opinión de numerosos autores la visión desempeñaría un papel preponderante para detectar y seleccionar a las presas, sin embargo se ha podido demostrar que varios peces pueden alimentarse de zooplancton en la oscuridad (Janssen, 1980). En apariencia existen dos modos básicos de alimentarse de plancton: el primero es la selección de las presas en forma individual ("particulate feeders") para lo cual el pez depende de la visión; el segundo modo consiste en capturar una masa de agua y retener el alimento por filtración ("filter-feeders"), esta forma no depende de la visión y aunque no se conoce exactamente, se ha propuesto la existencia de receptores químicos que serían los responsables de desencadenar el comportamiento alimentario (Holanou y Tash, 1978). Ambas formas de alimentación pueden reconocerse por observación directa de peces mantenidos en acuario (Drenner et al., 1982). pero el reconocimiento es más difícil a partir de los datos de los contenidos estomacales en experiencias de campo.

Lammens (1985) propone tres criterios para reconocer a los filtradores:

- 1) La talla media de las partículas en los contenidos debe aumentar con el tamaño del pez y la desviación standard debe disminuir.
- 2) La talla media y la desviación standard de las presas en los contenidos deben estar fuertemente correlacionadas con los mismos parámetros en el ambiente.

- 3) La composición de talla de la dieta deberá ser independiente de la densidad de las presas en el ambiente.

El rechazo de cualquiera de estas hipótesis indicaría, según Lammens, que los peces capturan las presas una por una.

Dentro de los comedores de partículas se incluyen los estadios larvales de la mayoría de los peces y los estadios adultos de varias especies (en general planctófagos facultativos según Lazzaro, op. cit.). La principal diferencia entre ellos es que para la mayoría de las larvas, la talla máxima de presa capturable se encuentra determinada por el tamaño de la boca (Hansen y Wahl, 1981; Dabrovsky y Bordega, 1984; Lazzaro, 1987) y por lo tanto aumenta durante la ontogenia (Wong y Ward, 1972; Werner, 1979; Mills y Forney, 1983; Schmitt y Holbrook, 1984). En tanto que para los estadios adultos no existe un límite superior de tamaño de presa, sino que pueden alimentarse de todo el espectro de tallas de presas que se encuentre potencialmente disponible. Estas diferencias pueden resultar importantes al considerar los efectos sobre la comunidad zooplanctónica, ya que las presas grandes gozan de cierta inmunidad respecto de la predación por las larvas de peces.

Los filtradores, por su parte muestran dos modos diferentes de captura:

- 1) El pez nada rápidamente con la boca completamente abierta, capturando de este modo los organismos que se interponen en su trayectoria como una red de arrastre.

- 2) El pez succiona rítmicamente, como una bomba mientras nada lentamente o permanece estacionario.

Las diferencias entre estos dos modos no deberían provocar distintos efectos sobre las presas, excepto las que podrían derivarse del tipo de habitat en que puede utilizarse cada uno.

Es importante señalar que una misma especie puede exhibir varios mecanismos de alimentación en el curso de su desarrollo (p.ej.: pasar de ser comedores de partículas a ser filtradores, Drenner et al., 1982; Michaletz et al., 1983; Mummert y Dreneer, 1986). Por otra parte un mismo individuo puede alternar entre dos o más modos de captura dependiendo de las condiciones de luminosidad, densidad y tamaño de la presa, tipo de habitat, etc.

1.1.2. SELECTIVIDAD ALIMENTARIA

Desde los primeros estudios de alimentación de peces se reconoce que estos no consumen las presas en la proporción en que se encuentran en el ambiente, sino que lo hacen en forma selectiva. Desde entonces los "criterios" o mecanismos que utilizan los peces para seleccionar a sus presas fueron objeto de una creciente atención. Holling (1966) desarrolló un modelo conocido como "ciclo de predación", en el cual los sucesos que van desde la localización de la presa hasta su digestión, son tratados como unidades independientes a las que se les asocia distintas probabilidades de éxito, las cuales varían según el tipo de predador y de presa y de las características ambientales. El modelo fue originalmente propuesto para predadores invertebrados, pero Lazzaro (1987) presenta una adaptación al

caso de los peces. Según este último autor, el ciclo incluiría los siguientes pasos en el caso de un comedor de partículas:

- 1) Detección
- 2) Persecución
- 3) Captura
- 4) Retención
- 5) Digestión

En tanto que para un filtrador los pasos serían:

- 1) Captura
- 2) Retención
- 3) Digestión

De acuerdo con este modelo las diferencias de selectividad se deberían a variaciones en las probabilidades asociadas a cada paso. Entre los factores que alteran estas probabilidades pueden citarse:

- 1) Detección de la presa
 - Intensidad de la luz.
 - Conspicuidad de la presa (tamaño, forma, contraste y pigmentación).
 - Agudeza visual del pez.
 - Comportamiento (p. ej.: predación al acecho, "ambush", o búsqueda, "cruise").
 - Estructura del habitat.

2) Persecución

- Tamaño, distribución y densidad de la presa.
- Grado de hambre del pez.
- Aprendizaje (p. ej.: experiencia del pez en alimentarse de un determinado tipo de presa).

3) Captura

- Limitación por el tamaño de la boca (larvas de peces).
- Experiencia y estructura bucal.
- Reacción de escape de la presa.

4) Retención

- Estructura del filtro branquial.
- Tamaño, forma y superficie de la presa.
- Velocidad del agua dentro de la cavidad bucal.
- Características organolépticas de la presa.

5) Digestión

- Resistencia de la presa a la digestión

1.1.3. MECANISMOS RESPONSABLES DE LA SELECTIVIDAD

A pesar de la multiplicidad de factores que parecen influir sobre la selectividad, la mayor parte de los modelos de predación propuestos se ha basado fundamentalmente en la abundancia y el tamaño de la presa, lo que probablemente se deba a una mayor posibilidad de cuantificación.

El primer mecanismo propuesto postulaba que la selectividad se debe a la capacidad de retención diferencial del filtro

branquial. Para comprobar esta hipótesis se comparó el tamaño de las presas en el contenido estomacal con la separación entre las branquias (Galbraith, 1967; Kliever, 1970; Spataru et al., 1983; Wright et al., 1983). Los resultados obtenidos no fueron muy claros. Galbraith (1967) encontró que el menor tamaño de Daphnia retenido por truchas y percas era de 1,35 mm, pero que la separación entre las branquias era mucho menor. Giussani (1974) opina que el aparato branquial sería incapaz de realizar una selección de tamaño tan fina como la que se observa en los peces, dado que las branquias están cubiertas de mucus y que las presas, lejos de ser esféricas, tienen muchos apéndices. Brooks (1968) también descalifica al filtro branquial sobre la base de observaciones de alimentación de peces en acuario. No obstante Wright et al. (1983) opinan que las mediciones de las branquias en animales muertos no tienen por que corresponderse con la selectividad de la branquia funcional y desarrollan una técnica para evaluar la selectividad de la branquia en un pez vivo. Lamentablemente dicha técnica no resulta ni práctica ni confiable y sus resultados no son concluyentes. Mummert y Drenner (1986) reconocen que la capacidad de retención del filtro branquial tiene una importancia secundaria para los peces comedores de partículas, pero opinan que su importancia es mayor para los filtradores y proponen un método para predecir el tamaño de las partículas en la dieta, basado en la distribución de frecuencias acumulada de las distancias entre las branquias.

El resto de los modelos se desarrollaron para peces comedores de partículas, que capturan las presas una por una y que para hacerlo dependen de la vista.

Existen dos tipos de modelos:

1) Los modelos estratégicos predicen cuál debe ser la composición de la dieta de un pez sobre la base de la maximización del balance "beneficio/costo" en términos de energía, bajo el supuesto de que al hacerlo así, el pez maximizaría su "fitness". Estos modelos resultan de la aplicación de la teoría de la alimentación óptima ("optimal foraging theory", para una revisión véase Fyke et al., 1977) a los peces. El primer modelo (y el más conocido) es el de Werner y Hall (1974) quienes, estrictamente hablando, utilizaron como medida de beneficio la biomasa ingerida, y como medida del costo el tiempo requerido para capturar la presa. La selectividad alimentaria puede ser descompuesta en dos partes:

- i) la selección de la presa, medida como la discrepancia entre la proporción en el contenido estomacal y en el ambiente.
- ii) la amplitud de la dieta, medida como la diversidad (absoluta o relativa a la del ambiente) de organismos que la componen.

Según la teoría de alimentación óptima, la amplitud está determinada por la densidad de las presas en el ambiente, en tanto que la selección depende del "orden de mérito" ("ranking") según el cociente "beneficio/costo" (Mac Arthur, 1972; Werner y Hall, 1974; Charnov, 1976; Unger y Lewis, 1983).

El modelo (y en general la teoría de alimentación óptima) ha sido duramente criticado y su legitimidad científica puesta en duda. Por ejemplo Pierce y Ollason (1987) enumeran ocho motivos que a su juicio lo invalidan.

Los modelos de alimentación óptima no se interesan por el mecanismo ecofisiológico por el cual los peces serían capaces de seleccionar sus presas, simplemente parten de la base de que dicho mecanismo existe.

2) Los modelos tácticos, por el contrario se han ocupado de establecer posibles mecanismos sin interesarse (en principio) por las ventajas que pudieran derivarse de ellos. Los dos más difundidos son el de Werner y Hall (1974) y el de O'Brien et al. (1976):

i) Al modelo de Werner y Hall se lo conoce como "Modelo del Volumen de Reacción" ("Reactive Field Volume Model", RFVM). Los autores definen la distancia de reacción ("Reactive Distance", RD), como la máxima distancia a la cual el pez reconoce a una presa. Dicha distancia aumenta con la talla de la presa (en general se considera que para presas de forma similar la relación entre su tamaño y la distancia de reacción es lineal). Para el volumen de reacción (RV) se han propuesto diferentes formas (Confer et al., 1978), pero lo más común es considerarlo como una esfera de radio RD, cuyo centro es el punto medio entre los ojos del pez, cuando el pez se encuentra estacionario y como un cilindro (definido de manera análoga) cuando

el pez se alimenta mientras nada. Según este modelo, el pez captura las presas en la proporción en que se encuentran dentro del volumen de reacción. La selectividad estaría dada por el hecho de que cuanto mayor es la presa, mayor es el volumen de reacción que le corresponde. Un caso particular de este modelo es el propuesto por Confer y Blades (1975). Dicho modelo está restringido a ambientes en los cuales la densidad de presas resulta tan baja que el pez sólo puede detectar una presa a la vez. En estas condiciones los autores suponen que el pez captura todas las presas que ve. La selectividad en este caso está dada por el hecho de que las presas más grandes tienen mayor probabilidad de ser vistas.

- ii) Al modelo de O'Brien et al. se lo conoce como "modelo de la talla aparente" ("Apparent Size Model", ASM). Los autores plantean que el tamaño aparente de una presa varía con la distancia a la que se encuentra del pez. Así por ejemplo, una presa pequeña puede "parecer" mayor que otra grande si se encuentra más cerca del pez. La hipótesis de los autores es que bajo estas condiciones el pez siempre "elige" la que le "parece" mayor. La selectividad en este caso sería mayor que la predicha por el RFVM, por el hecho de que cuanto mayor es la presa, mayor es también la probabilidad de "parecer" mayor.

En condiciones naturales las predicciones de ambos modelos son muy similares Eggers (1982). Sin embargo,

bajo estrictas condiciones de laboratorio ha sido posible demostrar que el brook stickleback (Culaea inconstans) selecciona sus presas de acuerdo al ASM y no al RFVM (Wetterer y Bishop, 1985), lo cual sugiere la existencia de algún mecanismo neurológico que le permite al pez decidir entre dos o más presas. El RFVM no supone la existencia de tal mecanismo y es por eso, que se lo suele utilizar como modelo de selectividad pasiva.

Estos y otros modelos han sido puestos a prueba con resultados diversos (Eggers, 1977 Gardner, 1981 a y b; Jansen, 1983; O' Brien et al., 1986). Jacobs (1978) plantea que los peces no tienen por qué utilizar un único modo de captura, sino que estos pueden variar de acuerdo a las circunstancias, por ejemplo:

- 1) A bajas intensidades de iluminación el pez sólo puede filtrar. La probabilidad de encuentro en este caso está relacionada con el cuadrado de la talla de la presa.
- 2) A densidades de presa bajas o intensidades de iluminación intermedias, a las cuales sólo fueran visibles las presas más grandes, los peces podrían comportarse de acuerdo al modelo de Confer y Blades.
- 3) A altas densidades de presa y buena iluminación el pez debería tomar decisiones que involucren la actividad del sistema nervioso central.

El tema también ha sido visto con escepticismo por algunos

autores: "Smelt consume a broad range of prey species and sizes and do not feed as a stereotyped size-selective fish as is suggested by contemporary dogma" (Lane, 1979).

1.1.4. PREDADORES VERTEBRADOS Y PREDADORES INVERTEBRADOS

Como se ha visto hasta aquí, la selectividad alimentaria de los peces depende de una gran cantidad de factores. Por otra parte, los peces muestran una amplia diversidad de modos de captura de los cuales aquí sólo se han enumerado los más generales. Estas observaciones fueron probablemente las que condujeron a Janssen (1982) a afirmar que no debería esperarse que todos los planctívoros afecten las comunidades de zooplancton de modo similar. Sin embargo, como ocurre en todas las áreas, la heterogeneidad que se percibe depende de la perspectiva del observador. Para los investigadores interesados en estudiar los efectos comparativos de los distintos tipos de predadores sobre el zooplancton, los peces (y en general los vertebrados) forman un conjunto casi absolutamente homogéneo. La argumentación más acabada de este último punto de vista fue presentada por Zaret (1978), más tarde sus argumentos fueron repetidos en varias oportunidades sin mayores variantes (Zaret, 1980; De Bernardi, 1981; Stenson, 1985) y de una manera explícita o implícita son la base de la mayor parte de los trabajos que describen los efectos de la predación sobre el zooplancton. Según Zaret (1978) los predadores acuáticos pueden clasificarse en dos categorías principales:

- 1) Predadores limitados por el tamaño de la boca ("gape-limited predators"): están caracterizados por una curva de selectividad que aumenta monótonamente de acuerdo con algún aspecto del atractivo de la presa como por ejemplo su tamaño corporal (figura 1). La curva de

selectividad queda trunca (línea de puntos) como consecuencia de la falta de presas de mayor tamaño en el ambiente o a causa de la limitación impuesta por el tamaño de la boca (especialmente en larvas y en piscívoros). Esta categoría incluiría a todos los peces, algunas salamandras y también a ciertos insectos (Notonectidae).

- 2) Predadores dependientes del tamaño ("size-dependent predators"): están caracterizados por una curva de selectividad en forma de campana (figura 1). Esta categoría la forman exclusivamente invertebrados (cladóceros, copépodos, rotíferos, insectos, entre otros).

Las principales características de ambos tipos de predadores, pueden resumirse en la siguiente forma:

Características	Tipo de predador	
	Vertebrados	Invertebrados
Modo de búsqueda	Visual	Táctil o químico
Rango de búsqueda	Frácticamente ilimitado.	Unos pocos milímetros
Tamaño de la presa	Mucho menor que el predador. Fuerte selectividad por las más grandes.	Generalmente menores que el predador, pero aumentando con el tamaño de este último.
Movilidad relativa	Mucho más móvil que la presa.	Algo mayor, pero comparable.
Forma de captura	Capturan la presa entera.	Sujetadores (graspers)

1.2. ZOOPLANCTON

"En las aguas naturales existe una amplia gama de material en suspensión. Filtrando o sedimentando, con o sin ayuda de la centrifugación, se obtiene un residuo, que se ha llamado seston, en el que se reconoce una parte viva, el plancton y una fracción desprovista de vida, el tripton." (Margalef, 1977). Como puede esperarse de algo que responde a la definición anterior, el plancton es una colección de organismos absolutamente heterogénea, tanto desde el punto de vista taxonómico, como desde el punto de vista trófico y también respecto de sus tamaños. Dentro del plancton suelen distinguirse tres subconjuntos (también heterogéneos): los virus y bacterias planctónicas, el fitoplancton y el zooplancton (Moss, 1980). En esta tesis se trata sólo de este último grupo.

1.2.1. PRINCIPALES TAXONES DEL ZOOPLANCTON

La siguiente descripción está basada fundamentalmente en la revisiones de Hrbáček, 1977; Gilbert y Williamson, 1983.

Ciliados

Los ciliados son el grupo menos conocido del zooplancton a causa de las dificultades metodológicas que presenta su estudio. Las opiniones de los especialistas son contradictorias, ya que para algunos autores desempeñan un papel menor en cuerpos de agua grandes (Hrbáček, 1977), mientras que según otros su importancia ha sido subestimada especialmente en ambientes oligotróficos (Porter et al., 1979; Pace y Orcutt, 1981; Pace, 1982). La

mayoría de las especies epilimnéticas se alimentan de partículas de materia orgánica u organismos vegetales o animales, según las especies.

Rotíferos

Los rotíferos están presentes en la mayoría de los cuerpos de agua, siendo un componente importante del zooplancton en ambientes con altas densidades de peces. Existe una considerable variación de hábitos alimentarios según los géneros. En general el tamaño de partícula ingerida es inferior a 12 micrones, excepto en el caso de los predadores (p. ej.: Asplanchna) en los que el tamaño puede ser superior a 400 micrones. La reproducción es generalmente partenogenética, pero bajo ciertas condiciones desfavorables pueden producirse machos (haploides). Los huevos permanecen adheridos a la hembra. El tiempo de generación por lo común es de 2 a 3 días a 20°C.

Cladóceros

Los cladóceros son un componente importante del zooplancton en ambientes con alta producción primaria y en lagos oligotróficos sin peces planctívoros. La mayoría de las especies se alimenta de partículas entre 1 y 75 micrones, pero algunas especies predadoras (p. ej. Leptodora) prefieren presas entre 300 y 700 micrones. La reproducción es por lo general por partenogénesis ameiótica, pero bajo ciertas condiciones desfavorables (deseccación del habitat, superpoblación) pueden producir machos (diploides). Los huevos fecundados se desarrollan en efipios u otras estructuras de resistencia, pero algunas

especies pueden producir efipios sin la intervención de machos (partenogénesis estricta). Los huevos son transportados por la hembra y su número varía desde uno hasta más de cien, dependiendo de la especie y las condiciones ambientales. El tiempo de generación a 20°C varía entre 2 y 15 días según las especies, siendo mayor cuanto mayor es la talla de la especie y menor la concentración de alimento.

Copépodos

Los copépodos están presentes en la mayoría de los cuerpos de agua. La reproducción en este grupo es siempre bisexual. Los huevos son transportados por la hembra y su número varía desde unos pocos hasta varias decenas. El desarrollo post-embrionario incluye once estadios larvales, seis naupliares y cinco copepoditos, antes de la forma adulta. Los primeros estadios son siempre herbívoros o detritívoros, pero los últimos con frecuencia son carnívoros. El tiempo de generación varía desde algunas semanas hasta un año.

1.2.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTONICA EN AUSENCIA DE PREDADORES VERTEBRADOS

La comunidad zooplanctónica en ausencia de peces está generalmente dominada por crustáceos. Los cladóceros, por lo común, están representados por las especies más grandes, particularmente del género Daphnia, en tanto que las especies de menor talla como las del género Bosmina son raras. Los copépodos dominantes también suelen ser los de mayor tamaño (Diaptomus, Mesocyclops, Cyclops). Los rotíferos son raros. (Hrbáček y

Hrbáčková-Esstlová, 1960; Hrbáček et al., 1961; Brooks y Dodson, 1965; Galbraith, 1967; Warshaw, 1972; Staun, 1975; Hrbáček, 1977; Zaret, 1978; Lynch, 1979; Zaret, 1980; Culver et al., 1984; Spencer y King, 1984; De Bernardi et al., 1987; Vanni, 1987).

La constatación de esta situación condujo a la formulación de dos preguntas:

- 1) ¿Qué es lo que determina la dominancia de las especies de mayor tamaño (en ausencia de predación por peces)?
- 2) Si ser de gran tamaño proporciona alguna ventaja a los organismos, ¿por qué no existen especies aún mayores?

Para contestar la primera pregunta se han propuesto tres hipótesis:

- 1) Hipótesis de la eficacia del tamaño ("size-efficiency hypothesis"). Fue planteada por Brooks y Dodson en 1965. Según los autores todos los herbívoros planctónicos compiten por partículas entre 1 y 15 micrones. Los individuos mayores no sólo son más eficaces para alimentarse en dicho rango, sino que además pueden alimentarse de partículas más grandes. Bajo estas circunstancias las especies mayores excluyen competitivamente a las menores. La superioridad competitiva de las formas grandes podría deberse a una mayor eficacia en la recolección del alimento o bien a la reducción relativa de la demanda metabólica por unidad de volumen, lo que haría posible destinar una mayor

proporción de la energía asimilada a la producción de huevos.

Para probar esta hipótesis, Dodson (1974) investigó los resultados de la competencia de dos especies de Daphnia de distinto tamaño en experimentos de laboratorio. En sus experimentos la especie menor excluía a la mayor lo cual lo condujo a rechazar la hipótesis. Sin embargo los resultados de la competencia podían invertirse por la inclusión de predadores invertebrados en el ambiente. Los experimentos de Dodson (op. cit.) le permitieron proponer la segunda hipótesis.

- 2) Hipótesis de la predación balanceada ("balanced-predation hypothesis"). Según Dodson (op. cit.) la predación selectiva de los invertebrados sobre las presas de pequeño y mediano tamaño provoca la eliminación de estas, en tanto que permite el desarrollo de las especies de tamaño grande, las cuales una vez alcanzada la madurez gozan de una casi absoluta inmunidad de captura. En la opinión de Dodson, la estructura de las comunidades zooplanctónicas se debe a un balance entre la predación por invertebrados, que favorece a las especies mayores y la predación por vertebrados, que favorece a las especies menores (véase más adelante). En tanto que la competencia entre herbívoros desempeñaría un papel menor.

Sin embargo, como señala Schoener (1971), cualquier predación (selectiva por tamaño o no) en la que la tasa específica de consumo de cada presa disminuya

monótonamente a medida que disminuye su abundancia relativa (mortalidad compensatoria), permitiría a las especies presa coexistir con mayores coeficientes de competencia (α) y correspondientemente, menores diferencias ecológicas (véase también Allan, 1974). Neill (1975) también informa sobre la exclusión de Daphnia magna como resultado de la competencia con otras especies menores (principalmente Ceriodaphnia quadrangula). Al igual que Dodson (op. cit.), Neill comprueba que la presencia de un predador permite la coexistencia de estas especies, aún cuando en su caso el predador introducido fuese una madrecita (Gambusia affinis) que consumía de manera muy selectiva las presas de mayor tamaño. Estos resultados sugieren que la coexistencia de las especies no se debe a la predación selectiva por tamaño, sino a la mortalidad compensatoria (sensu Schoener, 1971) que puede causar la predación.

- 3) Hipótesis de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ("r-hypothesis"). Goulden et al. (1978) proponen que la dominancia de las especies mayores se debe a que estas presentan una tasa intrínseca de crecimiento (r) mayor. Para afirmarlo arguyen que los dos componentes más importantes de r son:

i) El tiempo de desarrollo requerido para alcanzar la madurez (en algún sentido, el tiempo generacional).

ii) la fecundidad.

Los autores sostienen que mientras que el tiempo de desarrollo no varía demasiado según la talla de la especie, la fecundidad es mucho mayor en las especies grandes. Sin embargo, considérese la siguiente comparación hipotética entre dos organismos. El primero crece 10 unidades de talla / unidad de tiempo y produce 10 crías / unidad de tiempo; el segundo crece de la misma forma pero no se reproduce hasta alcanzar las 1000 unidades de talla. Para poder compensar la fecundidad el último debe producir no 10 veces más, sino 1.000.000.000 de veces más crías que el primero (Calow, 1977). Aún aceptando los resultados de Goulden et al. (op. cit), el argumento queda incompleto por cuanto no se especifican que características del ambiente determinarían la conveniencia de una tasa de crecimiento mayor.

Una respuesta a la segunda pregunta (¿por qué no existen especies aún mayores?) fue esbozada por Lynch (1980). Lynch define el tamaño óptimo de alimentación ("optimal foraging size") como la talla a la cual la eficacia de alimentación ("feeding efficiency") es máxima. La eficacia de alimentación resulta del cociente entre la tasa de captación de energía por alimentación y la tasa de pérdida de energía por respiración, referidas ambas a la unidad de peso. Lynch (1977) encontró que en el caso de Daphnia pulex la tasa de respiración aumenta más rápidamente con el tamaño corporal que la tasa de captación y por lo tanto la eficacia de alimentación aumenta con la talla hasta un punto (talla óptima) a partir del cual comienza a disminuir (se sugiere que lo mismo debe ocurrir con otras especies). Una vez alcanzada la talla óptima (que varía según las especies) cualquier

asignación de energía hacia el crecimiento provocaría una reducción del valor reproductivo futuro. En estas condiciones un organismo aumenta su valor reproductivo futuro maximizando el esfuerzo reproductivo presente en oposición a lo aceptado comunmente (Gadgil y Bossert, 1970; Shaffer y Rosenzweig, 1977). El argumento que presenta Lynch descansa sobre el análisis de los ciclos de vida de varias especies de cladóceros. Las evidencias que presenta, aunque indirectas, apoyan su punto de vista.

1.2.3. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTONICA EN PRESENCIA DE PREDADORES VERTEBRADOS (peces y salamandras)

El efecto de los peces sobre la comunidad zooplanctónica ha sido estudiado fundamentalmente de dos maneras:

- 1) A través de la comparación de distintos ambientes con peces y sin ellos (por lo demás presuntamente similares).
- 2) A través de la comparación de un mismo ambiente antes y después de la introducción (o eliminación) de los peces.

En general puede decirse que los peces provocan:

- 1) Disminución de la talla media de las especies.
- 2) Disminución de la talla de madurez.
- 3) Reemplazo de las especies grandes o poco evasivas por otras mas pequeñas o con mayor capacidad de escape.
- 4) En ocasiones, disminución de la biomasa total del zooplancton.

(Hrbáček y Hrbáčková-Esslová, 1960; Hrbáček et al., 1961; Brooks y Dodson, 1965; Reif y Tapa, 1966; Galbraith, 1967; Brooks, 1968; Dodson, 1970; Wells, 1970; Hutchinson, 1971; Hurlbert et al., 1972; Warshaw, 1972; Dodson, 1974; Archibald, 1975; Richards et al., 1975; Hrbáček, 1977; Nilsson, 1978; Zaret, 1978; O'Brien, 1979; Stenson, 1979; Gardner, 1981; Kohler y Ney, 1981; Mittelbach, 1981; Mills y Schiavone, 1982; Geiger, 1983 a; Mills y Forney, 1983; Spencer y King, 1984; Stenson, 1985; Lammens et al., 1985; Burke et al., 1986; Cryer et al., 1986; Drenner et al., 1986; Hambright et al., 1986; Vanni, 1986; De Bernardi et al., 1987; Mills et al., 1987; Fost y Mc Queen, 1987; Vanni, 1987). En adelante me referiré a los tres primeros puntos como disminución de la talla del zooplancton.

Contrariamente a la diversidad de opiniones respecto de las causas que determinan la estructura del zooplancton en ausencia de peces, existe un acuerdo absoluto acerca de la causa que determina su estructura en presencia de peces. La explicación se debe a Hrbáček (1958) y a Brooks y Dodson (1965) y se la conoce como hipótesis de predación selectiva por tamaño ("size-selective predation hypothesis"). Dicha hipótesis establece que los peces, al alimentarse selectivamente de las presas mayores, determinan la desaparición de estas y estimulan el desarrollo de las formas de menor tamaño. Por supuesto se reconoce que otros aspectos, como por ejemplo la visibilidad (color, forma) y la capacidad de escape de la presa, influyen sobre la selectividad de los peces, pero la talla es considerada el factor más importante.

1.2.4. ADAPTACIONES DEL ZOOPLANCTON PARA EVITAR LA PREDACION

Para Zaret (1975) la predación, ya sea por vertebrados o invertebrados, es la fuerza estructuradora de la comunidad zooplanctónica más importante. Por lo tanto el éxito de una especie depende, en última instancia, de la capacidad de los individuos para evitar ser capturados. Zaret (op. cit.) enumera cuatro posibles estrategias para disminuir el riesgo de predación:

- 1) Estrategias espacio-temporales: la manera más obvia de evitar la predación es no coincidir en el espacio y el tiempo con el predador. El ejemplo más conocido de esta estrategia son las migraciones verticales.
- 2) Estrategias del tamaño de cuerpo: por los motivos ya expuestos en los ambientes dominados por predadores invertebrados resultaría ventajoso la posesión de un tamaño grande, mientras que en los ambientes dominados por predadores vertebrados ocurriría lo inverso.
- 3) Estrategias de visibilidad: la visibilidad depende, además del tamaño, de la pigmentación, el tamaño del ojo en cladóceros, la forma más o menos llamativa de movimiento (Kerfoot, 1980; Zaret, 1980). La disminución de la visibilidad resultará ventajosa en presencia de peces.
- 4) Estrategias comportamentales: estas incluyen respuestas de escape utilizando un patrón de natación distinto del

usual (ej.: copépodos, rotíferos) o una detención del movimiento mientras el organismo se deja hundir (ej.: Eosmina).

A las cuatro estrategias listadas por Zaret (1975) puede agregarse la indigestibilidad de algunas estructuras de resistencia (p. ej.: efipios, Mellors, 1975) o incluso huevos o nauplios de copépodos (Werner y Blaxter, 1980; Gliwicz y Rowan, 1984).

2. JUSTIFICACION DEL TEMA Y OBJETIVOS

En las páginas precedentes se ha tratado de ofrecer una visión (necesariamente simplificada) del estado actual del conocimiento científico de las interacciones entre los peces zooplanctófagos y sus presas. Si se tiene en cuenta que la mayor parte de este conocimiento se generó durante las últimas tres décadas, es difícil no sorprenderse de lo mucho que se ha avanzado. Por el contrario si se considera lo imprecisas y a menudo contradictorias, que resultan las predicciones derivadas de este conocimiento, puede tenerse la impresión de que casi no ha habido avance en absoluto. Ambos puntos de vista son fragmentarios y probablemente incorrectos. Desde los trabajos pioneros de Ivlev (1961) y Hrbáček (1958) el tema de las interacciones entre el zooplancton y los peces ha recibido una creciente atención. Northcote (1988), en un artículo aparecido recientemente, ha realizado un intento de cuantificar esta tendencia, examinando la frecuencia de publicación en las principales revistas relacionadas a la limnología, de artículos referidos a los peces y entre ellos, los que describen los efectos de los peces sobre las comunidades de sus presas. Dicho autor ha encontrado que a partir de la década del 70 las referencias a tales efectos han aumentado hasta alcanzar valores cercanos al cien por ciento. El aumento del interés ha sido acompañado por un consenso creciente, dentro de la comunidad científica, no sólo sobre el hecho de que los peces afectan la estructura comunitaria de sus presas, sino también sobre la forma en que lo hacen. Si esto puede ser considerado un síntoma de la adquisición de un paradigma (Kuhn, 1971) por parte del conjunto de los investigadores del área, se comprenderá la verdadera

importancia de lo alcanzado. No obstante, es también evidente que resta por hacerse la mayor parte del trabajo.

Como suele ocurrir al comienzo del desarrollo de una rama de investigación, algunos temas reciben una desproporcionada atención, en tanto que otros permanecen injustamente relegados. Así por ejemplo la mayor parte de la investigación se ha centrado hasta ahora en los vertebrados y entre ellos en los peces comedores de partículas ("particulate feeders") en desmedro de los invertebrados y los peces filtradores ("filter feeders") (Drenner et al., 1982). Lo mismo puede decirse de la relativa poca atención prestada a los estadios larvales en comparación con los peces adultos (Mills y Forney, 1983), lo cual resulta francamente injustificado ya que:

- 1) Los estadios larvales pueden llegar a contribuir en más de la mitad de la producción anual de peces en ambientes naturales (Weatherley, 1987).
- 2) Su importancia es crítica y obvia en piscicultura.
- 3) Son un modelo ideal para poner a prueba la hipótesis de predación selectiva por tamaño ("size-selective predation hypothesis") ya que muchas larvas de peces seleccionan las presas de menor tamaño y no las más grandes.
- 4) Permiten trabajar con un conjunto numeroso de individuos relativamente homogéneo.

En esta tesis se describen algunas experiencias realizadas

con larvas y post larvas de bagre sapo (Rhamdia sapo) y pejerrey (Odontesthes bonariensis). Las mismas fueron diseñadas con el objeto de poner a prueba la hipótesis de predación selectiva por tamaño. La primera parte de la discusión está dedicada a examinar este punto. Como subproducto de las citadas experiencias se obtuvo abundante información sobre la piscicultura de los estadios larvales de ambas especies. Estos resultados se analizan en la última parte de la discusión.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. EXPERIENCIAS CON BAGRE SAPO (Rhamdia sapo)

Se realizaron dos experiencias de cría de bagre sapo (Rhamdia sapo) en estanques de cemento de ocho metros cuadrados de superficie. Las mismas se llevaron a cabo en la estación de piscicultura de Salto Grande (provincia de Entre Ríos), dependiente del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Los estanques fueron vaciados completamente para permitir su limpieza quince días antes de la siembra de los peces. Inmediatamente se procedió a su llenado con agua proveniente del embalse de Salto Grande. Los estanques fueron inoculados con un cultivo poliespecífico concentrado de zooplancton y fertilizados con abonos orgánicos e inorgánicos en las siguientes concentraciones: 200 gramos por metro cuadrado de estiércol vacuno y 5 gramos por metro cuadrado de nitrato de potasio y superfosfato. El nivel de agua se mantuvo aproximadamente igual a 0,5 metros durante toda la experiencia. El agregado de agua se limitó a compensar las pérdidas por evaporación o escurrimiento.

Las larvas de bagre sapo se obtuvieron mediante la reproducción inducida en acuario de reproductores salvajes (Luchini y Cruz Rangel, 1982, 1983). En cada una de las experiencias se utilizó un lote de larvas obtenido a partir de una sola pareja de reproductores. La incubación se realizó en vasos de Chase de la manera usual (véase por ejemplo: Ringuelet, 1943).

La primera experiencia se extendió entre el 11 y el 26 de septiembre de 1983. Durante la misma se trabajó en dos estanques (E3 y E4). El estanque E4 se sembró el 19 de septiembre con larvas de 15 días de vida a una densidad de 12 individuos por metro cuadrado. El estanque E3 se reservó como testigo. Hasta el momento de la siembra las larvas fueron criadas bajo techo en tinajas con flujo de agua continuo de aproximadamente 60 litros por hora y alimentadas con una mezcla balanceada a base de sangre, hígado y yema de huevo (Luchini y Avendaño Salas, 1984, 1985).

Se tomaron muestras diarias de zooplancton con una trampa de Schindler de 23 litros de capacidad. Cada muestra estuvo constituida por la integración del contenido de dos trampas tomadas en puntos opuestos del estanque. El contenido de las trampas se filtró a través de una red de 58 micrones de abertura de malla y se fijó en formol al cuatro por ciento.

Diariamente se extrajeron aproximadamente diez larvas de bagre utilizando una red de copo similar a las de acuarismo. Las larvas fueron sacrificadas en alcohol 96 para evitar la regurgitación del alimento antes de su fijación definitiva en formol al diez por ciento. Después de cada extracción se repuso un número equivalente de larvas, que para tal fin se mantenían en acuarios alimentadas con zooplancton.

La segunda experiencia abarcó el período del 22 de noviembre al 11 de diciembre de 1984 y durante la misma se trabajó en cuatro estanques. Los estanques E1 y E2 se sembraron el 22 de noviembre (después del muestreo de zooplancton) con larvas de cuatro días de edad a una densidad de 375 larvas por metro

cuadrado. Los estanques E3 y E4 se reservaron como testigos. Previamente a la siembra todas las larvas fueron contadas a medida que eran trasvasadas con un cristalizador a un recipiente mayor. Este método permite obtener una estimación precisa del número de larvas sin producirles daño alguno, sin embargo su aplicación está necesariamente limitada a experiencias en las que sólo se requiera unas pocas decenas de miles de larvas.

Diariamente se tomaron muestras de zooplancton en la forma ya descrita. Los peces se muestrearon con una red de arrastre de malla de tul. Diariamente se extrajeron aproximadamente diez individuos, que fueron sacrificados y fijados de la misma manera que en la primera experiencia. En virtud de la alta densidad de siembra, en esta experiencia no se juzgó necesaria la reposición de peces después de cada extracción. Se registró a modo de control la temperatura, el oxígeno disuelto y el pH.

Una vez finalizada la experiencia se realizó la cosecha de las larvas, para lo cual se vaciaron los estanques y se contaron todos los individuos presentes.

3.2. EXPERIENCIAS CON PEJERREY (Odontesthes bonariensis)

La experiencia de cría de pejerrey (Odontesthes bonariensis) se llevó a cabo en la estación de piscicultura de Embalse de Río III (provincia de Córdoba) dependiente de la Dirección Nacional de Pesca Continental. Se trabajó en seis estanques de cemento de forma rectangular de 45 metros cuadrados de superficie. Los estanques fueron vaciados completamente quince días antes de la siembra de los peces. Inmediatamente se procedió a su llenado con

agua proveniente del embalse y a su fertilización. Se utilizaron fertilizantes orgánicos e inorgánicos según el siguiente detalle: 200 gramos por metro cuadrado de estiércol vacuno y 5 gramos por metro cuadrado de urea y superfosfato. Además de esta dosis inicial se aplicaron refuerzos de fertilizantes inorgánicos en dos oportunidades posteriores a la fecha de siembra de las larvas (19/10). En dichas ocasiones (6/11 y 20/11) las concentraciones fueron de un gramo por metro cuadrado de urea y 0,5 gramos por metro cuadrado de superfosfato. El nivel de agua se mantuvo aproximadamente igual a un metro durante toda la experiencia. El agregado de agua se limitó, casi exclusivamente, a compensar las pérdidas por evaporación, ya que ninguno de los estanques mostró signos de escurrimiento.

Las larvas de pejerrey se obtuvieron mediante el desove artificial ("stripping") de reproductores salvajes capturados en el embalse de Río III. Varios machos y hembras fueron utilizados, por lo que se presume la heterogeneidad genética del lote de ovas resultante. No obstante dado que todas ellas fueron incubadas juntas, puede considerarse que dos subconjuntos cualesquiera de ellas lo suficientemente grandes fueron equivalentes. La incubación se realizó en vasos de Chase de la manera usual (Ringuelet, 1943). La siembra de las larvas se realizó tres días después de su eclosión cuando todavía conservaban abundante vitelo. Previamente a la siembra, las larvas fueron contadas directamente en la forma descrita para bagre. La cantidad de larvas sembradas fue la siguiente: E1: 4500; E2: 4722; E3: 8670; E4: 8157; lo que representa "grosso modo" 100 larvas por metro cuadrado para los estanques E1 y E2, y 200 larvas por metro cuadrado para los estanques E3 y E4. Los estanques E5 y E6 se

reservaron como testigos.

La cosecha se realizó el 12/1/1988, para ello los estanques fueron completamente vaciados y todas las larvas contadas antes de ser trasladadas a otros estanques.

Durante los tres meses de duración de la experiencia se realizaron cinco muestreos de peces (27/10; 6/11; 20/11; 11/12/87 y 11/1/88) y seis de zooplancton (las mismas fechas que el muestreo de peces y el 19/10/87 antes de la siembra de las larvas). Los peces se capturaron con una red de copo de aproximadamente 40 centímetros de diámetro de boca. En cada fecha se extrajeron diez ejemplares de cada estanque, los que fueron sacrificados en alcohol 96 antes de su fijación definitiva en formol al diez por ciento. Las muestras de zooplancton se obtuvieron con una trampa de Schindler de 23 litros de capacidad. Cada muestra estuvo constituida por la integración del contenido de dos trampas tomadas en puntos opuestos del estanque. El contenido de las trampas se filtró a través de una red de 58 micrones de abertura de malla y se fijó en formol al cuatro por ciento. Se registró la temperatura, el oxígeno disuelto y el pH.

El 11/12/87 dos grupos de cien larvas cada uno fueron confinados en clausuras (bolsas de polietileno de 50 centímetros de diámetro de boca y 70 de profundidad). Dichas clausuras fueron suspendidas mediante flotadores circulares en los estanques E5 y E6 (sin peces). Ambos grupos estaban formados por aproximadamente 25 larvas de cada uno de los cuatro estanques con peces. Cada tres horas se les suministró un filtrado de zooplancton del estanque que alojaba la respectiva clausura, a fin de mantener

una densidad de presas alta, cuya distribución de tallas fuese la del estanque correspondiente. Al cabo de 18 horas las larvas fueron sacrificadas y fijadas de la manera antedicha.

3.3 ESTIMACION DE LA NUMEROSIDAD DE LOS FECES

La estimación del número de larvas de peces en este tipo de experiencias resulta extremadamente difícil por varios motivos:

- 1) No pueden utilizarse métodos de exterminio, ya que justamente lo que interesa es no modificar la densidad.
- 2) No pueden utilizarse métodos de marcado y recaptura. En primer lugar, porque dado el tamaño de las larvas no es posible utilizar sistemas de marcación convencionales. Podrían utilizarse colorantes, pero en experiencias realizadas con bagre sapo (Zagarese, en preparación) se determinó que a bajas concentraciones no se tiñen y a altas concentraciones resultan nocivos. En dichas experiencias se pudo marcar las larvas alimentándolas con huevos de Artemia y recapturándolas dentro de las dos horas siguientes, pero lamentablemente para el reconocimiento de la marca se requiere disecar las larvas. En segundo lugar, aún disponiendo de una marca adecuada, la tendencia de las larvas de pejerrey a formar cardúmenes densos, viola los supuestos del método.
- 3) No puede utilizarse un esfuerzo de captura constante y referir a este el número de larvas, dado que la selectividad de cualquier arte (especialmente los artes

pasivos que son los mas fáciles de estandarizar), varía drásticamente con la edad de las larvas y por lo tanto la pretensión de mantener constante el esfuerzo no sería mas que una ficción.

- 4) En el caso particular del pejerrey, las larvas son muy sensibles al manipuleo.

Por estos motivos solo se determinó la densidad de las larvas (tanto de bagre sapo como de pejerrey) para los momentos inicial y final de las experiencias.

3.4. PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS EN EL LABORATORIO

3.4.1. CONTENIDOS ESTOMACALES

El largo total de cada pez se midió con una precisión de un milímetro, después de lo cual cada ejemplar fue disecado bajo lupa. El contenido completo de todo el tubo digestivo se transfirió a una cámara de Sedgewick-Rafter de 1 mililitro para su observación microscópica. Los organismos presentes fueron identificados hasta la menor categoría taxonómica que fuera posible (generalmente especie) y contados en su totalidad. En el caso del pejerrey se midieron además 30 individuos de cada una de las especies presa, siempre que estuviesen presentes en cantidad suficiente en los contenidos. Las mediciones se realizaron bajo microscopio con ayuda de un ocular micrométrico (error: $23,8 \mu$).

3.4.2. ZOOPLANCTON

El recuento de las muestras de zooplancton se realizó mediante submuestreo. El número de submuestras se ajustó según la fórmula propuesta por Cassie (1971) de modo de evitar cometer un error superior al diez por ciento. Los crustáceos, con excepción de los estadios naupliares de los copépodos, se contaron bajo microscopio estereoscópico en cámaras de Bogorov de cinco mililitros. En tanto que los rotíferos y los nauplios se contaron bajo microscopio en cámaras de Sedgewick-Rafter de un mililitro. Los submuestreadores utilizados fueron el de Russell para el llenado de la cámara de Bogorov y la pipeta de Hensen-Stempel para la cámara de Sedgewick-Rafter. Todos los organismos presentes en las cámaras fueron identificados (generalmente a nivel específico) y contados. Para la identificación del material se utilizaron principalmente los trabajos de Ringuelet (1958), Ruttner-Kolisko (1974), Voigt y Koste (1978) y Faggi (en prensa). La lista completa de la bibliografía utilizada es demasiado extensa y no se juzgó relevante su inclusión aquí.

3.5. PROCESAMIENTO NUMERICO Y ESTADISTICO

3.5.1. CRECIMIENTO Y ALIMENTACION DE LOS PECES

La tasa de crecimiento (G) se calculó como:

$$G = \frac{\ln LT(t_2) - \ln LT(t_1)}{t_2 - t_1} ;$$

donde LT son los largos totales medidos a los tiempos t1 y t2.

La selección de una presa determinada se estimó mediante el índice lineal de selectividad (Strauss, 1979):

$$L(i) = r(i) - p(i) ;$$

donde $r(i)$ y $p(i)$ son las proporciones de la presa i en el contenido estomacal y el ambiente respectivamente. $L(i)$ toma valores entre -1 y $+1$, correspondiendo los mismos a los máximos rechazo y preferencia respectivamente. Un valor de $L(i)$ igual a cero indica que la presa es consumida en la proporción en que se encuentra en el ambiente. Este índice fue elegido en virtud de sus propiedades estadísticas que permiten calcular la varianza muestral y construir intervalos de confianza (Strauss, 1979, 1982; Ready y Mills, 1985).

Cuando fue preciso comparar el grado de semejanza de la composición porcentual de la dieta de dos grupos diferentes de peces expuestos a la misma disponibilidad de presas, se utilizó el índice de solapamiento alfa (Schoener, 1971):

$$\alpha = 1 - 0,5 \left(\sum |r(i,j) - r(i,k)| \right);$$

donde $r(i,j)$ y $r(i,k)$ son las proporciones en los contenidos estomacales de los grupos de peces j y k respectivamente. El índice varía entre 0 (segregación total) y 1 (solapamiento completo). Valores mayores a 0,7 son considerados biológicamente significativos (Wallace, 1981), sin embargo es dudoso que la expresión "biólogicamente significativo" quiera decir algo.

3.5.2. ESTIMACION DE LA BIOMASA DEL ZOOPLANCTON

A partir de los valores de talla se calculó la talla media de cada especie, lo que permitió a su vez estimar el peso medio utilizando para ello relaciones de largo vs. peso tomadas de la literatura (Dumont et al., 1975; Bottrell et al., 1976; Downing y Rigler, 1984). La biomasa de cada especie se calculó como el producto de su peso medio por su abundancia.

3.5.3. ANALISIS ESTADISTICOS

Para medir el grado de asociación entre dos variables numéricas se utilizaron las técnicas de correlación y regresión, dependiendo de la naturaleza de las variables (Sokal y Rohlf, 1981).

Para evaluar la significación de las diferencias de una variable (p. ej. la biomasa de los distintos grupos del zooplancton o el largo total de los peces) medida en estanques sometidos a diferentes tratamientos, se realizaron análisis de la varianza de doble entrada con mediciones repetidas ("two way ANOVA with repeated measures"). El primer factor en estos análisis de doble entrada fue la densidad de peces (p. ej.: con peces vs. sin peces o sin peces vs. con n peces vs. con 2n peces). El segundo factor fue la fecha de muestro, es decir, el tiempo transcurrido desde la siembra de los peces. La particularidad de este ANOVA con mediciones repetidas es que no presupone que las mediciones sucesivas de un mismo objeto sean independientes entre sí y por lo tanto toma en cuenta efectos de arrastre ("carry over effects") de una fecha de muestreo a la

siguiente (Winer, 1971; Vanni, 1987).

Las distribuciones de talla del zooplancton de distintos estanques o del zooplancton y del contenido estomacal de los peces de un mismo estanque, se compararon utilizando la prueba de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1981) con el objeto de evaluar la significación de las diferencias. Se corrigió el nivel de significación (α) toda vez que se realizaron comparaciones múltiples. Esta corrección vuelve más conservadora a la prueba estadística y por lo tanto resulta más difícil el rechazo de la hipótesis nula de la inexistencia de diferencias entre dos distribuciones.

Con el objeto de estabilizar la varianza muestral, los datos fueron transformados a sus valores logarítmicos toda vez que se utilizó algún procedimiento estadístico paramétrico.

4. RESULTADOS

4.1 CRECIMIENTO, SOBREVIVENCIA Y SELECTIVIDAD ALIMENTARIA DE LAS LARVAS DE BAGRE SAPO (Rhamdia sapo).

Durante la primera experiencia de cría de bagre sapo la temperatura varió entre 17 y 30°C. La sobrevivencia de las larvas al cabo de ocho días fue inferior al seis por ciento, razón por la cual se decidió dar por concluida la experiencia. La causa de la gran mortalidad no se conoce pero se presume que pudo haber derivado de impericia en el manipuleo. A pesar del fracaso de esta experiencia, fue posible rescatar los dos resultados siguientes:

- 1) La dieta estuvo constituida fundamentalmente por organismos bentónicos, principalmente ostrácodos y larvas (ocasionalmente pupas) de quironómidos y no mostró variaciones durante el período de muestreo (tabla 1).
- 2) La cantidad total de zooplancton consumida por día por las larvas fue inferior a 1,6 gramos, lo que representa menos del 3,5 % de la mínima cantidad de zooplancton presente en los estanques durante el período de estudio. Esa cantidad se calculó considerando un peso medio larval de 250 miligramos, una tasa de consumo diario de 25 % del peso de la larva (Amutio et al., 1985; Zagarese y Marinone, 1988) y la proporción de zooplancton en los contenidos estomacales (21,3 %, tabla 2) y suponiendo que no hubiese existido mortalidad durante toda la experiencia. Estos valores son tales que, siendo parte

del conjunto de valores posibles, maximizan la estimación del consumo, lo que permite asegurar que el consumo efectivo fue inferior al calculado. En consecuencia puede considerarse que las larvas se encontraban frente a una disponibilidad de presas prácticamente ilimitada.

Durante la segunda experiencia la temperatura varió entre 16 y 29°C, los valores de pH y Oxígeno disuelto se mantuvieron dentro del rango de tolerancia de los peces (pH entre 6,5 y 9; OD más de 5 ppm). La sobrevivencia de las larvas al cabo de 25 días fue superior al 45 % en los dos estanques. Las ecuaciones de crecimiento fueron:

$$LT = \exp (1,715 + 0,053 t) \quad (r = 0,93; n = 241), \text{ para el estanque E1.}$$

$$LT = \exp (1,748 + 0,050 t) \quad (r = 0,93; n = 239), \text{ para el estanque E2. (LT en mm; t en días)}$$

Durante los primeros dos días la dieta de las larvas estuvo compuesta casi exclusivamente por el alga colonial Eudorina sp. Sin embargo, el análisis del contenido estomacal reveló que la mayor parte de las células se encontraban intactas, conservando en general la estructura colonial y el mucílago. Ni los rotíferos, ni los nauplios de los copépodos fueron consumidos por las larvas de bagre (tabla 3), a pesar de ser de la misma talla que las colonias de Eudorina y de encontrarse en abundancia en el agua (tabla 4). A partir del tercer día el componente animal reemplazó completamente al vegetal en la dieta.

No se observaron ulteriores cambios bruscos en la composición de la dieta. Los valores del índice de selectividad de Strauss (figura 2) no mostraron tendencias definidas (aumento o disminución) para ninguna especie, sino que parecieron oscilar alrededor de un valor medio. La única especie para la cual se observó selectividad positiva durante la mayor parte de la experiencia fue Acanthocyclops robustus. Dado que la composición de la dieta no mostró variaciones importantes a lo largo del tiempo, se presentan además los valores promedios de cada estanque en ambas experiencias (tabla 2).

Los peces muestreados de cada estanque y fecha fueron clasificados en dos grupos de tamaño, según fuesen mayores o menores que lo predicho por las ecuaciones de crecimiento. Ambos grupos fueron luego comparados para determinar si existían diferencias en la composición porcentual de la dieta (sólo fueron tomadas en cuenta aquellas fechas en las que la representación de la presa considerada fuese mayor que el 5 % en alguno de los dos grupos de larvas). La única especie para la cual se detectaron diferencias significativas fue Daphnia parvula que constituyó el 16 % de la dieta del grupo de larvas grandes y sólo el 5 % en el grupo de larvas pequeñas (durante los días 9 a 20 en el estanque E1 y 11 a 20 en el estanque E2). Ambos grupos de larvas fueron también comparados mediante el índice de solapamiento de Schoener (Keast y Eadie, 1985). Los valores medios de este índice fueron de 0,73 y 0,71 para los estanques E1 y E2 respectivamente. No obstante el solapamiento disminuyó durante las fechas en que D. parvula fue abundante.

4.2. EFECTO DE LA PREDACION DE LAS LARVAS DE BAGRE SAPO SOBRE EL ZOOPLANCTON

Dado que los rotíferos no fueron consumidos por las larvas de bagre, la predación por los peces no pudo haber ejercido un efecto directo sobre ellos. Por otra parte, entre los crustáceos resultó útil distinguir dos grupos:

- 1) Acanthocyclops robustus, que fue el único carnívoro presente y la única especie para la cual se observaron valores del índice de selectividad positivos.
- 2) Los macroherbívoros (cladóceros y copépodos calanoideos).

Los tres grupos del zooplankton mostraron diferencias significativas (ANOVA de doble entrada con mediciones repetidas) debidas a la fecha de muestreo (D) y a la interacción de la presencia de peces y la fecha de nuestro (P x D). Pero sólo A. robustus mostró diferencias debidas a la presencia o ausencia de peces (P) como único factor (tabla 5). En el caso de A. robustus estas diferencias se debieron a una disminución de su biomasa en los estanques con peces (E1 y E2) que no se produjo en los estanques testigos (E3 y E4). Por el contrario los rotíferos mostraron un aumento de su biomasa en los estanques con peces. La situación de los macroherbívoros fue menos clara: los estanques con peces y sin ellos parecen mostrar patrones temporales diferentes, pero su relación con la presencia o ausencia de peces no resulta evidente (figura 3).

La distribuciones de talla de los macroherbívoros (figura 4)

se compararon mediante la prueba de dos muestras de Kolmogorov-Smirnov. Para cada fecha de muestreo se compararon los seis posibles pares de estanques. Sólo en la última fecha de muestreo se detectaron diferencias significativas consistentes con los resultados esperados (tabla 6), es decir que la talla fuera menor en los estanques E1 y E2 (con peces).

No fue posible detectar diferencias entre los estanques con peces y sin ellos en cuanto a la dinámica de las tres especies principales de macroherbívoros. Moina micrura mostró un comportamiento similar en los cuatro estanques: fue abundante al comienzo de la experiencia y luego disminuyó. Daphnia parvula y D. laevis (en el estanque 1) presentaron un máximo de abundancia hacia la mitad de la experiencia en dos de los estanques con peces y en uno de los testigos (figura 5).

La biomasa de los rotíferos correlacionó negativa y significativamente con algunas variables de A. robustus (biomasa de adultos + copepoditos, biomasa de nauplios, peso medio de adultos + copepoditos). Pero no se detectaron correlaciones significativas con la abundancia de A. robustus, ni con ninguna de las variables de los macroherbívoros (biomasa, abundancia y peso medio) (tabla 7).

4.3. CRECIMIENTO, SOBREVIVENCIA Y SELECTIVIDAD ALIMENTARIA DE LAS LARVAS DE PEJERREY (Odontesthes bonariensis)

Durante la experiencia de cría de pejerrey los valores de temperatura registrados oscilaron entre 16 y 27°C, las mediciones de pH y Oxígeno disuelto estuvieron siempre comprendidas dentro de

los rangos de tolerancia de los peces. La sobrevivencia de las larvas fue mayor en los estanques con menor densidad de siembra (tabla 8). Un ANOVA de doble entrada con mediciones repetidas realizado sobre los largos totales medios de las larvas reveló diferencias significativas debidas a la densidad de siembra (F) como único factor y a la interacción de la densidad de siembra y la edad de las larvas (D x F). Como era de esperar, también se hallaron diferencias significativas debidas a la edad de las larvas (D) como único factor (tabla 9). Sin embargo los largos totales finales de las larvas de ambos tratamientos no fueron significativamente diferentes.

El número total de larvas cosechadas y sus pesos medios no mostraron diferencias claras en relación a la densidad inicial si se considera los promedios de los dos estanques de igual tratamiento. Pero el máximo número cosechado y el mayor peso medio se obtuvieron en uno de los estanques sembrados a menor densidad (tabla 8).

Al comienzo de la experiencia la tasa de crecimiento (G) de las larvas fue aproximadamente la misma en los cuatro estanques. Con el transcurso de la experiencia la tasa de crecimiento disminuyó en todos los estanques, pero de manera más acentuada en los estanques E3 y E4 (mayor densidad de siembra). Hacia las últimas fechas se observó un leve aumento de la tasa de crecimiento, el cual también fue más notable en los estanques E3 y E4 (figura 6).

La regresión entre la tasa de crecimiento y la recíproca de la edad de las larvas ($1/t$) resultó altamente significativa:

$$G = -3,4030039 \text{ E-}05 + 0,63591333 (1/t); (r = 0,96; n = 20)$$

La dieta de las larvas de pejerrey estuvo constituida principalmente de presas planctónicas (tabla 10). Se observó una ampliación gradual del espectro de tallas consumidas por las larvas con el transcurso del tiempo. Al comienzo de la experiencia la mayor presa consumida no superó los 900 micrones (E4), siendo su talla generalmente inferior a los 600 micrones (E1, E2 y E3), a pesar de que se encontraban disponibles presas de hasta 1800 micrones. Hacia el final de la experiencia las larvas fueron capaces de consumir presas de hasta 1800 micrones (E2) aún cuando su densidad era tan baja que no aparecieron representadas en las muestras de zooplancton. Al contrario de lo ocurrido con el tamaño máximo de presa, el tamaño mínimo de presa no se modificó a lo largo de toda la experiencia (figura 7).

Al comparar la distribución de tallas del zooplancton (considerando todos los grupos) con la de los contenidos estomacales se suelen observar diferencias significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov) que con una sola excepción se debieron a que la talla media consumida era mayor que la de las presas en el ambiente (tabla 11). No se pudo detectar en ningún caso la existencia de diferencias significativas entre las distribuciones de talla consumidas y disponibles en el ambiente cuando se consideró sólo a los cladóceros (tabla 12 y figura 8)

Cuando estas mismas comparaciones se realizaron entre las

distribuciones de tallas del zooplancton de los estanques E5 y E6 y las de los contenidos estomacales de las larvas que se transfirieron a las clausuras en dichos estanques se observó que la talla máxima de presa consumida por las larvas fue de 1700 micrones aún cuando la distribución de tallas de las presas disponibles se extendía hasta los 2500 micrones (figura 7). Se observó además que en el estanque E6, donde la talla del zooplancton era menor, su talla media fue significativamente mayor en los contenidos que en el ambiente. Pero en el estanque E5, donde la talla del zooplancton era mayor, su talla media fue significativamente mayor en el ambiente que en los contenidos. Tampoco se observaron en estos casos diferencias significativas entre las distribuciones de tallas ofrecida y consumida cuando sólo se consideró a los cladóceros (tablas 11 y 12 y figuras 7 y 8).

La selectividad por las distintas especies de presa estimada mediante el índice lineal de Strauss ($L(i)$) mostró diferencias importantes entre los distintos estanques para una misma fecha de muestreo y entre fechas de muestreo para un mismo estanque. Para ordenar mejor los resultados se procedió de la siguiente manera: se consideraron sólo las especies (o taxones) que hubiesen contribuido en más del cinco por ciento a la composición del contenido estomacal de las larvas en al menos una oportunidad en algún estanque. De este grupo se consideraron sólo aquellas especies para las cuales se hubiese detectado selectividad significativamente mayor que cero (se considero que el valor de $L(i)$ era significativo toda vez que fuese mayor al doble de su desvío standard). Los resultados se presentan en la tabla 13. Puede observarse que los cladóceros (Alona y Ceriodaphnia) fueron

significativamente seleccionados en las fechas en que se encontraban en mayor abundancia (p. ej.: más de 5,9 individuos de Alona por litro y 38,5 individuos de Ceriodaphnia por litro). Los ostrácodos fueron seleccionados en tres oportunidades, pero no se observó una relación entre la selectividad y la abundancia. Los rotíferos y los nauplios de A. robustus fueron positivamente seleccionados sólo en algunas ocasiones en las cuales ninguna otra especie era seleccionada. Los estadios copepoditos y adultos de los copépodos no fueron positivamente seleccionados en ninguna oportunidad.

4.4. EFECTO DE LA PREDACION DE LAS LARVAS DE PEJERREY SOBRE EL ZOOPLANCTON

En la tabla 14 se presentan las abundancias de las distintas especies presas durante el período de muestreo. En los estanques con peces se produjo una disminución de la biomasa de los crustáceos que no se observó en los testigos (E5 y E6). Dicha disminución fue más acentuada en los estanques con mayor densidad de siembra (E3 y E4). No obstante estos estanques mostraron una recuperación de su biomasa que comenzó antes que en los estanques con menor densidad de peces (E1 y E2). Hacia el final de la experiencia los valores de los cuatro estanques con peces fueron similares (Figura 9). Los análisis de la varianza de doble entrada con mediciones repetidas realizadas sobre las biomásas de cladóceros y de A. robustus y Notodiaptomus incompositus revelaron en todos los casos la existencia de diferencias significativas debidas a la densidad de siembra (P), la fecha de muestreo (D) y la interacción entre ambos factores (F x P) (tabla 15).

El patrón de variación de la biomasa de los rotíferos (figura 10) fue mucho menos claro. Lo único evidente es una disminución drástica en los estanques testigos (E5 y E6) hasta alcanzar valores cercanos a cero hacia la mitad de la experiencia, seguida de un fuerte incremento en la última fecha de muestreo. Cuando estos valores fueron sometidos a un ANOVA, no se detectaron diferencias significativas debidas a la densidad de siembra (P), pero si a la interacción de la densidad de siembra y la fecha de muestreo (P x D) (tabla 15).

Las distribuciones de talla tanto de los cladóceros, como del total del zooplancton, mostraron un desplazamiento hacia los tamaños menores en los cuatro estanques con peces, en tanto que en los estanques testigos los mismos grupos ampliaron su espectro de tallas (figuras 7 y 8).

5. DISCUSION

5.1. HIPOTESIS DE LA PREDACION SELECTIVA POR TAMAÑO

Poner a prueba la hipótesis de predación selectiva por tamaño requiere responder a dos preguntas:

- a) ¿Los peces en cuestión consumen selectivamente las presas de mayor tamaño?
- b) ¿La talla del zooplancton se reduce como consecuencia de la presencia de peces?

Según la respuesta que se dé a cada una de tales preguntas es posible diferenciar cuatro casos:

- 1) Una respuesta afirmativa a ambas preguntas indica que los resultados concuerdan con la hipótesis, es decir que los peces predan selectivamente sobre las presas de mayor tamaño y (como consecuencia) la talla del zooplancton se reduce.
- 2) Contestar afirmativamente a la primera pregunta y negativamente a la segunda equivale a decir que la predación selectiva por los peces (a) no es condición suficiente para que se reduzca la talla del zooplancton (b). En general se considera que (a) no es condición suficiente de (b); por ejemplo: Brooks y Dodson (1965) observaron que la talla del zooplancton no disminuyó después de la introducción de Alosa pseudoharengus en los

Grandes Lagos, a pesar de aceptar que dicho pez se alimenta selectivamente de las presas de mayor tamaño. Sin embargo, otros autores más convencidos de la validez de la hipótesis que sus propios proponentes aceptan que (a) es una condición suficiente de (b); por ejemplo: Post y Mc Queen (1987) al no detectar diferencias en la distribución de tallas del zooplancton antes y después de la introducción de larvas de perca amarilla (Perca flavescens) en clausuras, concluyen que la predación por los peces no fue selectiva por tamaño, sino que el plancton había sido consumido en la proporción en la que se encontraba en el ambiente.

- 3) Responder negativamente a ambas preguntas implica que la hipótesis no es aplicable a los peces en cuestión y por lo tanto se restringe su dominio de aplicación.
- 4) Contestar negativamente a la primera pregunta y afirmativamente a la segunda no sólo implica que la hipótesis no es aplicable al caso particular, sino que equivale a afirmar que la predación selectiva por los peces (a) no es condición necesaria para que se reduzca la talla del zooplancton (b). Los investigadores del tema aceptan casi unánimemente que (a) es condición necesaria de (b); por ejemplo: es ya casi un lugar común en la literatura que a partir de la observación de la disminución (aumento) de la talla del zooplancton después de la introducción (eliminación) de peces, se concluya que estos deben haber ejercido una predación selectiva por tamaño, sin tener datos de los contenidos estomacales

(Brooks y Dodson, 1965; Reif y Tapa, 1966; Lanestedt, 1984; Post y Mc Queen, 1987). La opinión contraria es mucho menos frecuente. Lynch (1979), Hurlbert y Mulla (1981) y Ranta y Nuutinen (1984) sostienen que un incremento de la predación sobre todas las clases de tamaño o sobre las presas de talla intermedia, también reduciría la talla del zooplancton al disminuir la probabilidad de que un individuo alcance una gran talla o como resultado de la correlación entre el tamaño corporal y la tasa de crecimiento potencial de las poblaciones. Lamentablemente, los mencionados autores no presentan evidencias o bien estas son sólo circunstanciales.

En las páginas que siguen se presentan ejemplos de los casos 3 y 4.

5.2. LARVAS DE BAGRES SAPO: ¿PREDACION SELECTIVA POR TAMAÑO O PREDACION SELECTIVA POR ESPECIE?

5.2.1. SELECTIVIDAD ALIMENTARIA

Las larvas de bagre sapo son de hábitos bentónicos. Se las puede observar recorrer las paredes y el fondo de los estanques en forma solitaria. Jamás forman cardúmenes y sólo excepcionalmente se las ha visto nadar en superficie lejos del sustrato.

La composición de la dieta de las larvas es un reflejo de sus hábitos: los organismos bentónicos (ostrácodos y quironómidos) constituyen una fracción importante del contenido

estomacal. Sin embargo, no resulta sencillo determinar si las larvas prefieren las presas bentónicas a las planctónicas: todos los índices de selectividad (vease Lazzaro, 1987) comparan la proporción en el contenido estomacal de una presa determinada con una medida de la disponibilidad relativa de dicha presa en el ambiente. Cuando todas las presas pertenecen a la misma comunidad (v. g. plancton o bentos) la disponibilidad se considera igual a su abundancia relativa, pero esto no es posible cuando las presas pertenecen a diferentes comunidades.

Una manera indirecta de evaluar la selectividad por presas que pertenecen a diferentes comunidades consiste en comparar la composición de la dieta bajo distintas condiciones de abundancia absoluta de alimento. Ivlev (1961) fue uno de los primeros en observar que la selectividad por las presas preferidas aumenta al aumentar la cantidad total de alimento, lo cual concuerda además con las predicciones de la teoría de forrajeo óptimo (Mc Arthur, 1972; Werner y Hall, 1974; Charnov, 1976; O'Brien et al., 1976; Pyke et al., 1977; Gardner, 1981). Si se acepta que el número de organismos bentónicos al comienzo de las dos experiencias realizadas con bagre sapo haya sido similar, debido a las diferentes densidades de siembra (12 y 375 larvas por metro cuadrado en la primera y segunda experiencia respectivamente) la disponibilidad "per capita" de las presas bentónicas fue mucho mayor en la primera experiencia, en la cual la proporción relativa de dichas presas en los contenidos estomacales también fue mucho mayor. Por lo tanto, puede presumirse que las larvas prefieren las presas bentónicas, pero que cuando la disponibilidad de estas disminuye las larvas aceptan las presas planctónicas. Esto mismo fue observado por Bonneau et al. (1972)

para el bagre del canal (Ictalurus punctatus) que se alimenta principalmente de ostrácodos cuando estos son abundantes, pasando a alimentarse de zooplancton (Alona, Bosmina y Cyclops) cuando disminuye el número de ostrácodos.

Durante los dos primeros días de cría (en adelante sólo se discuten los resultados de la segunda experiencia) la dieta estuvo constituida casi exclusivamente por el alga colonial Eudorina sp., pero a partir del tercer día, las larvas comenzaron a alimentarse de presas animales únicamente y desde entonces no mostraron dificultad en capturar presas grandes (larvas de quironómidos, Daphnia parvula) o muy móviles (copépodos), pero ni los rotíferos ni los nauplios de los copépodos fueron consumidos.

Por otra parte, la ausencia de tendencias definidas (crecientes o decrecientes) a lo largo del tiempo de los valores de selectividad, indica que no existieron diferencias en la composición de la dieta atribuibles a la edad (desarrollo) de las larvas. Desde luego el diseño de este tipo de experiencias no permite ser categórico a este respecto ya que el espectro de presas potencialmente disponibles para las larvas varió constantemente. Este inconveniente puede ser superado en parte a través de un examen cuidadoso de la figura 2, donde puede observarse que los valores de selectividad para una especie dada oscilan alrededor de los mismos valores en ambos estanques, aún cuando la evolución temporal de la abundancia de dicha especie fue distinta según el estanque. En otras palabras, no parece que la selectividad varíe demasiado con la oferta.

Tampoco se observaron diferencias en la composición porcentual de la dieta que pudieran deberse a diferencias de tamaño entre larvas de la misma edad (con la posible excepción de Daphnia parvula que fue consumida en proporción ligeramente superior por el grupo de larvas grandes). Por otra parte, los valores promedio del índice de solapamiento fueron altos en promedio (Wallace, 1981), aún cuando se nota una disminución en las fechas en que D. parvula fue abundante en el agua.

El aspecto más destacable de la alimentación de las larvas de bagre sapo fue su preferencia por Acanthocyclops robustus. Esta especie es relativamente pequeña, mucho menor, por ejemplo, a la dos especies de Daphnia. Al comienzo de la experiencia las larvas se alimentaron de adultos y copepoditos avanzados, pero hacia el final la talla media disminuyó y las larvas continuaron consumiendo selectivamente los primeros estadios copepoditos cuya talla era aún menor (entre 250 y 650 micrones) a pesar de encontrarse disponibles presas de hasta 1900 micrones. Las larvas de bagre no mostraron dificultad para capturar desde un comienzo presas mucho mayores, como larvas y pupas de quironómidos y Daphnia. Por lo tanto de acuerdo con los modelos de predación (vease la Introducción) A. robustus debería haber contribuído a la dieta de las larvas en una proporción mucho menor. Por otra parte, la capacidad de evasión de los copépodos (considerada generalmente muy superior a la de los cladóceros) debería haber redundado también en una menor preferencia por A. robustus.

Diversos motivos pueden haber sido responsables de la preferencia de las larvas por A. robustus:

- 1) Dicha especie fue abundante durante la mayor parte de la experiencia y es un hecho conocido que los peces pueden consumir selectivamente las presas más abundantes (Ivlev, 1961; Bonneau et al., 1972). Sin embargo, A. robustus fue preferido aún en aquellas fechas en las cuales otras especies de mayor tamaño eran más abundantes.
- 2) Hansen y Wahl (1981) han sugerido que la experiencia de los peces puede influir significativamente sobre la selección de las presas aumentando la eficacia de captura de aquellas presas con las que se hallan más familiarizados (Ware, 1971) y de este modo algunas presas pequeñas pueden continuar siendo seleccionadas aún cuando otras de mayor tamaño se hayan vuelto más abundantes. No obstante, Mills et al. (1987 b) trabajando con larvas de perca amarilla no hallaron ninguna relación entre la selección de presas y el entrenamiento previo.
- 3) Mills et al. (1987 b) sugieren la existencia de alguna clase de preferencia innata por un tipo particular de presa.

Cualquiera que haya sido la verdadera causa de la preferencia de las larvas por A. robustus, lo que resulta evidente es que tal selectividad no puede ser explicada por la hipótesis de predación selectiva por tamaño, sino por algún tipo

de predación selectiva por especie. A pesar de que la preferencia por los ciclopoideos no es la regla entre los peces de agua dulce, varios autores han informado casos similares en otras especies de peces (Applegate, 1981; Raisenen y Applegate, 1983; Rajasilta y Vuorinem, 1983; Naesje et al., 1987).

Resumiendo puede decirse que:

- 1) Las larvas de bagre sapo son planctófagas facultativas con una preferencia por las presas bentónicas.
- 2) La predación de las larvas de bagre sapo no es la que cabría esperar bajo los supuestos de la hipótesis de predación selectiva por tamaño, por el contrario, existe una fuerte selectividad por especie.
- 3) La selectividad por A. robustus se mantuvo aún después de la disminución de su abundancia, lo cual indica que las larvas de bagre sapo son relativamente poco oportunistas.
- 4) Dado que la selectividad no mostró diferencias de acuerdo con la edad o el tamaño de las larvas de bagre sapo, puede considerarse que el efecto de la predación sobre el zooplancton fue cualitativamente el mismo durante toda la experiencia.

Seguidamente se analizan los efectos de la predación selectiva por especie de las larvas de bagre sapo sobre el zooplancton.

casi siempre una biomasa inferior a la de los estanques testigos, lo cual en el ANOVA anterior, se traduciría como diferencias significativas debidas a la presencia-ausencia de peces (F) como único factor. Tales diferencias se verificaron para A. robustus, pero no para los macroherbívoros. En el caso de A. robustus, las diferencias estribaron en la disminución de su biomasa hacia el final de la experiencia, a causa de la predación por las larvas de bagre. Esta especie no sólo fue la única presa seleccionada, sino también la más consumida por las larvas.

La evolución temporal de la biomasa de los macroherbívoros mostró patrones diferentes en los estanques con peces y en los controles; sin embargo, no resulta obvia la relación entre dichos patrones y la presencia o ausencia de peces. La biomasa de los macroherbívoros en los estanques con peces fue aproximadamente la misma al comienzo y al final de la experiencia. No obstante, esta no mantuvo un nivel constante durante todo el período, sino que mostró un máximo en una fecha intermedia. En los estanques controles la biomasa de este grupo disminuyó en forma monótona durante los primeros 20 días y recién mostró un aumento en la última fecha de muestreo.

No fue posible detectar efectos de la predación por las larvas sobre la dinámica de las tres especies principales de macroherbívoros. Moina micrura mostró un comportamiento similar en los cuatro estanques: fue abundante al comienzo de la experiencia y luego disminuyó. Este comportamiento ya había sido observado en experimentos anteriores (Zagarese, datos inéditos) y concuerda con los resultados obtenidos por Smith y Cooper (1982) quienes hallaron que M. micrura muestra altas tasas de

crecimiento en cultivos puros, pero que su crecimiento es inhibido por la presencia de Daphnia o Ceriodaphnia. Daphnia parvula y D. laevis (en el estanque 1) mostraron el mismo comportamiento en los dos estanques con peces y en uno de los testigos: presentaron un máximo de abundancia alrededor de la mitad de la experiencia y una posterior disminución. Podría sospecharse que tal disminución se debiera a la predación por las larvas de bagre, ya que la cantidad de Daphnia en el contenido estomacal aumentó durante las fechas en que esta especie fue abundante, si bien la selectividad se mantuvo siempre cercana a cero. No obstante, el hecho de que un estanque testigo haya mostrado el mismo comportamiento parecería indicar que el colapso de las poblaciones de Daphnia se debió a razones distintas a la predación por los peces.

A pesar de que en la última fecha de muestreo la talla de los macroherbívoros resultó significativamente inferior en ambos estanques con peces respecto de los testigos, no resulta claro que esto se deba a la predación de las larvas. En primer lugar, las distribuciones de talla en los estanques con peces no resultaron significativamente diferentes al comienzo y al final de la experiencia, lo que impide afirmar que los peces hayan reducido la talla media de los macroherbívoros. En segundo lugar, 14 de las 30 comparaciones (tabla 6) resultaron significativas, lo cual es llamativo ya que la corrección del nivel de significación (α) realizada para poder efectuar comparaciones múltiples, convierte al test de Kolmogorov-Smirnov en una prueba muy conservadora. Por otra parte, las diferencias encontradas lo fueron tanto entre estanques con distintos tratamientos (presencia o ausencia de peces) como entre estanques con el mismo

tratamiento. Estos resultados indican que las tallas del zooplancton de dos estanques cualesquiera tienen una alta probabilidad de ser diferentes. Finalmente, el hecho de que en la última fecha de muestreo los macroherbívoros de los estanques con peces tuvieran una talla menor que la de los controles no parece ser en absoluto la culminación de una tendencia, como ocurriría si el efecto de los peces fuese gradual. Por el contrario, en la fecha anterior la talla de los macroherbívoros en uno de los controles fue significativamente inferior a la de los estanques con peces y lo mismo ocurrió con el otro control el 30/10. En consecuencia, todo parece indicar que, o bien la distribución de talla de los macroherbívoros no estuvo determinada por la predación por las larvas de bagre o bien que los efectos de dicha predación sólo comenzaron a partir de algún momento intermedio entre las dos últimas fechas de muestreo.

Los rotíferos, que no fueron tenidos en cuenta como presas, mostraron un aumento significativo de su biomasa en los estanques con peces. Cabría preguntarse entonces, si tal aumento podría atribuirse a las variaciones de los otros dos grupos del zooplancton, ya sea que estas se debieran o no a la predación de los peces. La biomasa de los rotíferos mostró una correlación inversa significativa con la biomasa de A. robustus, tanto de adultos y copepoditos, como de nauplios. También se observó una correlación inversa con la talla media de los adultos y copepoditos de A. robustus. Pero no se observó correlación alguna con las variables de los macroherbívoros (biomasa, talla media y abundancia). Esto parece indicar que el aumento de la biomasa de los rotíferos se debió a la disminución de las poblaciones de A. robustus en los estanques con peces y que fue por lo tanto, un

efecto indirecto de la predación por las larvas de bagre. A. robustus puede limitar el crecimiento de las poblaciones de los rotíferos a través de la predación ejercida por los adultos y copepoditos (Brandl y Fernando, 1981; Williamson, 1983) o bien a través de la competencia por el alimento con los estadios naupliares.

Resumiendo:

- 1) La distribución de tallas de los macroherbívoros no resultó afectada de manera apreciable por la predación de las larvas de bagre.
- 2) La predación de las larvas de bagre provocó la disminución de las poblaciones de A. robustus, una especie relativamente pequeña. Pero no se observó un efecto comparable sobre las especies de mayor talla.
- 3) El aumento de las poblaciones de los rotíferos se debió probablemente a la disminución de A. robustus y sería por lo tanto, un efecto indirecto de la predación de las larvas de bagre sapo.

Se concluye que los efectos provocados por la predación de las larvas de bagre sapo no son los predichos por la hipótesis de predación selectiva por tamaño.

Es una creencia general que los peces no pueden ejercer una predación selectiva por especie capaz de reducir la biomasa de una especie determinada en relación a la de otras (Vanni, 1987).

Sin embargo, bajo ciertas circunstancias, los peces no sólo parecen capaces de ejercer una predación selectiva por especie, sino que además cuando este tipo de predación recae sobre una especie clave, como en el presente caso, toda la estructura de la comunidad zooplanctónica puede ser afectada, pasando, por ejemplo, de una comunidad dominada casi exclusivamente por crustáceos a otra dominada por rotíferos.

5.3. LARVAS DE PEJERREY: ¿DONDE FUERON LAS DAPHNIAS QUE NADIE CAPTURÓ?

5.3.1. SELECTIVIDAD ALIMENTARIA

Las larvas de pejerrey son de hábitos planctónicos, siempre se las pudo observar nadando en superficie o a media agua y formando densos cardúmenes.

También en este caso, la composición de la dieta se corresponde con los hábitos de las larvas: el zooplancton constituyó la fracción más importante de los contenidos estomacales. Otros organismos, generalmente considerados bentónicos, como los ostrácodos y las larvas de los quironómidos también fueron consumidos en cantidades importantes; sin embargo existen razones para suponer que tales organismos fueron capturados en la columna de agua y no cerca del fondo o las paredes:

- 1) Ambos grupos estuvieron bien representados en las muestras de plancton en varias oportunidades, lo cual prueba que se encontraban disponibles como presas en la columna de agua.
- 2) Si las larvas se hubiesen alimentado de organismos del fondo o de las paredes, la composición de la dieta debería haber incluido una mayor proporción de estos organismos en comparación con su proporción en las muestras de zooplancton, dando como resultado una selectividad aparente (artefacto). Sin embargo jamás se observó

selectividad por las larvas de quironómidos y sólo en 3 de 20 oportunidades se observó selectividad por los ostrácodos, en dos de las cuales su abundancia en el agua era relativamente alta.

Las larvas de pejerrey prefirieron los cladóceros. Alona, Ceriodaphnia y Chydorus fueron consumidos selectivamente toda vez que su abundancia superó cierto valor (diferente según la especie). Los ostrácodos, como ya se acotó, fueron seleccionados en tres oportunidades, pero la relación entre la selectividad y la abundancia no es clara: en dos de las tres oportunidades en que fueron seleccionados también fueron abundantes en el agua, pero en la tercera no y en una oportunidad en que fueron abundantes no fueron seleccionados. Otro tanto ocurrió con los rotíferos y nauplios de los ciclopoideos, para los cuales no se encontró ninguna relación entre la selectividad y la abundancia. Los copepoditos y adultos de los ciclopoideos y calanoideos no fueron seleccionados jamás a pesar de encontrarse en ocasiones en grandes cantidades en el agua. Tampoco fueron seleccionados negativamente, lo que indica que las larvas no los rechazaban. Probablemente los copépodos sean presas apetecibles desde el punto de vista de su tamaño, pero su mayor capacidad de escape evita que puedan ser capturados selectivamente (Drenner y Mc Comas, 1980; Drenner et al., 1982).

En general, las larvas mostraron selectividad por una sola especie a la vez. En los tres casos en los que dos especies fueron preferidas simultáneamente, se trató de dos especies similares o bien dos cladóceros o bien dos rotíferos o bien Alona y ostrácodos que, como presas, no parecen demasiado

diferentes. Por otra parte si se suma el porcentaje de las especies que contribuyeron en más del cinco por ciento a la composición de la dieta de las larvas para cada estanque y fecha de muestreo por separado, se observa en general que unas pocas especies (4 o 5) constituyen siempre más del 80 por ciento del contenido (generalmente más del 90 por ciento), pero que el porcentaje sumado de esas mismas especies en el agua es siempre (con una única excepción) mucho menor. Como ejemplo extremo considérese el estanque E1 en la última fecha de muestreo (tabla 16) donde el porcentaje sumado de cinco especies (o taxones) fue de 95 por ciento en los contenidos estomacales y de 8,5 por ciento en las muestras de zooplancton. Este resultado indica que las larvas de pejerrey pueden ser altamente selectivas y altamente oportunistas, ya que el conjunto de especies seleccionadas varía mucho de un estanque a otro y de una fecha de muestreo a la siguiente.

El espectro de tamaño de presas consumidas por las larvas de pejerrey se amplió con la edad de las mismas. Al comienzo de la experiencia (27/10) la mayor presa consumida no superó en ningún estanque los 900 micrones (E4), siendo generalmente inferior a los 600 micrones (E1, E2 y E3) a pesar de que se encontraban dispónibles presas de hasta 1800 micrones. Inversamente al final de la experiencia las larvas fueron capaces de consumir presas de hasta 1800 micrones (E2), aún cuando su densidad era tan baja que no aparecieron representadas en las muestras de zooplancton. Al contrario de lo ocurrido con el tamaño máximo de presa, el mínimo tamaño de presa no se modificó a lo largo de toda la experiencia. Esto sugiere que existe una limitación en cuanto al tamaño de presa (probablemente la apertura bucal), que varía según la edad

(o el tamaño) de las larvas, pero que por debajo de cierto valor límite, las larvas son capaces de capturar todo el rango de tamaño de presas disponibles.

A pesar de encontrarse limitadas en el tamaño máximo de presa, las larvas mostraron a menudo y desde un comienzo, diferencias significativas entre las tallas de las presas ingeridas y las de aquellas potencialmente disponibles. Dichas diferencias se debieron, con una única excepción, a que las presas ingeridas eran en promedio mayores que las disponibles. Esto sugiere que, dentro del rango de tamaño impuesto por limitaciones anatómicas, las larvas seleccionaron las presas mayores, de tal suerte que la talla media de las presas consumidas puede resultar significativamente mayor que la de las presas disponibles, con tal que esta última fuese inferior a la talla máxima capturable.

Como ya se ha dicho, al comienzo de la experiencia la predación por las larvas no recayó sobre las presas de mayor tamaño, sino sobre las presas de tamaño intermedio y pequeño. Por el contrario al final de la experiencia, las larvas consumieron selectivamente las mayores presas disponibles. Paralelamente, con el transcurso de la experiencia la distribución de tallas de las presas en los estanques sufrió un desplazamiento hacia los tamaños menores. Uno podría preguntarse entonces, cuál hubiera sido la selectividad por talla si las larvas se hubiesen hallado permanentemente frente a una comunidad de presas de mayor tamaño, como por ejemplo la de los estanques testigos (E5 y E6). Los contenidos estomacales de las larvas transferidas a clausuras suspendidas en los estanques testigos, indican que dos meses

después de la siembra, las larvas continuaban siendo incapaces de consumir presas mayores de 1700 micrones, aún cuando la distribución de presas se extendía hasta los 2500 micrones. Dicho en otras palabras, si la distribución de tallas del zooplancton no se hubiese modificado, la predación de las larvas hubiese recaído siempre sobre los tamaños intermedios. La selectividad por los tamaños mayores observada al final de la experiencia es un artefacto que se debe a la disminución de la talla del zooplancton.

Los cladóceros merecen una mención aparte. En ningún caso se observaron diferencias significativas entre las distribuciones de tallas en el ambiente y en los contenidos estomacales. Como regla general el rango de tallas en los contenidos estomacales fue más estrecho que en el ambiente.

Resumiendo:

- 1) Las larvas de pejerrey son probablemente planctófagas estrictas. Si bien su dieta incluye ostrácodos y quironómidos, estos son capturados en la columna de agua.
- 2) La predación de las larvas de pejerrey no es la que cabría esperar bajo los supuestos de la hipótesis de predación selectiva por tamaño. Por el contrario, las larvas consumen selectivamente las presas de tamaños intermedios.
- 3) Las especies seleccionadas varían mucho según el estanque y la fecha de muestreo. En el caso de los cladóceros la

selectividad parece estar relacionada directamente con la abundancia de las presas, lo que indicaría que las larvas de pejerrey son relativamente oportunistas.

5.3.2. EFECTO DE LA PREDACION DE LAS LARVAS DE PEJERREY SOBRE EL ZOOPLANCTON

La presencia de las larvas de pejerrey provocó la disminución de la biomasa de todos los grupos de crustáceos (cladóceros, ciclopoideos y calanoideos). En todos estos casos, la disminución se produjo antes en los estanques sembrados con mayor densidad de peces (E3 y E4). La biomasa de los crustáceos en los estanques controles (E5 y E6) no sólo no disminuyó, sino que la de algunos grupos aumento.

La biomasa de los rotíferos mostró importantes variaciones a lo largo del tiempo en los estanques con peces, pero no mostró una tendencia definida. En los estanques controles su biomasa disminuyó drásticamente y sólo se recuperó en parte en la última fecha de muestreo. La disminución inicial en los estanques controles podría deberse a la superioridad competitiva de los crustáceos, pero en ese caso no resulta evidente la causa de su recuperación en la última fecha. Es poco probable que la temperatura pueda haber sido responsable del aumento de la biomasa de los rotíferos en los estanques controles en la última fecha, ya que en los estanques con peces (sometidos al mismo régimen térmico) no se observó esa tendencia.

El número de las especies de crustáceos disminuyó como consecuencia de la presencia de peces, en tanto que el número de las especies de rotíferos aumentó. En los estanques controles se observó lo contrario. La especie de mayor tamaño, Daphnia similis, se extinguió en todos los estanques con peces. En las últimas fechas en las que dicha especie estuvo presente, los

escasos individuos encontrados fueron siempre adultos de gran tamaño (> 2000 micrones).

La talla del zooplanton disminuyó en forma drástica en los estanques con peces, a pesar de que se presume que las larvas no hubiesen seleccionado las presas de gran tamaño en el caso de haberse hallado presentes. La talla de los cladóceros también disminuyó en forma drástica en los estanques con peces, a pesar de que jamás se pudo detectar selectividad por las presas mayores, no sólo respecto de las que pudieran haber estado presentes, sino también respecto de las que efectivamente lo estuvieron.

En síntesis:

- 1) Los cambios experimentados por el zooplancton en presencia de las larvas de pejerrey fueron exactamente los predichos por la hipótesis de predación selectiva por tamaño.
- 2) Dado que las larvas de pejerrey no consumieron selectivamente las presas de mayor tamaño se concluye:
 - i) La hipótesis de predación selectiva por tamaño no es aplicable al caso de las larvas de pejerrey.
 - ii) La predación selectiva ejercida por los peces no es una condición necesaria para que se reduzca la talla del zooplancton.

Esta es la primera vez que se presentan evidencias que apoyan la idea de que no es necesario suponer que los peces se alimentan selectivamente de las presas mayores para explicar la disminución que generalmente se observa de la talla del zooplancton (otros autores lo habían sugerido sin aportar datos). Sin embargo, los resultados en sí mismos no son novedosos. Varios autores han presentado evidencias de que las larvas de los peces consumen selectivamente las presas de tamaño pequeño o intermedio en vez de las mayores (Wong y Ward, 1972; Hansen y Wahl, 1981; Mills y Forney, 1983; Raisanen y Applegate, 1983; Mills et al., 1984; 1986; Weatherley, 1987). Por otra parte, es un hecho bien documentado, el que la eclosión de las larvas de peces en los meses de primavera provoca la disminución de la talla del zooplancton, a tal punto que se ha propuesto utilizar la magnitud de dicha disminución como un elemento de diagnóstico de la estructura de la comunidad de peces (Mills et al., 1987). Sin embargo, en la mayoría de los trabajos en los que se discuten los efectos de las larvas de peces sobre el zooplancton, la disminución de la talla de este último se explica mediante la hipótesis de predación selectiva por tamaño (Cryer et al., 1986; Evans, 1986; Post y Mc Queen, 1987).

5.4. PERSPECTIVAS

Los resultados de la experiencia de bagre sapo han demostrado que la hipótesis de predación selectiva por tamaño no es aplicable universalmente. Esto podría no pasar de ser un dato curioso y la hipótesis podría continuar siendo invocada reconociendo, en todo caso, la existencia de excepciones bajo condiciones particulares. Por el contrario los resultados de la

experiencia de pejerrey no solo testimonian el hallazgo de otra excepción, sino que prueban que la disminución de la talla del zooplancton no tiene por qué deberse al carácter selectivo de la predación de los peces. Es evidente que estos resultados modifican profundamente el cuadro de situación propuesto en la introducción, en especial en lo referente a las diferencias entre predadores vertebrados e invertebrados.

El efecto de la predación sobre una comunidad de presas depende principalmente de:

- 1) La intensidad (biomasa de presas consumida por unidad de tiempo)
- 2) La selectividad

La estimación de la intensidad es mucho más difícil que la de la selectividad, es por ello, probablemente, que existen relativamente pocos trabajos en los cuales se ha comparado la predación de vertebrados e invertebrados en cuanto a su intensidad. Aún dentro de ese pequeño número de trabajos, las opiniones de los autores están divididas entre quienes consideran que la intensidad de la predación por vertebrados es mucho mayor que por invertebrados (Gilyarov, 1982; Stenson, 1985) y quienes consideran lo contrario (Gliwicz et al., 1978; Lane, 1978; 1979). Al margen de algunas diferencias metodológicas, lo anterior probablemente refleje el hecho de que en algunos ambientes la predación más intensa se deba a los vertebrados y en otros a los invertebrados. Por lo tanto, parece poco probable que las diferencias en el efecto que provocan sobre el plancton se deban

exclusivamente a la intensidad de la predación.

Como se recordará, la principal diferencia entre predadores vertebrados e invertebrados estribaría, según numerosos autores (vease la introducción), en los distintos tipos de curva de selectividad. Los vertebrados mostrarían una mayor preferencia cuanto mayor fuese el tamaño de la presa; en tanto que para los predadores invertebrados la selectividad alcanzaría un máximo a una talla de presa pequeña o intermedia. Sin embargo, en la experiencia de pejerrey las larvas mostraron un tipo de selectividad esencialmente similar al que se esperaría de un predador invertebrado, pero los efectos sobre el zooplancton fueron los que se esperaría de un predador vertebrado. En síntesis: la selectividad por tamaño tampoco puede ser responsable por si sola de las diferencias entre predadores vertebrados e invertebrados.

Además, la creencia de que las diferencias entre ambos grupos de predadores se deben exclusivamente a las distintas curvas de selectividad ha conducido a considerar a estos como a los miembros de un par de fuerzas opuestas (p.ej.: hipótesis de la predación balanceada): los invertebrados, al consumir las presas pequeñas favorecerían el desarrollo de las especies de mayor tamaño, en tanto que para los vertebrados valdría lo contrario. Si se acepta este esquema, resulta poco satisfactorio el hecho de que las magnitudes de estas dos fuerzas sean tan marcadamente desiguales: un pequeño aumento de la biomasa de peces planctófagos provoca a menudo cambios importantes en el zooplancton, en tanto que un aumento comparable de la biomasa de los invertebrados en general provoca una alteración mucho menor

(Hall et al., 1970; Gilyarov, 1982).

Tomando en cuenta todo lo anterior, es posible ofrecer una explicación alternativa: dado que la edad y la talla se encuentran correlacionadas en los crustáceos, cualquier fenómeno que afecte la estructura de tallas (p. ej.: la predación) modificará también la estructura etaria (Gilyarov, 1982; Vanni, 1986). De la misma manera en que se define la talla media del zooplancton, es posible definir su edad promedio. Si se considera una comunidad cerrada (v.g. emigración e inmigración despreciables) es evidente que la pérdida de individuos por mortalidad sólo puede ser compensada por un aumento de la reproducción. En otras palabras, al aumentar la mortalidad, los individuos que mueren son reemplazados por otros más jóvenes (de la misma o de diferente especie; p. ej.: Neill, 1975) y en consecuencia la edad promedio disminuye. Resulta obvio que cuanto mayores sean los individuos que mueren, será mayor la disminución de la edad promedio, por lo tanto para provocar una reducción equivalente de la edad (talla) promedio del zooplancton se requerirá una mayor intensidad de predación cuanto menor sea la edad (talla) de los individuos sobre los cuales recae dicha predación. Según este esquema, tanto la predación por vertebrados, como por invertebrados tenderían a disminuir la talla del zooplancton, la diferencia entre ambos grupos de predadores sería solo de grado, siendo en general los vertebrados mucho más eficaces que los invertebrados.

Este esquema resulta mucho más satisfactorio por cuanto explica:

- 1) Por qué la predación selectiva de las presas de mayor

tamaño ejercida por peces presentes en densidades naturales reduce la talla del zooplancton.

- 2) Por qué la predación selectiva de las presas de mayor tamaño no provoca cambios apreciables en el zooplancton cuando los peces se encuentran en muy baja densidad (Brooks y Dodson, 1965).
- 3) Por qué los efectos sobre el zooplancton de los peces comedores de partículas son los mismos que los de los filtradores. Sin necesidad de suponer ningún tipo de selectividad (si de retención) por parte del aparato branquial.
- 4) Por qué la predación selectiva de las presas de tamaño pequeño o intermedio ejercida por invertebrados presentes en densidades naturales no provoca una disminución de la talla del zooplancton comparable a la que suelen provocar los peces (Gilyarov, 1982).
- 5) Por qué la predación selectiva de las presas de tamaño pequeño o intermedio puede provocar la disminución de la talla del zooplancton cuando la densidad de predadores es suficientemente alta. Por ejemplo: la experiencia de pejerrey descrita aquí, la eclosión de alevinos en lagos (Stenson, 1973; Gilyarov, 1982; Corigliano y Fondaraco, 1986; Cryer et al., 1986; Mills et al., 1987), manipulación experimental de la densidad de predadores invertebrados (Hall et al., 1970), comparación de ambientes con y sin Chaoborus (Luecke y Litt, 1987).

Para la comprobación de esta hipótesis será necesaria la realización de experiencias cuidadosamente diseñadas para evaluar simultáneamente la intensidad y la selectividad de la predación de peces (larvas y adultos) e invertebrados y registrar sus efectos sobre diferentes comunidades zooplanctónicas. Esta será, sin duda, una tarea difícil no sólo por las dificultades metodológicas que entraña, sino también porque la talla de las presas no es el único componente de la selectividad (p. ej.: predación compensatoria). Pero los resultados bien valdrán el esfuerzo, ya que además de su interés básico o teórico, el tema se encuentra en la base de nuevas técnicas de control y manejo de ambientes acuáticos.

5.5. APORTES A LA CRÍA DE BAGRE SAPO Y PEJERREY

Las formas de cría del bagre y el pejerrey tienen en La Argentina características completamente diferentes. El cultivo propuesto y en parte desarrollado para el bagre sapo es esencialmente similar al del bagre del canal (Ictalurus punctatus) o el bagre africano (Clarias gariepinus) y es de tipo intensivo o semiextensivo, en el cual a partir de cierta edad (que puede ser inmediatamente después de eclosionar) se les suministra alimento complementario. Por otra parte, dado que estas especies soportan bien el manipuleo, los programas de cría generalmente contemplan varias fases de alevinaje y engorde para lo cual los peces son capturados y resembrados (e incluso separados por tamaño) en varias oportunidades hasta alcanzar la talla comercial. La piscicultura del pejerrey en nuestro país se ha limitado al repoblamiento de ambientes naturales o a algunos ensayos en estanques, en forma absolutamente experimental. Si bien las larvas de pejerrey aceptan alimento artificial a partir de los 15 días de edad (Luchini et al., 1984), el cultivo que generalmente se propone (no necesariamente el único posible) para esta especie es de tipo extensivo sin el aporte de alimento artificial en ningún momento o bien sólo restringido a las últimas etapas de engorde. Las siguientes recomendaciones tienen en cuenta dichas diferencias en las modalidades de cría.

5.5.1. BAGRE SAPO

Las larvas de bagre sapo muestran una preferencia natural por las presas bentónicas. Sin embargo, cuando ese tipo de

alimento resulta insuficiente, el zooplancton se convierte en un alimento alternativo razonablemente adecuado para ellas, a juzgar por los valores de sobrevivencia y crecimiento obtenidos durante la segunda experiencia (en la cual el zooplancton fue el elemento más abundante en la dieta). El crecimiento en dicha experiencia resultó igual o superior al obtenido por otros investigadores (Varela et al., 1982; Amutio et al., 1985; Luchini y Avendaño Salas, 1985) utilizando distintos alimentos y sistemas de cría. Sólo Luchini y Avendaño Salas (op. cit) obtuvieron crecimientos superiores, pero utilizando también zooplancton (especialmente Moina sp.) como alimento.

Los valores de sobrevivencia (45% al cabo de 25 días) fueron similares a los obtenidos por Amutio et al. (op. cit) en condiciones de cría bajo techo, pero algo inferiores a los obtenidos por Luchini (com. pers.) también bajo techo. Sin embargo, ya que la predación por invertebrados puede ser una fuente importante de mortalidad en sistemas de cría extensivos (Hartig et al., 1982; Hartig y Jude, 1984) las sobrevivencias obtenidas pueden ser consideradas altas.

De lo expuesto es posible concluir que el alevinaje de esta especie puede ser realizado en forma extensiva con resultados altamente satisfactorios (Zagarese, 1988). Si bien es cierto que en condiciones de cría intensiva bajo techo pueden obtenerse mayores sobrevivencias (Luchini, com. pers.), los gastos asociados con el bombeo de agua, alimentación y mano de obra, probablemente excedan los beneficios derivados de las menores tasas de mortalidad.

La densidad usual de siembra de las larvas de bagre sapo es de alrededor de 10 larvas por metro cuadrado (Luchini y Avendaño Salas, 1983; 1985). Existen razones para pensar que dicha densidad no sólo es innecesariamente baja y no contribuye a aumentar el crecimiento individual de las larvas, sino que además puede ser perjudicial para su supervivencia. La primera de dichas razones es que a esa densidad la cantidad de zooplancton consumida por las larvas por día, es inferior al 10% (generalmente inferior al 3%) de la cantidad de zooplancton mínima registrada en ese tipo de estanques (Zagarese y Marinone, 1988). En segundo lugar, si la predación por ciclopoideos fuese un factor importante de mortalidad (Hartig et al., 1982; Hartig y Jude 1984; Hokanson y Lien, 1986), al aumentar la densidad de siembra de las larvas se conseguiría al mismo tiempo disminuir el impacto relativo de la predación y disminuir la densidad de ciclopoideos quienes a su vez son presa de las larvas de bagre.

5.5.2. PEJERREY

El zooplancton es seguramente el alimento más adecuado para las larvas de pejerrey. Como ya se indicó, es probable que las mismas sean planctófagas estrictas. Por otra parte, Luchini et al. (1984) informan que el pejerrey deja de tomar alimento balanceado cuando el zooplancton es abundante en el ambiente.

Los valores de sobrevivencia obtenidos en la experiencia aquí descrita, si bien no resultaron alarmantemente bajos, mostraron una relación inversa con la densidad de siembra, lo cual permite sospechar que podría reducirse la mortalidad disminuyendo dicha densidad. Por otra parte los valores de crecimiento resultaron ser muy inferiores a los obtenidos por otros investigadores (Luchini et al., 1984; Reartes, 1987).

En la figura 11 se describe de manera idealizada una secuencia hipotética de los sucesos que habrían ocurrido durante la experiencia de cría de pejerrey. Consideremos primero los estanques sembrados a una densidad de 100 larvas por metro cuadrado (E1 y E2). Al comienzo de la experiencia, las larvas consumen en conjunto por día, una cantidad de zooplancton igual a C. Este consumo es relativamente bajo ya que las larvas son pequeñas, pero a medida que crecen el consumo aumenta. Entre los puntos O y A de la figura 11 la cantidad de alimento (zooplancton) disminuye como consecuencia del consumo de las larvas, pero se mantiene suficientemente alto como para poder considerar que las larvas se alimentan "ad libitum" y por lo tanto la tasa de crecimiento es alta. Entre los puntos A y B la cantidad de alimento se vuelve limitante y por lo tanto la curva

de consumo de alimento se desacelera hasta alcanzar un máximo a partir del cual el consumo de alimento disminuye. La cantidad de zooplancton continúa disminuyendo ya que a pesar de la disminución del consumo, este todavía se mantiene alto. La desaceleración y posterior disminución del consumo se consigue a través de una disminución de la tasa de crecimiento de las larvas, la cual, eventualmente alcanza un valor tan bajo que resulta incompatible con la vida. En este punto (B) se produce una gran mortalidad de individuos y por lo tanto el consumo de alimento disminuye drásticamente. Esta disminución notable del consumo, unida al efecto fertilizante que pudiera tener la descomposición de las larvas muertas (Threlkeld, 1987, citado por Northcote, 1988). estimula la recuperación del zooplancton lo que a su vez permite a los sobrevivientes aumentar nuevamente el consumo de alimento, lo que se traduce en un aumento de la tasa de crecimiento. En los estanques sembrados a razón de 200 larvas por metro cuadrado (E3 y E4) ocurre casi exactamente lo mismo, con la única diferencia de que al haber sido sembrados al doble de densidad, la tasa de consumo de zooplancton al comienzo de la experiencia fue también aproximadamente el doble (2C), lo que provoca que todo ocurra algunos días antes.

Los resultados obtenidos concuerdan con la situación idealizada de la figura 11:

- 1) La biomasa del zooplancton fue alta al comienzo. Luego disminuyó en los cuatro estanques, pero de manera más acentuada en los estanques sembrados a mayor densidad (E3 y E4). Hacia el final de la experiencia hubo una recuperación de la biomasa del zooplancton en los

estanques E3 y E4 que resultó mucho más evidente que la de los estanques E1 y E2. La biomasa del zooplancton en los estanques testigos (E5 y E6) fue siempre mayor que en los estanques con peces, con excepción de la primera fecha de muestreo, cuando todavía no se habían sembrado las larvas.

- 2) Al comienzo de la experiencia, el crecimiento de las larvas (G) fue aproximadamente igual en los cuatro estanques con peces. La regresión de la tasa de crecimiento vs. la recíproca de la edad de las larvas fue significativa, indicando que, como cabría esperar, el crecimiento se desacelera con la edad y que la tasa de crecimiento disminuye más suavemente a medida que aumenta la edad (Medawar, 1945; según Beyer y Laurence, 1980). Sin embargo, la observación de los residuos de dicha regresión muestra que el crecimiento sufrió una desaceleración mayor en los estanques E3 y E4, pero que también en estos estanques se recuperó antes (tabla 17).
- 3) En algunas fechas la cantidad de zooplancton en los estanques resultó ser muy inferior a las mínimas necesarias para la supervivencia de los estadios larvales de varias especies de peces (Hart y Werner, 1987).
- 4) Los números y la biomasa total de peces cosechada no mostraron diferencias debidas a la densidad inicial de siembra. La mortalidad fue por lo tanto mayor en los estanques sembrados a mayor densidad. Existen por lo menos tres razones que pueden haber sido responsables de

la mortalidad diferencial. Las tres son, en última instancia, consecuencia de que las larvas de los estanques E3 y E4 se enfrentaron con la situación de agotamiento del alimento siendo menores en edad y tamaño que las de los estanques E1 y E2:

- i) La capacidad de regular la tasa de crecimiento es menor en individuos más chicos. Por lo tanto para lograr una reducción equivalente del consumo total se requeriría una mayor mortalidad en los estanques E3 y E4.
- ii) Dado que la eficacia de asimilación de alimento es menor en individuos de menor tamaño (Swenson y Smith, 1973; Mills y Forney, 1981; Mills et al., 1984; se requeriría una disminución mayor de la biomasa total para reducir de manera equivalente el consumo total.
- iii) Cualquier tipo de mortalidad que disminuya con el tamaño de las larvas, como por ejemplo la predación por invertebrados (ej. ciclopoideos, Hartig et al., 1982; Hartig y Jude, 1984), habrá tenido mayor efecto sobre las larvas de los estanques E3 y E4 que demoraron más tiempo en alcanzar esa misma talla que las de los estanques E1 y E2.

El esquema presentado en la figura 11 puede parecer poco realista por el hecho de que la mortalidad parece operar en un único instante. Sin embargo, debe notarse que el esquema no se

modifica si se consideran tasas de mortalidad (constantes o variables) en otros puntos, mientras que su intensidad no sea tal que pueda evitar que se alcance el estado en el cual ocurre la mortalidad por hambre.

Dicho esquema no sólo permite explicar las variaciones de la biomasa del zooplancton y del crecimiento de las larvas sobre la sola base de las diferencias en las densidades iniciales de siembra, sino que además permite predecir cual hubiera sido el crecimiento de las larvas si estas se hubiesen hallado frente a una oferta de alimento ilimitada durante toda la experiencia. Según la figura 11 y la tabla 17 existen tres puntos en los cuales la probabilidad de que las larvas estuviesen comiendo "ad libitum" es máxima. Estos son:

- 1) Entre la primera y la segunda fecha de muestreo en los cuatro estanques.
- 2) Entre la segunda y la tercera fecha de muestreo en los estanques sembrados a menor densidad (E1 y E2).
- 3) Entre la quinta y la última fecha de muestreo en los estanques sembrados a mayor densidad (E3 y E4).

La curva:
$$G = a + b (1/t) \quad (1)$$

se ajustó a estos tres puntos por el método de mínimos cuadrados, resultando $a = 0,0134$ y $b = 0,556$. A partir de la expresión anterior puede estimarse G (en condiciones de alimentación "ad libitum") para cualquier edad de las larvas.

Como se recordará, G se define como:

$$G = \frac{\ln LT(t_f) - \ln LT(t_i)}{t_f - t_i} \quad (2)$$

Esta expresión surge del desarrollo de la ecuación diferencial de crecimiento exponencial:

$$\frac{dLT}{dt} = G \cdot LT \quad (3)$$

En este modelo (3) la tasa de crecimiento G se considera constante. Sin embargo, si se permite que G varíe con la edad según la expresión (1) el modelo se convierte en:

$$\frac{dLT}{dt} = (a + b(1/t)) \cdot LT \quad (4)$$

Integrando entre t_f y t_i y ordenando la expresión anterior se obtiene:

$$\ln LT(t_f) = \ln LT(t_i) + a(t_f - t_i) + b(\ln t_f - \ln t_i) \quad (5)$$

Reemplazando en la expresión (5) $LT(t_f)$ por 5mm que fue el largo total de las larvas a $t_i = 3$ días, es decir, la edad a la que se sembraron las larvas y "a" y "b" por sus correspondientes valores calculados a partir de (1) se obtiene:

$$\ln LT(t_f) = \ln 5 + 0,0134(t_f - 3) + 0,556(\ln t_f - \ln 3) \quad (6)$$

A partir de la expresión (6) puede calcularse cual hubiera sido el largo total medio ($LT(t_f)$) de las larvas para cualquier edad de las mismas (t_f).

Reartes (1987) realizó algunas experiencias de cría de

larvas de pejerrey en la estación de piscicultura del dique San Roque (Córdoba) en condiciones muy similares a las de la experiencia que se describe aquí (estanques de cemento de 45 metros cuadrados, fertilización orgánica, misma estación del año, etc.), pero las densidades de siembra fueron mucho menores: 5,6 y 13,3 larvas por metro cuadrado. En estas condiciones podría esperarse que las larvas se hubiesen alimentado "ad libitum" durante todo el período de cría, lo cual se confirma además por la observación de los valores de biomasa de zooplancton en los estanques (200,0 microgramos de peso seco por litro) que presenta Reartes (op. cit). Cuando se superponen los valores de LT informados por Reartes (op. cit.) con los de la curva teórica obtenida a partir de la expresión (6) se observa un ajuste casi perfecto (figura 12).

Los resultados de la experiencia de pejerrey indican que parte de la mortalidad de las larvas se debió a la falta de alimento en algún momento durante los tres meses de cría y por lo tanto puede concluirse que la densidad de siembra óptima debe ser inferior a las 100 larvas por metro cuadrado. Por otra parte las densidades finales oscilaron entre 25 y 40 larvas por metro cuadrado y a esas densidades, se observó un ligero aumento de la biomasa del zooplancton. Esto parecería indicar que partiendo de una densidad inicial de 25 larvas por metro cuadrado no debería producirse mortalidad por falta de alimento. Sin embargo, dado que existe una relación entre la tasa de crecimiento y la densidad de siembra (mediada por la cantidad de alimento) es muy probable que al disminuir la densidad aumente el crecimiento individual y con él, el consumo total de las larvas, por lo cual la densidad óptima de siembra podría ser todavía inferior.

Dada la época de desove de esta especie, las larvas alcanzan los tres meses de edad a comienzos de enero, por lo tanto si se desea continuar su cría se dispone todavía de los tres meses del verano para completar la estación de crecimiento (con algunas variaciones dependiendo de la latitud). En ese punto será preciso decidir entre tres alternativas:

- 1) Partir de una densidad de siembra muy baja para evitar que el consumo de las larvas pueda alcanzar valores mayores a los de la oferta de alimento. Esto tiene el inconveniente de que para densidades iniciales demasiado bajas la mortalidad se vuelve impredecible.
- 2) Suministrar alimento suplementario. Como ya se dijo, las larvas aceptan el alimento artificial al menos a partir de los 15 días. Teniendo en cuenta los hábitos planctónicos de las larvas, para que la alimentación fuese más eficiente debería desarrollarse o adaptarse un sistema para permitir que las larvas capturen el alimento en superficie. El inconveniente de esta opción es fundamentalmente de índole económica.
- 3) Dividir el lote al cabo de un cierto tiempo de cría y resembrar los alevinos a menor densidad. El inconveniente reside aquí en la poca tolerancia de las larvas de pejerrey al manipuleo. Sin embargo, al finalizar la experiencia aquí descrita las larvas fueron transferidas de los estanques E1, E2, E3 y E4 a los estanques E5 y E6 donde permanecieron hasta el final del verano mostrando excelentes crecimientos (Hechem, com. pers.). En dicha

oportunidad las larvas fueron capturadas con una red plana y colocadas inmediatamente en un recipiente con agua en el que fueron transportadas hasta los otros estanques. Si bien no se dispone de estimaciones cuantitativas, una apreciación grosera permitiría afirmar que la mortalidad debida al tratamiento fue baja.

Como señala Reartes (op. cit) otra alternativa sería la producción de cornalitos (entre 6 y 8 cm de largo total). En ese caso el período de cría no sería superior a los tres meses, al menos para las temperaturas de la provincia de Córdoba.



6. AGRADECIMIENTOS

Son muchas las personas que me han ayudado a realizar esta tesis y a las cuales les estoy agradecido:

Cristina Marinone y Silvina Menu Marque me han ayudado tanto y de tan diversas formas que no me atrevo a enumerarlas por temor a las omisiones.

A Laura Luchini le agradezco, además de haber sido una estupenda directora de tesis, la amabilidad de su casa en Salto Grande y de su compañía.

He aprendido mucho de las discusiones con Rolando Quirós, no sólo de los temas específicos de esta tesis, sino también de muchos otros, pero le estoy agradecido más que nada por sus críticas, algunas veces irritantes, pero siempre acertadas.

Al Dr. Enrique Boschi le agradezco su permanente estímulo, sus críticas y comentarios y más de una inyección de entusiasmo.

Las tareas de campo durante las experiencias con el bagre sapo fueron posibles gracias a las muchas manos que me prestaron los Srs. Roque Maidana y Ramón Espindola.

Las experiencias con el pejerrey pudieron realizarse en la estación de piscicultura de Embalse de Rio III por gentileza de los Drs. Luis Román y Marcelo Gache. Miguel Hechem me ayudó a precisar el diseño de esa experiencia y junto con Analía Lercari y el resto del personal de la estación a realizar la siembra, los

muestreos y demás tareas de campo.

El manuscrito fue mejorandose progresivamente gracias a la "lectura" crítica de M. C. Marinone, S. Menu Marque, R. Quirós y L. Zúñiga y una "audición" crítica (mi versión oral inglesa del manuscrito) de R. G. Werner.

Esta tesis es el resultado del trabajo de investigación realizado en el transcurso de sucesivas becas del CONICET, bajo la dirección del Dr. E. Boschi y el Lic. R. Quirós, en el INIDEP.

7. BIBLIOGRAFIA

- Allan, J. D., 1974. Balancing predation in cladocerans. *Ecology*, 55: 622-629.
- Amutio, V. G., G. Orti, J. Muñiz Saavedra, P. Villano y A. Espinach Ros, 1985. Cría intensiva de larvas de bagre sapo, Rhamdia sapo (C. y V.). *Rev. Asoc. Cien. Nat. Litoral*, 16: 15-23.
- Applegate, R. L., 1981. Food selection of muskellunge fry. *Frog. Fish-Cult.*, 43: 136-139.
- Arcifa, M. S., T. G. Northcote y D. Froehlich, 1986. Fish-zooplankton interactions and their effects on water quality of a tropical Brazilian Reservoir. *Hydrobiologia*, 139: 49-58.
- Archibald, C. F., 1975. Experimental observations of the effect of predation by goldfish (Carassius auratus) on the zooplankton of a small saline lake. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1589-1594.
- Reindorf, J., 1987. Food web manipulation without nutrient control: a useful strategy in lake restoration? *Schweiz. Z. Hydrol.*, 49/2: 237-248.
- Bergquist, A. M., S. R. Carpenter y J. C. Latino, 1985. Shift in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages.

Limnol. Oceanogr., 30: 1037-1045.

Beyer, J. E. y G. C. Laurence, 1980. A stochastic model of larval fish growth. Ecological Modelling, 8: 109-132.

Bonneau, D. L., J. W. Mc Guire, O. W. Tiemeir y C. W. Deyoe, 1972. Food habits and growth of channel catfish fry Ictalurus punctatus. Trans. Amer. Fish. Soc., 101: 613-619.

Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson y T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norw. J. Zool., 24: 419-456.

Brandl, Z. y C. H. Fernando, 1981. The impact of predation by cyclopoid copepods on zooplankton. Verh. Int. Verein. Limnol., 21: 1573-1577.

Brooks, J. L., 1968. The effect of prey selection by lake planktivores. Syst. Zool., 17: 273-291.

Brooks, J. L. y S. I. Dodson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. Science, 150: 28-35.

Burke, J. S., D. R. Bayne y H. Rea, 1986. Impact of silver carps (Hypophthalmichthys molitrix) and bighead carps (Aristichthys nobilis) on plankton communities of channel catfish (Ictalurus punctatus) ponds. Aquaculture, 55: 59-68.

Calow, P., 1977. Ecology, evolution and energetics: a study in

metabolic adaptation. En: A. Mac Fadyen (ed.): Advances in Ecological Research, 10: 1-62.

Cassie, R. M., 1971. Sampling and statistics. En W. T. Edmonson (ed.): A manual of methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. I. B. P. Handbook No. 17. pp: 174-207.

Confer, J. L. y P. I. Blades, 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. Limnol, Oceanogr., 20: 571-579.

Confer, J. L., G. L. Howick, M. H. Corzete, S. L. Kramer, S. Fitzgibbon y R. Landersberg. Visual predation by planktivores. Oikos, 31: 27-37.

Corigliano, M. del C. y R. R. Fondaraco, 1986. Dinámica de una población de Bosmina longirostris (O. F. Muller) (crustacea: cladocera) en el embalse de Río Tercero (Calamuchita, Córdoba). Rev. Univ. Nac. Rio Cuarto, 6: 79-86.

Cryer, M., G. Peirson y C. Townsend, 1986. Reciprocal interactions between roach, Rutilus rutilus, and Zooplankton in a small lake: prey dynamics and fish growth and recruitment. Limnol. Oceanogr., 31: 1022-1038.

Culver, D. A., R. M. Vaga y C. S. Munch, 1984. VII. Small water bodies. Effect of size-selective fish predation on the reproductive output of cladocera in hatchery ponds. Verh. Int. Verein. Limnol., 22: 1636-1639.

- Charnov, E. L., 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.
- Dabrowski, K. y R. Bardega, 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture*, 40: 41-46.
- De Bernardi, R., 1981. Biotic interactions in freshwater and effects on community structure. *Boll. Zool.*, 48: 353-371.
- De Bernardi, R., G. Giussani y M. Manca, 1987. Caldocera: predators and prey. *Hydrobiologia*, 145: 225-243.
- Dodson, S. I., 1970. Complementary feeding niches sustained by size-selective predation. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 131-137.
- Dodson, S. I., 1974. Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. *Ecology*, 55: 605-613.
- Downing, J. A. y F. H. Rigler (eds.), 1984. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications. I. B. P. Handbook, 17, 501 pp.
- Drenner, R. W. y S. R. Mc Comas, 1980. The roles of zooplankton escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. En: W. C. Kerfoot (ed.) *Evolution and Ecology of zooplankton communities*. Univ. Press of New England, Hanover, N. Y.

- Drenner, R. W., F. De Noyelles Jr. y D. Kettle, 1982. Selective impact of filter-feeding gizzard shad on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 965-968.
- Drenner, R. W., W. J. O'Brien y J. R. Mummert, 1982. Filter feeding rates of gizzard shad. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111: 210-215.
- Drenner, R. W., G. L. Vinyard, M. Gophen y S. R. Mc Comas, 1982. Feeding behavior of the ciclid, Sarotherodon gallileanum: selective predation on lake Kinneret zooplankton. *Hydrobiologia*, 87: 17-20.
- Drenner, R. W., S. T. Threlkeld and M. D. Mc Cracken, 1986. Experimental analysis of the direct and indirect effects of an omnivorous filter-feeding clupeid on plankton community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1935-1945.
- Dumont, H. J., I. Van de Velde y S. Dumont, 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda and rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia (Berl.)*, 19: 75-97.
- Gadgil, M. y W. M. Bossert, 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am. Nat.*, 104: 1-24.
- Eggers, D. M., 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 290-294.

- Eggers, D. M., 1982. Planktivore preference by prey size. *Ecology*, 63: 381-390.
- Evans, M. S., 1986. Recent major declines in zooplankton populations in the inshore region of lake Michigan: probable causes and implications. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 154-159.
- Galbraith, M. G. Jr., 1967. Size selective predation on Daphnia by Rainbow trout and yellow perch. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 96: 1-10.
- Galbraith, M. G. Jr., 1975. The use of large Daphnia as indices of fishing quality for rainbow trout in small lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 19: 2485-2492.
- Gardner, M. B., 1981 a. Effects of turbidity on feeding rates and selectivity of bluegills. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 110: 446-450.
- Gardner, M. B., 1981 b. Mechanism of size selectivity by planktivorous fish: a test of hypothesis. *Ecology*, 62: 571-578.
- Geiger, J. G., 1983 a. A review of pond zooplankton production and fertilization for the culture of larval and fingerling striped bass. *Aquaculture*, 35: 353-369.
- Geiger, J. G., 1983 b. Zooplankton production and manipulation in striped bass rearing ponds. *Aquaculture*, 35: 331-351.

- Geiger, J. G., C. J. Turner, K. Fitzmayer y W. C. Nichols, 1985. Feeding habits of larval fingerlings striped bass (Morone saxatilis) and zooplankton dynamics in fertilized rearing ponds. *Prog. Fish-Cult.*, 47: 213-223.
- Gilbert, J. J. y C. E. Williamson, 1983. Sexual dimorphism in zooplankton (copepoda, cladocera, and rotifera). *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 1-33.
- Gilyarov, A. M., 1982. Factors regulating the numbers in populations of fresh-water planktonic crustaceans. *Hydrobiol. J.*, 18: 21-33.
- Giussani, G., 1974. Planctofagia selettiva del coregone "Bonella" (Coregonus sp.) del lago Maggiore. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 31: 181-203.
- Gliwicz, Z. M., A. Hillbricht-Ilkowska and T. Weglenska, 1978. Contribution of fish and invertebrate predation to the elimination of zooplankton biomass in two Polish lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 20: 1007-1011.
- Gliwicz, Z. M. y M. G. Rowan, 1984. Survival of Cyclops abyssorum taticus (copepoda, crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 1290-1299.
- Goulden, C. F., L. Horning y C. Wilson, 1978. Why do large zooplankton species dominate? *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 20: 2457-2460.

250-258.

- Holanov, S. M. y J. C. Tash, 1978. Particulate and filter feeding in threadfin shad, Dorosoma petenense, at different light intensities. J. Fish. Biol., 13: 619-625.
- Holling, C. S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can., 48: 1-86.
- Holm, J. C., 1986. Yolk sac absorption and early food selection in Atlantic salmon (Salmo salar) feeding on live prey. Aquaculture, 54: 173- 184.
- Holm, J. C. y D. Moller, 1984. Growth and prey selection by Atlantic salmon yearlings reared on live freshwater zooplankton. Aquaculture, 43: 401-412.
- Houde, E. D., 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. Am. Fish. Soc. Symposium, 2: 17:29.
- Hrbáček, J., 1958. Typologie und Produktivitat der teichartigen gewasser. Verh. Int. Verein. Limnol., 13: 349-399.
- Hrbáček, J., 1977. Competition and predation in relation to species composition of freshwater zooplankton, mainly cladocera. En: J. Cairns (ed.) Aquatic Microbiol. Communities, 15: 307-353.
- Hrbáček, J. y M. Hrbáčková-Esslová, 1960. Fish stocks as a

protective agent in the occurrence of slow-developing dwarf species and strains of the genus Daphnia. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 45: 355-358.

Hrbáček, J. H. Dvořáková, V. Kořínek y L. Procházková, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. Verh. Int. Verein. Limnol., 14: 192-195.

Hurlbert, S. H. y M. S. Mulla, 1981. Impact of mosquitofish (Gambusia affinis) predation on plankton communities. Hydrobiologia, 83: 125-151.

Hurlbert, S. H., J. Zedler y D. Fairbanks, 1972. Ecosystem alteration by mosquitofish (Gambusia affinis) predation. Science, 175: 639-641.

Hutchinson, B. F., 1971. The effect of fish predation on the zooplankton of ten Adirondack lakes, with particular reference to the alewife, Alosa pseudoharengus. Trans. Amer. Fish. Soc., 100: 325- 335.

Ivlev, V. S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press, New Haven. 302 pp.

Jacobs, J., 1978 Influence of prey size, light intensity, and alternative prey on the selectivity of plankton feeding fish. Verh. Int. Verein. Limnol., 20: 2461-2466.

Janssen, J., 1980. Alewives (Alosa pseudoharengus) and ciscoes

(Coregonus artedii) as selective and non-selective planktivores. En: W. C. Kerfoot (ed.) Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA. pp: 580-586.

Janssen, J., 1982. Comparison of searching behavior for zooplankton in an obligate planktivore, blueback herring (Alosa aestivalis) and a facultative planktivore, bluegill (Lepomis macrochirus). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 1649-1654.

Janssen J., 1983. How do bluegills "select" large Daphnia in turbid water? Ecology, 64: 403.

Keast, A. y J. M. Eadie, 1985. Growth depensation in year-0 largemouth bass: the influence of diet. Trans. Amer. Fish. Soc., 114: 204-213.

- Kerfoot, W. C., D. L. Kellogg Jr. y J. R. Strickler, 1980. Visual observations of live zooplankters: evasion, escape and chemical defenses. En: W. C. Kerfoot (ed.). Evolution and ecology of zooplankton communities. Univ. Press of New England, Hanover. pp: 10-27.
- Khun, T. S., 1971. La estructura de las revoluciones científicas. Breviarios del Fondo de Cultura Económica, 213. 320 pp.
- Kliwer, E. V., 1970, Gillraker variation and diet in lake whitefish, Coregonus clupeaformis, in Northern Manitoba. En: C. C. Lindsey y C. S. Woods (eds.). Biology of coregonids fishes. Univ. Manitoba Press, Winnipeg. pp: 147-165.
- Kohler, C. C. y J. J. Ney., 1981. Consequences of an alewife die-off to fish and zooplankton in a reservoir. Trans. Amer. Fish. Soc., 110: 360-369.
- Lal, K. K. y K. Kapur, 1986. Feeding preference of carp (Cyprinus carpio) hatchlings towards size and population density of zooplankton (Scapholeberis Kingi). J. Aqua. Trop., 1: 139-145.
- Lammens, E. H. R. R., 1985. A test of a model for planktivorous filter feeding by bream Abramis brama. Environ. Biol. Fishes, 13: 289-296.
- Lammens, E. H. R. R., H. W. de Nie y J. Vijverberg, 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (Abramis brama) and eel (Anguilla anguilla) mediated by predation of

smelt (Osmerus eperlanus) on Daphnia hyalina. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 1342-1351.

Lampert, W., W. Fleckner, H. Rai y B. Taylor, 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. Limnol. Oceanogr., 31: 478-490.

Lane, P. A., 1978. Role of invertebrate predation in structuring zooplankton communities. Verh. Int. Verein. Limnol., 20: 480-485.

Lane, P. A., 1979. Vertebrate and invertebrate predation intensity on freshwater zooplankton communities. Nature, 280: 391-393.

Lane, P. A. y D. C. Mc Naught, 1973. A niche analysis of the Gull lake (Michigan) zooplankton community. Verh. Int. Verein. Limnol., 18: 1441-1447.

Lanestedt, G., 1984. Effect of young roach, Rutilus rutilus, on the zooplankton community in the eutrophic lake Arungen, South East Norway. Fauna (Blindern), 37: 63-69.

Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviors, selectivities, and impacts. Hydrobiologia, 146: 97-167.

Le Louarn, R., 1980. Les facteurs de croissance chez les poissons d'étang. En: R. Billard (ed.). La pisciculture en etang. INRA Publ. Paris. pp: 223-235.

- Luchini, L. y C. Cruz Rangel, 1982. Reproducción inducida y desarrollo larval del "bagre negro", Rhamdia sapo (Val.) Eig. Rev. Asoc. Cien. Nat. Litoral, 12: 1-7.
- Luchini, L. y C. Cruz Rangel, 1983. Uso de la gonadotropina coriónica humana en la reproducción artificial de Rhamdia sapo (Val.) Eig. Rev. Asoc. Cien. Nat. Litoral, 14: 87-92.
- Luchini, L. y T. Avendaño Salas, 1983. Cría de larvas de Rhamdia sapo (Val.) Eig. en estanques. Primeros ensayos. Rev. Asoc. Cien. Nat. Litoral, 14: 79-86.
- Luchini, L. y T. Avendaño Salas, 1984. Preliminary data on larval survival of South American catfish, Rhamdia sapo. Aquaculture, 42: 175-177.
- Luchini, L. y T. Avendaño Salas, 1985. Primer alevinaje de bagre sudamericano, Rhamdia sapo (Val.) Eig. en condiciones controladas. Rev. Asoc. Cien. Nat. Litoral, 16: 137-147.
- Luchini, L., R. Quirós y T. Avendaño Salas, 1984. Cultivo de pejerrey (Basilichthys bonariensis) en estanques. Mem. Asoc. Latinoam. Aquicult., 5: 581-587.
- Luecke, C. y A. H. Litt, 1987. Effects of predation by Chaoborus flavicans on crustacean zooplankton of lake Lendre, Washington. Freshwater Biology, 18: 185-192.
- Lynch, M., 1977. Fitness and optimal body size in zooplankton populations. Ecology, 58: 763-774.

rearing ponds. Prog. Fish-Cult., 45: 76-80.

Mills, E. L. y J. L. Forney, 1981. Energetics, food consumption, and growth of young yellow perch in Oneida lake, New York. Trans. Amer. Fish. Soc., 110: 479-488.

Mills, E. L. y A. Schiavone, 1982. Evaluation of fish communities through assessment of zooplankton populations and measures of lake productivity. North Am. J. Fish. Management, 2: 14-27.

Mills, E. L. y J. L. Forney, 1983. Impact on Daphnia pulex of predation by young yellow perch in Oneida lake, New York. Trans. Am. Fish. Soc., 112: 154-161.

Mills, E. L., J. L. Confer y R. C. Ready, 1984. Prey selection by young yellow perch: the influence of capture succes, visual acuity, and prey choice. Trans. Am. Fish. Soc., 113: 579-587.

Mills, E. L., J. L. Confer y D. W. Kretchmer, 1986. Zooplankton selection by young yellow perch: the influence of light, prey density, and predator size. Trans. Am. Fish. Soc., 115: 716-725.

Mills, E. L., D. M. Green y A. Schiavone, 1987. Use of zooplankton size to assess the community structure of fish populations in freshwater lakes. North Am. J. Fish. Management, 7: 369-378.

- Mills, E. L., D. V. Widzowski, y S. R. Jones, 1987. Food conditioning and prey selection by young yellow perch (Perca flavescens). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 44: 549-555.
- Mittelbach, G. G., 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology, 62: 1370-1386.
- Moss, B., 1980. Ecology of freshwater. Blackwell Scientific Publications, Oxford. XV + 332 pp.
- Mummert, J. R. y R. W. Drenner, 1986. Effect of fish size on the filtering efficiency and selective particle ingestion of a filter-feeding clupeid. Trans. Am. Fish. Soc., 115: 552-528.
- Naesje, T. F., B. Jonsson, L. Klyve y O. T. Sandlund, 1987. Food and growth of age-0 smelts, Osmerus eperlanus, in a Norwegian fjord lake. J. Fish. Biol., 30: 119-126.
- Neill, W. E., 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. Ecology, 56: 809-826.
- Nilsson, N-A., 1978. The role of size-biased predation in competition and interactive segregation in fish. En: S. D. Gerking (ed.) Ecology of Frshwater fish production. Blackwell Scientific Publications. pp: 303-325.
- Northcote, J. G., 1980. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. Can. J. Fish.

Aquat. Sci., 45: 361-379.

O'Brien, W. J., 1979. The predator-prey interactions of planktivorous fish and zooplankton. Am. Sci., 67: 572-581.

O'Brien W. J., N. A. Slade y G. L. Vinyard, 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (Lepomis macrochirus). Ecology, 57: 1304-1310.

O'Brien, W. J., D. I. Evans y G. L. Howick, 1986. A new view of the predation cycle of a planktivorous fish, white crappie (Pomoxis anularis). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 1894-1899.

Face, M. L., 1982. Planktonic ciliates: their distribution, abundance, and relationship to microbial resources in a monomictic lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 1106-1116.

Face, M. L., 1984. Zooplankton community structure, but not biomass influences the phosphorus-chlorophyll a relationship. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1089-1096.

Face, M. L. y J. D. Orcutt Jr., 1981. The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in a freshwater zooplankton community. Limnol. Oceanogr., 26: 822-830.

Paggi, J. C., en prensa. Clave para los géneros de cladóceros argentinos.

Pierce, G. J. y J. G. Ollason, 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. Oikos, 49:

111-118.

- Porter, K. G., M. L. Pace y J. F. Battey, 1979. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature*, 277: 563-565.
- Post, J. R. y D. J. Mc Queen, 1987. The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. *Freshwater Biol.*, 17: 79-89.
- Pyke, G. H., H. R. Fulliam y E. L. Charnov, 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.*, 52: 137-154.
- Raisanen, G. A. y R. L. Applegate, 1983. Selection of live food by captive yellow perch larvae. *Prog. Fish-Cult.*, 45: 172-174.
- Rajasilta, M. e I. Vuorinen, 1983. A field study of prey selection in planktivorous fish larvae. *Oecologia (Berl.)*, 59: 65-68.
- Ranta, E. y V. Nuutinen, 1984. Zooplankton predation by rock-pool fish (*Linca tinca* L. and *Pungitius pungitius* L.): an experimental study. *Ann. Zool. Fennici*, 21: 441-449.
- Ready, R. C., E. L. Mills y J. L. Confer, 1985. A new estimator of, and factors influencing the sampling variance of the linear index of food selection. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114: 258-266.

- Reartes, J., 1987. Evaluación del pejerrey (Basilichthys bonariensis) como pez de cultivo en estanques. En: Huisman (ed.). Aquaculture research in Latin America. Pudoc, Wageningen, The Netherlands. pp: 149-157.
- Reif, C. B. y D. W. Tappa, 1966. Selective predation: smelt and cladocerans in Harveys lake. Limnol. Oceanogr., 11: 437-438.
- Richards, R. C., C. R. Goldman, T. C. Frantz y R. Wickwire, 1975. Where have all the Daphnia gone? The decline of a major cladoceran in lake Tahoe, California-Nevada. Verh. Int. Verein. Limnol., 19: 835-842.
- Ringuelet, R. A., 1943. Piscicultura del pejerrey o Aterinicultura. Editorial Suelo Argentino. Colección Agro, 6. 162 pp.
- Ringuelet, R. A., 1958. Los crustáceos copépodos de las aguas continentales en La República Argentina. F. C. E. y N. (U. B. A.) Contribución Científica, 1. 126 pp.
- Ruttner-Kolisko, A., 1977. Plankton rotifers. Biology and taxonomy. Die Binnengewasser, XXVI/1 Supplement. 146 pp.
- Schmitt, R. J. y S. J. Holdbrook, 1984. Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. Oecologia (Berl.), 63: 6-12.
- Schoener, T. W., 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology, 51: 408-418.

- Schoener, T. W., 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 369:404.
- Shaffer, W. M. y M. L. Rosenzweig, 1977. Selection for optimal life histories. II Multiple equilibria and the evolution of alternative reproduction strategies. *Ecology*, 58: 60-72.
- Shapiro, J. y D. I. Wright, 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biol.*, 14: 371-383.
- Siegfried, C. A., 1987. Large-bodied crustacea and rainbow smelt in lake George, New York: trophic interactions and phytoplankton community composition. *J. Plankton Res.*, 9: 27-40.
- Smith, D. W. y S. D. Cooper, 1982. Competition among cladocera. *Ecology*, 63: 1004-1015.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf, 1981. *Biometry*. Second edition, W. H. Freeman and Co., New York. XVIII + 859 pp.
- Spataru, P., G. W. Wohlfarth y G. Hulata, 1983. Studies on the natural food of different fish species in intensively manured polyculture ponds. *Aquaculture*, 35: 283-298.
- Spencer, C. N. y D. L. King, 1984. Role of fish in regulation of plant and animal communities in eutrophic ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1851-1855.

- Staun, R. H., 1975. The effects of predator pressure on species composition and vertical distribution of Daphnia in piedmont lakes of North Carolina, U. S. A. Verh. Int. Verein. Limnol., 19: 2891-2897.
- Stenson, J. A. E., 1973. On predation and *Holopedium gibberum* (Zaddach) distribution. Limnol. Oceanogr., 18: 1005-1010.
- Stenson, J. A. C., 1979. Predator-prey relationships between fish and invertebrate prey in some few lakes. Rep. Inst. Freshw. Res. (Drott.), 58: 166-183.

- Stenson, J. A., 1985. Strategies for prey-selection and anti-predator defence in lake ecosystems. *Inst. Freshw. Res. (Drott.)*, 62: 150-160.
- Steuer, A., 1910. *Planktonkunde*. B. G. Teubner, Leipzig und Berlin. 723 pp.
- Straskaba, M., 1965. The effect of fish on the number of invertebrates in ponds and streams. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 13: 106-127.
- Strauss, R. E., 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 108: 344-352.
- Strauss, R. E., 1982. Influence of replicated subsamples and subsample heterogeneity on the linear index of food selection. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 111: 517-522.
- Swenson, W. A. y L. L. Smith Jr., 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity, and food conversion efficiency in walleye (Stizostedion vitreum vitreum). *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 1327-1336.
- Threlkeld, S. T., 1987. Experimental evaluation of trophic-cascade and nutrient-mediated effects of planktivorous fish on plankton community structure. En: W. C. Kerfoot y A. Sih (eds.). *Predation: direct impacts on aquatic communities*. Univ. Press of New England, Hanover,

Trans. Amer. Fish. Soc., 110: 72-76.

Ware, D. M., 1971. Predation by rainbow trout (Salmo gairdneri).
The effect of experience. J. Fish. Res. Board Can., 28:
1847-1852.

Warshaw, S. J., 1972. Effects of alewives (Alosa Pseudoharengus)
on the zooplankton of lake Wononskopomuc, Connecticut.
Limnol. Oceanogr., 17: 816-825.

Weatherley, N. S., 1987. The diet and growth of 0-group dace,
Leuciscus leuciscus (L.), and roach, Rutilus rutilus (L.),
in a lowland river. J. Fish. Biol., 30: 237-247.

Wells, L. R., 1970. Effects of alewife predation on zooplankton
populations in lake Michigan. Limnol. Oceanogr., 15:
556-565.

Werner, E. E., 1979. Niche partitioning by food size in fish
communities. En: R. H. Stroud y H. Clepper (eds.).
Predator-prey systems in fisheries management. Sport Fishing
Institute, Washington, D. C. pp: 311-322.

Werner, E. E. y D. J. Hall, 1974. Optimal foraging and the size
selection of prey by the bluegill sunfish. Ecology, 55:
1042-1052.

Werner, R. G. y J. H. S. Blaxter, 1980. Growth and survival of
larval herring (Clupea harengus) in relation to prey
density. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 1063-1069.

Zaret, T. M., 1975. Strategies for existence of zooplankton prey in homogeneous environments. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 19: 1484-1489.

Zaret, T. M., 1978. A predation model of zooplankton community structure. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 20: 2486-2500.

Zaret, T. M., 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale Univ. Press, New Haven, C. T. 187 pp.

8. TABLAS

	Pag.
Tabla 1: Contenidos estomacales de las larvas de bagre sapo durante la primera experiencia.	125
Tabla 2: Composición promedio de la dieta de las larvas de bagre sapo durante la primera y segunda experiencia.	126
Tabla 3: Contenidos estomacales de las larvas de bagre sapo durante la segunda experiencia.	127
Tabla 4: Abundancia en las muestras de plancton en la segunda experiencia de bagre sapo.	135
Tabla 5: ANOVA de doble entrada con mediciones repetidas realizados sobre la biomasa de los tres grupos de zooplanctones en la segunda experiencia de bagre sapo.	155
Tabla 6: Comparaciones de las distribuciones de talla entre estanques de los macroherbivoros en la segunda experiencia de bagres sapo.	156
Tabla 7: Correlaciones entre la biomasa de los rotíferos y variables de los crustáceos en la segunda experiencia de bagre sapo.	157
Tabla 8: Sobrevida de las larvas y biomasa cosechada en la experiencia de pejerrey.	158
Tabla 9: ANOVA de doble entrada con mediciones repetidas realizado sobre los largos totales de las larvas de pejerrey.	159

	Pag.
Tabla 10: Contenidos estomacales durante la experiencia de pejerrey.	160
Tabla 11: Comparaciones entre las distribuciones de talla del zooplancton en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey y en el ambiente.	164
Tabla 12: Comparaciones entre las distribuciones de talla de los cladoceros en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey y en el ambiente.	165
Tabla 13: Selectividad alimentaria por especies de las larvas de pejerrey.	166
Tabla 14: Abundancia en las muestras de zooplancton durante la experiencia de pejerrey.	168
Tabla 15: ANOVA de doble entrada con mediciones repetidas realizados sobre las biomásas de los cuatro grupos de zooplanctones en la experiencia de pejerrey.	174
Tabla 16: Porcentaje sumado de las presas cuya representación en la dieta de las larvas de pejerrey fue mayor que 5%.	175
Tabla 17: Valores residuales de la tasa de crecimiento (G) de las larvas de pejerrey, respecto de la regresión G vs. edad ⁻¹ .	176

Tabla 1: Contenidos estomacales (No. de presas por larva) durante la primera experiencia de bagre sapo.

	días desde el inicio de la experiencia						
	2		4	5	6	7	8
No. de larvas	10	10	11	9	9	9	7
<i>Bosmina</i> (<i>huaronensis</i> + <i>longirostris</i>)	0,1	1,8	0,4	0,9	1,7	0,4	1,0
<i>Ceriodaphnia</i> <i>dubia</i>	--			--	--	--	--
<i>Daphnia</i> (<i>laevis</i> + <i>parvula</i>)		0,4	--	0,2	0,4	1,3	
<i>Diaphanosoma</i> <i>birgei</i>	--	0,3	--	0,2	--	--	--
<i>Moina micrura</i>	--	--		0,2	0,2	0,3	0,4
<i>Scapholeberis</i> <i>spinifera</i>	--	0,1	--	--	--	--	--
<i>Simocephalus</i> <i>vetulus</i>	--	0,1	0,1	--	--	--	--
calanoideos (*)		0,1	0,3	--	0,1	--	
<i>A. robustus</i>	0,3	3,0	2,6	0,6	--	0,9	1,9
ácaros	--	--	0,1	--	0,1	--	--
quironómidos larvas	2,8	4,7	4,6	4,0	4,4	5,3	3,0
pupas	--	--	--	--	0,1	0,7	--
ostrácodos	4,3	1,3	20,4	5,8	4,2	3,3	0,9

(*) de difícil determinación en los contenidos, en el ambiente se encontraban Notodiptomus anisitsi, N. incompositus y Diaptomus spiniger.

Tabla 2: Composición promedio (porcentajes) de la dieta de las larvas de bagre sapo durante la primera y segunda experiencia.

	1ra Exp.		2da Exp.	
	E 5	E 1	F 2	
Bosmina (huaronensis + longirostris)	6.6	1.7	3.8	
Daphnia laevis	2.9	16.0	2.5	
Daphnia parvula		5.8	5.7	
Moina micrura	1.5	6.9	6.0	
Acanthocyclops robustus	10.3	60.8	38.6	
Quironómidos	31.6	3.7	11.2	
Ostrácodos	45.4	1.9	28.4	
Otros	1.7	3.2	3.8	

Tabla 3 (a): Contenidos estomacales (No. de presas por larva) durante la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 1.

	días desde el inicio de la experiencia					
	2(*)	3(*)	4(*)	5	6	7
No. de larvas	10	8	12	10	9	10
Talla de las larvas	5,7	6,2	6,9	7,1	7,6	7,2
Alona sp.	---	---	---	---	---	---
Bosmina huaronensis	---	---	---	---	---	---
B. longirostris	---	---	---	---	---	---
Bosminopsis deitersi	---	---	0,1	---	---	---
Ceriodaphnia dubia	0,2	---	---	---	---	---
Chydorus pubescens	---	---	---	---	---	---
Daphnia laevis	---	---	---	---	0,1	0,1
D. parvula	---	---	---	---	---	---
Diaphanosoma birgei	0,1	0,5	0,1	---	---	---
Moina micrura	---	0,1	2,1	4,9	8,7	4,9
Scapholeberis spinifera	---	---	---	---	---	---
Acanthocyclops robustus						
adultos	---	---	---	1,0	0,6	0,8
copepoditos	0,7	3,0	0,6	11,6	6,8	5,4
nauplios	0,1	0,1	---	---	---	---
Calanoideos	---	---	---	0,1	---	---
Rotíferos	---	0,8	0,2	---	---	---
Ostrácodos	---	---	0,2	---	---	---
Quironómidos						
larvas	0,4	0,9	1,6	0,3	---	---
pupas	---	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	---	---

(*) Eudorina sp. formaba la mayor parte del volumen.

Tabla 3 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia					
	8	9	10	11	12	13
No. de larvas	10	11	10	12	11	11
Talla de las larvas	9,0	8,4	9,0	8,8	10,5	10,0
<i>Alona</i> sp.	---	---	---	---	---	---
<i>Bosmina huaronensis</i>	---	---	0,3	0,1	---	---
<i>B. longirostris</i>	---	---	---	---	---	0,1
<i>Bosminopsis deitersi</i>	---	---	---	---	---	---
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	---	0,1	0,2	---	---	---
<i>Chydorus pubescens</i>	---	---	---	---	---	---
<i>Daphnia laevis</i>	---	---	1,7	0,8	0,4	1,7
<i>D. parvula</i>	---	---	0,4	0,2	2,2	0,9
<i>Diaphanosoma birgei</i>	---	0,5	---	---	---	---
<i>Moina micrura</i>	7,2	2,3	4,4	0,3	2,3	3,7
<i>Scapholeberis spinifera</i>	---	---	---	2,9	---	0,1
<i>Acanthocyclops robustus</i>						
adultos	1,0	3,6	1,7	2,8	7,6	4,7
copepoditos	2,9	16,4	2,9	3,0	5,1	7,2
nauplios	---	---	---	0,1	---	---
Calanoideos		---	---	---	---	---
Rotíferos		---	---	---	---	---
Ostrácodos		0,1	0,2	0,6	0,1	0,3
Quironómidos						
larvas	0,1	---	---	0,2	0,1	---
pupas	---	---	---	---	0,2	0,1
Otros insectos	---	---	---	---	---	---

Tabla 3 (a): Continuación

	días desde el inicio de la experiencia					
	14	15	16	17	18	19
No. de larvas	10	10	9	10	10	10
Talla de las larvas	10,5	12,4	13,3	14,5	14,3	13,1
Alona sp.	--	--	--	--	--	--
Bosmina huaronensis	0,1	--	0,7	--	--	0,1
B. longirostris	--	--	1,6	0,9	1,4	0,5
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	--	--	--	0,2	0,1
Chydorus pubescens	--	--	--	--	--	--
Daphnia laevis	2,9	4,2	6,7	7,3	17,1	17,6
D. parvula	1,2	6,6	8,0	17,8	11,8	6,3
Diaphanosoma birgei	--	--	0,3	--	--	--
Moina micrura	1,3	2,6	4,8	8,2	4,7	2,1
Scapholeberis spinifera	1,7	1,2	0,8	0,2	0,3	1,1
Acanthocyclops robustus						
adultos	4,0	2,8	8,1	4,7	2,0	1,5
copepoditos	11,8	42,2	6,1	9,3	29,5	80,5
nauplios	0,2	--	--	--	--	--
Calanoideos						
Rotíferos	--	--	--	--	0,1	
Ostrácodos	0,1	0,4	0,7	0,1	0,2	0,6
Quironómidos						
larvas	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	0,2
pupas	--	0,1	0,1	--	0,3	0,1
Otros insectos	--	--	--	--	0,1	--

Tabla 3 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia					
	20	21	22	23	24	25
No. de larvas	9	10	8	10	10	10
Talla de las larvas	16,1	15,8	17,6	15,0	18,3	23,7
Alona sp.	---	---	---	---	---	---
Bosmina huaronensis	0,6	0,6	0,3	1,1	0,2	---
B. longirostris	1,0	1,7	3,2	2,7	0,6	0,4
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	---	---
Ceriodaphnia dubia	---	---	---	---	---	---
Chydorus pubescens	---	---	---	---	---	---
Daphnia laevis	31,1	27,2	29,3	17,4	0,6	
D. parvula	1,6	0,4	---	---		0,2
Diaphanosoma birgei	---	0,15	---	---	---	
Moina micrura	0,2	0,3	0,1	0,3	0,1	2,8
Scapholeberis spinifera	4,3	9,8	1,8	0,4		
Acanthocyclops robustus						
adultos	0,6	1,6	1,3	0,1	0,1	1,0
copepoditos	64,7	32,0	16,9	29,0	121,5	43,8
nauplios	0,3	0,1	0,1	0,2	---	---
Calanoides		0,1		0,1	---	
Rotíferos		---	---	---	---	
Ostrácodos	1,7	0,2	0,1	0,4	12,0	1,0
Quironómidos						
larvas	2,3	1,3	6,9	2,1	4,9	13,2
pupas	---	---	---	---	---	---
Otros insectos						0,1

Tabla 3 (b): Contenidos estomacales (No. de presas por larva) durante la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 2.

	días desde el inicio de la experiencia					
	2(*)	3(*)	4(*)	5	6	7
No. de larvas	9	8	9	12	9	10
Talla de las larvas	6,0	6,1	6,8	6,8	7,6	7,5
Alona sp.	---	---	---	---	---	0,1
Bosmina huaronensis	---	---	---	---	---	---
B. longirostris	---	---	0,1	---	---	---
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	---	---
Ceriodaphnia dubia	---	---	0,1	---	---	---
Chydorus pubescens	---	---	---	---	---	---
Daphnia laevis	---	---	---	0,2	0,1	---
D. parvula	---	---	---	---	---	---
Diaphanosoma birgei	---	---	---	---	---	---
Moina micrura	---	0,4	0,7	5,5	5,1	3,6
Scapholeberis spinifera	---	---	---	---	---	0,1
Acanthocyclops robustus						
adultos	---	---	0,3	0,3	0,8	0,7
copepoditos	0,1	1,0	2,3	15,8	8,4	5,0
nauplios	0,2	---	0,1	---	---	---
Calanoideos	---	---	---	0,1	0,1	---
Rotíferos	---	0,8	0,2	---	---	---
Ostrácodos	---	0,1	0,1	---	---	---
Quironómidos						
larvas	0,6	0,5	0,4	---	0,1	0,1
pupas	---	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	---	---

(*) Eudorina sp. formaba la mayor parte del volumen.

Tabla 3 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia					
	9	9	10	11	12	13
No. de larvas	12	8	10	11	11	10
Talla de las larvas	8,0	8,1	9,2	10,2	9,6	11,6
Alona sp.	---	---	---	---	---	---
Bosmina huaronensis	0,1	---	---	0,2	0,3	---
B. longirostris	---	---	---	---	---	---
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	---	---
Ceriodaphnia dubia	---	0,1	0,2	---	0,2	---
Chydorus pubescens	---	---	---	---	0,1	---
Daphnia laevis	---	---	0,1	0,6	0,2	1,0
D. parvula	0,1	---	0,1	---	0,5	0,2
Diaphanosoma birgei	---	---	---	---	---	---
Moina micrura	2,6	6,5	0,9	3,7	1,7	3,3
Scapholeberis spinifera	---	---	---	---	---	0,1
Acanthocyclops robustus						
adultos	3,2	4,4	6,2	9,5	6,9	10,6
copepoditos	7,3	7,9	8,2	9,3	7,0	6,3
nauplios	---	---	---	---	---	---
Calanoideos	---	---	---	---	0,1	---
Rotíferos	0,1	---	---	---	---	---
Ostrácodos	---	---	---	0,1	---	0,5
Quironómidos						
larvas	---	---	0,1	---	0,1	---
pupas	---	---	---	---	---	0,1
Otros insectos	---	---	---	---	---	---

Tabla 3 (b): Continuación

	días desde el inicio de la experiencia					
	14	15	16	17	18	19
No. de larvas	10	8	10	10	10	11
Talla de las larvas	11,4	12,6	12,9	13,6	15,6	14,4
Alona sp.	--	--	--	--	--	--
Bosmina huaronensis	--	2,3	0,5	0,3	0,9	0,7
B. longirostris	0,7	1,0	2,0	1,2	2,5	3,2
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	0,1	0,1	0,1	--	--
Chydorus pubescens	--	--	--	--	--	--
Daphnia laevis	0,7	4,3	2,3	2,4	3,0	3,2
D. parvula	2,0	8,6	10,2	18,8	7,3	5,1
Diaphanosoma birgei		--	--	--	--	--
Moina micrura	2,5	1,3	2,0	5,4	3,6	3,7
Scapholeberis spinifera	0,1	--	0,5	0,7	--	18,2
Acanthocyclops robustus						
adultos	14,2	5,5	6,1	8,5	8,7	4,8
copepoditos	11,4	8,0	3,8	4,1	18,5	89,7
nauplios	--	--	0,1	--	--	0,1
Calanoideos		--	--	--	--	--
Rotíferos	--	--	--	--	--	--
Ostrácodos	0,6	0,4	1,0	0,4	2,0	4,1
Quironómidos						
larvas	0,3	0,1	1,0	2,8	2,9	7,0
pupas	--	0,1	--	0,2	0,4	1,5
Otros insectos	--	--	--	--	--	--

Tabla 3 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia					
	20	21	22	23	24	25
	No. de larvas	10	10	11	10	10
Talla de las larvas	14,5	15,9	14,5	17,5	20,3	17,9
Alona sp.	0,1	--	--	--	--	--
Bosmina huaronensis	--	0,9	0,2	4,3	0,2	1,2
B. longirostris	0,1	2,7	1,5	4,0	--	4,4
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	--	--	--	--	--
Chydorus pubescens	--	--	--	--	--	--
Daphnia laevis	0,5	3,0	0,3	1,1	0,1	1,2
D. parvula	0,1	0,6	--	--	--	--
Diaphanosoma birgei	--	--	--	--	--	--
Moina micrura	0,1	0,3	0,1	0,7	0,1	1,0
Scapholeberis spinifera	2,1	1,7	--	0,2	--	--
Acanthacyclops robustus						
adultos	0,7	0,3	0,6	1,4	0,5	0,4
copepoditos	14,7	8,9	6,6	3,2	0,8	1,2
nauplios	--	--	--	--	--	--
Calanoideos	--	--	--	--	--	--
Rotíferos	--	--	--	--	--	--
Ostrácodos	5,9	15,9	55,4	4,1	71,3	94,8
Quironómidos						
larvas	3,6	20,3	18,1	17,2	13,5	9,9
pupas	0,1	--	0,1	0,5	--	--
Otros insectos	--	0,1	--	--	--	2,7

Tabla 4 (a): Abundancia (individuos / litro) en las muestras de plancton en la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 1.

	días desde el inicio de la experiencia				
	1	2	3	4	5
<i>Alona</i> sp.	---	---	---	---	---
<i>Bosmina huaronensis</i>	0,4	0,9	---	---	0,7
<i>B. longirostris</i>	---	0,4	0,6	0,9	---
<i>Bosminopsis deitersi</i>	---	1,3	0,3	---	---
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	---	---	---	---	---
<i>Chydorus pubescens</i>	---	---	---	---	---
<i>Daphnia laevis</i>	3,5	3,5	2,3	5,2	20,2
<i>D. parvula</i>	0,9	5,2	1,7	0,9	2,6
<i>Diaphanosoma birgei</i>	---	---	0,3	0,4	1,9
<i>Moina micrura</i>	165,7	76,5	233,7	131,3	212,6
<i>Scapholeberis spinifera</i>	2,2	0,4	1,5	2,6	---
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	0,8	0,8	2,6	3,5	1,9
copepoditos	99,1	56,5	93,9	76,1	93,9
nauplios	419,1	**	**	**	**
Calanoideos (*)	0,4	1,3	0,9	0,4	2,6
Rotíferos	81,2	**	**	**	**
Ostrácodos	---	0,4	---	---	---
Quironómidos					
larvas	6,1	1,3	0,3	0,4	---
pupas	---	---	---	---	---
Otros insectos					

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	6	7	8	9	10
<i>Alona</i> sp.	--	--	--	--	--
<i>Bosmina huaronensis</i>	0,5	--	--	1,0	0,4
<i>B. longirostris</i>	0,5	0,9	--	1,0	1,3
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	--	--	--	0,7	--
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	19,1	4,3	7,4	25,4	17,8
<i>D. parvula</i>	--	1,3	--	17,0	7,4
<i>Diaphanosoma birgei</i>	2,3	--	0,4	2,7	1,7
<i>Moina micrura</i>	167,0	98,2	42,2	23,8	16,1
<i>Scapholeberis spinifera</i>	2,3	4,8	2,6	2,3	6,5
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	23,8	10,0	6,6	18,0	8,2
copepoditos	84,7	67,4	30,4	24,1	18,7
nauplios	**	982,6	**	**	**
Calanoideos (*)	4,0	--	0,4	1,3	0,8
Rotíferos	**	84,1	**	**	**
Ostrácodos	--	0,4	--	--	--
Quironómidos					
larvas	3,0	--	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos					

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	11	12	13	14	15
Alona sp.	--	--	--		
Bosmina huaronensis	--	0,9	1,7	0,4	2,0
B. longirostris	0,4	0,9	--	0,4	2,6
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	--	--	0,4	2,0
Chydorus pubescens	--	--	--	--	--
Daphnia laevis	24,3	41,3	48,9	58,7	53,5
D. parvula	6,1	30,4	33,9	40,0	60,0
Diaphanosoma birgei	2,2	2,6	3,7	1,3	7,2
Moina micrura	6,5	23,0	25,2	28,7	20,9
Scapholeberis spinifera	9,6	5,7	5,0	14,0	2,0
Acanthocyclops robustus					
adultos	6,5	12,6	6,5	6,1	3,3
copepoditos	27,8	33,9	37,2	72,1	59,3
nauplios	**	**	1613,0	**	**
Calanoideos (*)	1,3	--	0,7	--	3,3
Rotíferos	**	**	19,6	--	--
Ostrácodos	--	--	--	--	--
Quironómidos					
larvas	--	--	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--	0,4

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	16	17	18	19	20
Alona sp.	--	--	--	--	--
Bosmina huaronensis	0,9	3,0	--	1,0	2,6
B. longirostris	0,9	1,7	4,9	1,0	2,0
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	1,3	0,5	--	--	0,7
Chydorus pubescens	--	--	--	--	--
Daphnia laevis	83,5	153,0	85,2	45,7	126,5
D. parvula	67,8	56,9	30,4	23,2	21,5
Diaphanosoma birgei	7,0	5,7	2,0	1,3	3,9
Moina micrura	32,2	34,8	10,4	13,4	9,1
Scapholeberis spinifera	1,7	9,2	20,0	12,4	36,5
Acanthocyclops robustus					
adultos	6,1	1,7	--	0,7	0,7
copepoditos	78,3	50,4	27,7	26,7	67,8
nauplios	**	**	**	487,0	**
Calanoideos (*)	7,0	1,2	2,6	0,4	0,7
Rotíferos	**	**	**	930,4	**
Ostrácodos	--	--	--	--	--
Quironómidos					
larvas	--	0,5	1,3	0,4	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--	--

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (a): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia			
	21	22	23	24
Alona sp.	---			---
Bosmina huaronensis	1,3	0,9	0,4	2,2
B. longirostris	7,8	14,0	3,3	3,9
Bosminopsis deitersi	--	--	---	--
Ceriodaphnia dubia	0,7	0,9		
Chydorus pubescens	--	--		
Daphnia laevis	112,8	22,6	5,7	3,9
D. parvula	21,5	6,1	2,0	1,3
Diaphanosoma birgei	9,1	10,8	9,6	24,3
Moina micrura	1,3	7,4	11,3	10,0
Scapholeberis spinifera	36,5	23,1	0,4	--
Acanthocyclops robustus				
adultos	0,7	--	0,4	--
copepoditos	101,1	104,7	107,7	75,2
nauplios	**	208,7	**	78,3
Calanoideos (*)	1,3	3,9	2,7	22,5
Rotíferos	**	3817,4	**	10513,0
Ostrácodos	---	--	--	
Quironómidos				
larvas	---	--	0,3	--
pupas	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	0,4

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (b): Abundancia (individuos / litro) en las muestras de plancton en la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 2.

	días desde el inicio de la experiencia				
	1	2	3	4	5
<i>Alona</i> sp.	--	--	--	--	--
<i>Bosmina huaronensis</i>	0,2	--	--	0,7	0,7
<i>B. longirostris</i>	0,2	--	0,9	0,4	1,3
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	0,4	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	--	--	--	--	--
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	0,7	--	2,2	2,0	1,3
<i>D. parvula</i>	0,9	--	3,9	3,3	2,6
<i>Diaphanosoma birgei</i>	0,3	0,4	2,6	1,3	1,3
<i>Moina micrura</i>	19,1	51,7	80,9	159,1	178,7
<i>Scapholeberis spinifera</i>	0,3	--	0,9	1,0	--
<i>Acantocyclops robustus</i>					
adultos	1,2	1,7	1,7	2,4	25,7
copepoditos	121,6	175,7	248,3	290,9	152,6
nauplios	929,0	**	**	**	**
Calanoideos (*)	0,5	1,7	3,5	7,6	7,2
Rotíferos	434,8	**	**	**	**
Ostrácodos	0,2	--	--	--	--
Quironómidos					
larvas	1,7	1,7	--	0,4	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	0,2	0,9	0,4	--	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	6	7	8	9	10
<i>Alona</i> sp.		--			
<i>Bosmina huaranensis</i>	0,3	--	0,4	0,9	0,4
<i>B. longirostris</i>	0,5	--	0,4	2,9	3,9
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,5	--	0,4	--	
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	2,3	1,3	2,2	0,9	0,4
<i>D. parvula</i>	6,1	2,6	1,7	6,7	18,7
<i>Diaphanosoma birgei</i>	2,6	--		0,6	0,9
<i>Moina micrura</i>	153,9	62,0	35,7	21,5	25,0
<i>Scapholeberis spinifera</i>	0,3	2,0	0,4	0,3	2,2
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	25,0	20,2	25,2	49,3	30,9
copepoditos	120,0	102,4	56,1	67,2	37,8
nauplios	**	973,9	**	**	**
Calanoideos (*)	4,1	2,0	0,4	0,6	--
Rotíferos	**	126,1	**	**	**
Ostrácodos	--	--	2,6	--	--
Quironómidos					
larvas	--	--	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	0,7	0,4	--	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.

(**) No hay estimación.

Tabla 4 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	11	12	13	14	15
<i>Alona</i> sp.			--		
<i>Eosmina huaronensis</i>	0,2	1,3	1,3	0,9	9,1
<i>E. longirostris</i>	0,7	2,9	1,3	3,9	2,0
<i>Eosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	--	0,3	--	--	
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	0,9	0,7	1,7	0,9	3,3
<i>D. parvula</i>	6,7	25,1	39,6	23,5	93,9
<i>Diaphanosoma birgei</i>	1,3	--	0,4		3,3
<i>Moina micrura</i>	17,8	12,7	12,2	3,0	16,3
<i>Scapholeberis spinifera</i>	7,4	8,4	1,7	33,0	4,4
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	14,3	9,2	4,3	0,9	23,5
copepoditos	28,3	11,4	18,3	7,0	18,9
nauplios	**	**	2613,0	**	**
Calanoideos (*)		0,6	0,4	--	0,7
Rotíferos	**	**	273,9	**	**
Ostrácodos	--	--	0,4	--	--
Quironómidos					
larvas	0,7	0,3	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	0,4	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	16	17	18	19	20
Alona sp.	--	--	--		
Bosmina huaronensis	5,2	3,2	3,0	1,3	15,7
B. longirostris	6,1	2,3	2,6	4,2	5,7
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	0,9	0,3	--	--	0,2
Chydorus pubescens	--	--	--	--	
Daphnia laevis	1,7	3,7	5,4	10,3	0,9
D. parvula	47,8	68,1	33,5	5,2	14,3
Diaphanosoma birgei	0,9	0,9	0,7	0,7	0,4
Moina micrura	27,0	10,1	7,2	5,6	12,2
Scapholeberis spinifera	0,9	4,1	4,3	5,7	5,0
Acanthocyclops robustus					
adultos	11,3	1,5	1,5	1,1	1,0
copepoditos	33,0	29,8	15,7	8,4	13,7
nauplios	**	**	**	171,0	**
Calanoideos (*)	--	0,9	0,4	--	1,1
Rotíferos	**	**	**	252,2	**
Ostrácodos	--	--	--	--	--
Quironómidos					
larvas	0,9	--	0,7	0,1	1,3
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--	--

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.

(**) No hay estimación.

Tabla 4 (b): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia			
	21	22	23	24
Alona sp.	---	--	---	--
Bosmina huaronensis	15,2	3,7	7,8	2,0
B. longirostris	18,7	9,1	4,3	2,4
Bosminopsis deitersi	---	--	---	---
Ceriodaphnia dubia	0,2	--	--	0,2
Chydorus pubescens	--	--	---	--
Daphnia laevis	2,0	--	0,4	0,2
D. parvula	14,1	1,1	3,0	0,9
Diaphanosoma birgei	0,7	1,1	0,9	2,8
Moina micrura	27,1	33,3	28,0	29,3
Scapholeberis spinifera	0,4	1,3	--	--
Acanthocyclops robustus				
adultos	2,2	4,8	0,7	0,2
copepoditos	--	--	---	---
nauplios	**	4,3	**	34,8
Calanoideos (*)	0,6	3,7	2,8	4,6
Rotíferos	**	478,3	**	3434,8
Ostrácodos	---	--	---	0,4
Quironómidos				
larvas	2,0	--	---	---
pupas	--	--	---	---
Otros insectos	--	--	---	--

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (c): Abundancia (individuos / litro) en las muestras de plancton en la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 3.

	días desde el inicio de la experiencia				
	1	2	3	4	5
<i>Alona</i> sp.		---		---	
<i>Bosmina huaronensis</i>	0,4	---	---		---
<i>B. longirostris</i>	0,9	0,4	---	4,0	1,7
<i>Bosminopsis deitersi</i>	---	---	---	---	---
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	---	---	---	---	---
<i>Chydorus pubescens</i>	---	---	---		
<i>Daphnia laevis</i>	1,3	3,0	---	4,0	1,7
<i>D. parvula</i>	24,3	23,9	37,4	51,0	53,9
<i>Diaphanosoma birgei</i>	---	---	0,9	1,2	0,5
<i>Moina micrura</i>	150,0	188,7	196,5	191,8	116,0
<i>Scapholeberis spinifera</i>	---	---	---	2,3	
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	9,1	11,2	13,1	15,6	28,4
copepoditos	144,3	181,3	564,3	442,3	670,8
nauplios	1215,2	**	**	**	**
Calanoideos (*)	0,8	3,5	5,2	9,2	7,0
Rotíferos	421,7	**	**	**	**
Ostrácodos	---	---	---	---	---
Quironómidos					
larvas	0,9	---	---	---	---
pupas	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	---

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (c): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	6	7	8	9	10
<i>Alona</i> sp.	--	--	--	--	--
<i>Bosmina huaronensis</i>	--	--	--	--	1,7
<i>B. longirostris</i>	1,1	6,5	--	5,7	1,7
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	--	--	--	--	0,7
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	1,1	1,1	2,6	5,7	0,9
<i>D. parvula</i>	63,0	44,6	14,8	111,3	66,1
<i>Diaphanosoma birgei</i>	1,1	--	--	--	--
<i>Moina micrura</i>	94,6	46,7	88,7	37,7	14,8
<i>Scapholeberis spinifera</i>	--	3,3	6,1	3,0	0,9
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	67,4	44,6	53,1	151,1	89,6
nauplios	591,0	335,9	491,3	350,7	192,2
	**	1734,8	**	**	**
Calanoideos (*)	16,3	7,6	2,6	1,0	1,7
Rotíferos	**	208,7	**	**	**
Ostrácodos		--	--	--	--
Quironómidos					
larvas	--	1,1	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (c): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	11	12	13	14	15
Alona sp.	---				
Eosmina huaronensis	0,9	0,5	0,5	0,7	6,4
B. longirostris	3,5	18,6	13,0	4,9	9,2
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	
Ceriodaphnia dubia	---	---	0,5	---	
Chydorus pubescens	---	---	---		---
Daphnia laevis	4,3	3,5	3,1	1,4	2,3
D. parvula	54,8	83,5	53,0	68,5	96,2
Diaphanosoma birgei		---			
Moina micrura	35,7	15,7	8,3	11,1	9,2
Scapholeberis spinifera	15,7	4,7	1,7	3,5	1,7
Acanthocyclops robustus					
adultos	379,6	148,4	64,9	204,6	265,7
copepoditos	271,3	170,4	73,0	167,0	161,2
nauplios	**	**	2669,6	**	**
Calanoideos (*)	1,8	1,5	1,5	0,6	1,0
Rotíferos	**	**	395,7	**	**
Ostrácodos		---	---	---	
Quironómidos					
larvas	---	---	---	---	---
pupas	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (c): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	16	17	18	19	20
Alona sp.			---		
Bosmina huaronensis	4,3	2,6	6,5	---	4,3
B. longirostris	18,3	8,7	7,8	31,0	24,3
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	---
Ceriodaphnia dubia		---	---	---	
Chydorus pubescens		---			
Daphnia laevis	4,3	3,5	3,9	0,9	0,9
D. parvula	93,0	61,7	26,7	27,0	87,8
Diaphanosoma birgei			1,3		---
Moina micrura	6,1	2,6	4,6	---	
Scapholeberis spinifera	0,9	---	---	1,4	0,9
Acanthocyclops robustus					
adultos	152,1	197,4	90,7	108,0	241,0
copepoditos	61,7	33,9	17,6	30,1	29,6
nauplios	**	**	**	900,0	**
Calanoideos (*)	1,8	---	1,3	0,9	---
Rotíferos	**	**	**	13,2	**
Ostrácodos	---	---	---	---	---
Quironómidos					
larvas	---	---	---	---	---
pupas	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	0,9

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (c): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia			
	21	22	23	24
<i>Alona</i> sp.	---	---	---	---
<i>Bosmina huaronensis</i>	16,5	2,6	3,0	4,0
<i>B. longirostris</i>	26,1	24,3	22,6	12,7
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	---	---	---	---
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	3,5	4,3	3,5	2,3
<i>D. parvula</i>	76,5	49,6	16,5	33,6
<i>Diaphanosoma birgei</i>	--	--	---	---
<i>Monina micrura</i>	---	--	---	---
<i>Scapholeberis spinifera</i>	2,6	--	---	---
<i>Acanthocyclops robustus</i>				
adultos	200,9	97,3	86,6	122,2
copepoditos	14,8	11,3	2,2	4,7
nauplios	**	691,3	**	1000,0
Calanoideos (*)	0,9	1,8	0,8	--
Rotíferos	**	56,5	**	200,0
Ostrácodos	0,9	--	0,9	0,5
Quironómidos				
larvas	---	--	---	---
pupas	--	---	---	---
Otros insectos	--	--	---	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.

(**) No hay estimación.

Tabla 4 (d): Abundancia (individuos / litro) en las muestras de plancton en la segunda experiencia de bagre sapo. Estanque 4.

	días desde el inicio de la experiencia				
	1	2	3	4	5
<i>Alona</i> sp.	---	---	---	**	---
<i>Bosmina huaronensis</i>		0,9	---	**	---
<i>B. longirostris</i>	1,7	---	---	**	---
<i>Bosminopsis deitersi</i>	---	---	0,5	**	---
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		---	---	**	---
<i>Chydorus pubescens</i>	---	---	---	**	---
<i>Daphnia laevis</i>	---	0,9	0,5	**	---
<i>D. parvula</i>	0,9	---	1,7	**	1,3
<i>Diaphanosoma birgei</i>	---	0,9	---	**	---
<i>Moina micrura</i>	393,9	506,1	205,7	**	25,2
<i>Scapholeberis spinifera</i>	---	---	---	**	---
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	4,3	5,3	11,2	**	3,9
copepoditos	228,7	156,5	132,2	**	26,5
nauplios	513,0	---	---	**	---
Calanoideos (*)	2,6	2,6	1,2	**	0,4
Rotíferos	313,0	---	---	**	---
Ostrácodos	---	---	---	**	---
Quironómidos					
larvas	12,2	---	0,5	**	---
pupas	---	---	---	**	---
Otros insectos	---	---	---	**	---

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (d): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	6	7	8	9	10
<i>Alona</i> sp.	--	--	--	--	--
<i>Bosmina huaronensis</i>	--	0,2	--	0,5	1,3
<i>B. longirostris</i>	1,3	0,5	--	0,4	0,9
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	--	--	--	--	--
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	--	0,5	1,7	0,8	--
<i>D. parvula</i>	1,7	1,2	3,5	1,3	0,9
<i>Diaphanosoma birgei</i>	--	--	--	--	--
<i>Moina micrura</i>	180,9	142,6	71,3	33,5	65,2
<i>Scapholeberis spinifera</i>	0,9	0,2	0,9	0,1	1,7
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	30,4	27,1	44,3	29,5	37,8
copepoditos	44,3	32,3	76,5	17,2	18,7
nauplios	**	478,9	**	**	**
Calanoideos (*)	9,5	1,9	--	0,4	0,8
Rotíferos	**	89,4	**	**	**
Ostrácodos	--	--	--	--	--
Quironómidos					
Jarvas	--	--	--	--	--
pupas	--	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (d): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	11	12	13	14	15
Alona sp.	---	---	---	---	---
Bosmina huaronensis	---	---	4,3	0,3	2,6
B. longirostris	0,4	0,4	0,9	1,0	1,3
Bosminopsis deitersi	---	---	---	---	---
Ceriodaphnia dubia	---	---	---	---	---
Chydorus pubescens	---	---	---	---	---
Daphnia laevis	0,4	3,0	0,4	2,0	3,9
D. parvula	---	0,9	7,4	0,7	9,8
Diaphanosoma birgei	---	---	---	---	---
Moina micrura	28,7	84,8	76,5	46,3	96,5
Scapholeberis spinifera	0,7	---	---	0,3	---
Acanthocyclops robustus					
adultos	33,9	30,0	32,5	17,0	20,2
copepoditos	19,6	36,5	107,0	39,5	115,4
nauplios	**	**	2500,0	**	**
Calanoideos (*)	0,4	0,9	0,9	2,6	2,0
Rotíferos	**	**	273,9	**	**
Ostrácodos		---	---	---	---
Quironómidos					
larvas	0,2	---	---	---	---
pupas	---	---	---	---	---
Otros insectos	---	---	---	---	---

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 4 (d): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia				
	16	17	18	19	20
<i>Alona</i> sp.		---	---	---	---
<i>Bosmina huaronensis</i>	1,0	1,7	1,7	1,3	1,9
<i>B. longirostris</i>	1,0	0,9	1,7	6,1	1,4
<i>Bosminopsis deitersi</i>	--	--	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,3	0,3	--	--	--
<i>Chydorus pubescens</i>	--	--	--	--	--
<i>Daphnia laevis</i>	5,5	3,3	4,3	1,7	9,2
<i>D. parvula</i>	16,2	18,9	10,8	7,8	27,5
<i>Diaphanosoma birgei</i>	--	--	--	---	--
<i>Moina micrura</i>	84,3	61,7	26,7	7,0	38,1
<i>Scapholeberis spinifera</i>	0,3	0,4	--	1,3	0,5
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
adultos	17,2	26,9	9,0	12,2	15,6
copepoditos	97,4	81,8	112,2	70,0	110,3
nauplios	**	**	**	1239,1	**
Calanoideos (*)	1,8	2,9	2,0	0,8	1,9
Rotíferos	**	**	**	65,2	**
Ostrácodos	---	--	0,3	--	0,2
Quironómidos					
larvas	---	--	1,0	---	---
pupas	---	--	---	---	---
Otros insectos	--	--	--	--	--

(*) *Diaptomus spiniger*, *Notodiaptomus anisitsi* y *N. incompositus*.

(**) No hay estimación.

Tabla 4 (d): Continuación.

	días desde el inicio de la experiencia			
	21	22	23	24
Alona sp.	--	--	--	--
Bosmina huaronensis	7,0	1,7	4,3	2,6
B. longirostris	0,9	1,4	1,7	3,0
Bosminopsis deitersi	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	--	--	--
Chydorus pubescens	--	--	--	--
Daphnia laevis	17,4	13,6	32,2	5,6
D. parvula	33,9	20,5	93,9	61,3
Diaphanosoma birgei	--	--	--	--
Moina micrura	35,7	28,7	42,6	23,9
Scapholeberis spinifera	4,3	0,5	4,3	0,9
Acanthocyclops robustus				
adultos	18,2	26,6	10,5	25,2
copepoditos	99,1	51,8	59,1	74,7
nauplios	**	1676,1	**	2343,5
Calanoideos (*)		3,1	--	2,6
Rotíferos	**	104,3	**	400,0
Ostrácodos	0,9	0,5	2,6	1,3
Quironómidos				
larvas	--	--	--	0,4
pupas	--	--	--	--
Otros insectos	--	--	--	--

(*) Diaptomus spiniger, Notodiaptomus anisitsi y N. incompositus.
 (**) No hay estimación.

Tabla 5: Niveles de significación de los análisis de varianza de doble entrada con mediciones repetidas realizados sobre las biomásas de los tres grupos de zooplanctones en la segunda experiencia de bagre sapo. Las fuentes de variación son: presencia o ausencia de peces (F), tiempo transcurrido desde la siembra (D) y la interacción entre ambos factores (F x D).

grupo de zooplanctones	F	D	F x D
A.robustus	.003	.022	.013
Macroherbivoros	.481	.009	.008
Rotíferos	.125	.052	.039

Tabla 6: Comparaciones entre estanques de las distribuciones de tallas de los macroherbivoros (prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras), en la segunda experiencia de bagre sapo.

Fecha	Pares de estanques					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
18/10	NS	1<3	NS	NS	NS	4<3
24/10	NS	NS	1<4	NS	2<4	NS
30/10	NS	NS	4<1	NS	4<2	4<3
5/11	NS	3<1	NS	NS	NS	NS
10/11	2<1	1<3	1<4	2<3	2<4	3<4

a<b: significa que la talla en el estanque 'a' es significativamente menor que la talla en el estanque 'b'.

NS: diferencia no significativa.

Nivel de significación: 0,05

Tabla 7: Correlaciones entre la biomasa de los rotíferos y algunas de las variables de los crustáceos, en la segunda experiencia de bagre sapo.

Variable	N	r	Prob. $ r \geq 0$
A. robustus			
Biomasa (ad. + cop.)	20	-0.43	0.061
Abundancia (ad. + cop.)	20	-0.31	0.188
Peso medio (ad. + cop.)	20	-0.41	0.070
Biomasa (nauplios)	20	-0.52	0.018
Macroherbivoros			
Biomasa	20	-0.20	0.396
Abundancia	20	-0.11	0.659
Peso medio	20	-0.23	0.319

Tabla 8: Sobrevida de las larvas y biomasa total cosechada en la experiencia de pejerrey.

	E1	E2	E3	E4
Número de larvas sembradas	4500	4722	8670	8157
Número de larvas cosechadas	1144	1829	1234	1400
Sobrevida (%)	25,4	38,7	14,2	17,2
Peso medio de las larvas cosechadas (mg de peso fresco)	310,86	614,50	337,81	543,44
Biomasa total cosechada (g de peso fresco)	355,6	1123,9	416,9	760,8

Tabla 9: Análisis de la varianza de doble entrada con mediciones repetidas realizado sobre los largos totales de las larvas de pejerrey. Las fuentes de variación son: presencia o ausencia de peces (P), tiempo transcurrido desde la siembra (D) y la interacción entre ambos factores (P x D).

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Prob.
P	1	0,1225994	0,1225994	8,69	0,052
S (P)	2	0,02820121	0,01410061		
D	5	10,86753	2,173507	413,48	0,000
P x D	5	0,1307421	0,02614843	4,97	0,015
error	10	0,05256632	0,005256631		
Aj. Tot	23	11,20164	0,4870279		

Tabla 10 (a): Contenidos estomacales (número de presas / larva) durante la experiencia de pejerrey. Estanque 1.

Fecha	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
No. de larvas	11	10	9	10	10
Talla de las larvas	9,8	15,7	23,0	27,3	40,2
Copépodos					
<i>Acanthocyclops robustus</i>					
ad. + cop.	0,18	--	0,11	--	2,5
nauplios	15,72	7,00	0,55	--	--
<i>Notodiaptomus incompositus</i>					
ad. + cop.	--	0,10	0,33	5,1	0,4
nauplios	1,09	0,40	--	--	--
Cladóceros					
<i>Alona</i> sp.	--	18,50	17,88	6,9	74,5
<i>Bosmina huaronensis</i>	--	--	--	--	--
<i>B. longirostris</i>	0,09	3,8	--	--	--
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,09	21,40	--	0,4	14,6
<i>Chydorus</i> sp.	0,36	4,19	7,88	1,9	15,3
<i>Daphnia similis</i>	--	--	--	0,3	--
<i>Diaphanosoma birgei</i>	--	--	--	--	0,10
<i>Simocephalus vetulus</i>	--	--	--	2,4	1,20
Rotíferos					
Bdelloideo	--	--	1,66	9,1	--
<i>Brachionus angularis</i>	29,63	0,30	--	--	--
<i>Cephalodella</i> sp.	--	--	--	--	--
<i>Collotheca pelagica</i>	--	--	--	--	--
<i>Conochilus dossuarius</i>	--	--	--	--	--
<i>Filinia longiseta</i>	--	--	--	--	--
<i>Keratella cochlearis</i>	--	0,10	26,44	0,60	--
<i>K. tecta</i>	--	0,70	24,88	1,10	--
<i>K. tropica</i>	--	--	0,66	--	--
<i>Lecane bulla</i>	--	--	--	--	--
<i>L. closterocerca</i>	--	0,10	--	--	--
<i>L. flexilis</i>	--	--	--	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	--	--	--
<i>Lepadella ovalis</i>	--	--	--	--	--
<i>Polyarthra vulgaris</i>	--	--	--	--	--
<i>Pompholix sulcata</i>	--	--	--	--	--
<i>Testudinella patina</i>	--	--	--	--	--
<i>Trichocerca similis</i>	0,27	0,10	--	--	--
Ostrácodos	--	--	--	3,00	76,20
Quironómidos	--	5,4	14,77	2,20	4,9

Tabla 10 (b): Contenidos estomacales (número de presas / larva) durante la experiencia de pejerrey. Estanque 2.

Fecha	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
No. de larvas	11	10	10	10	9
Talla de las larvas	11,27	18,3	24,2	27,4	46,8
Copépodos					
Acanthocyclops robustus					
ad. + cop.	5,63	4,00	1,4	1,50	23,66
nauplios	28,09	44,90	1,6	0,1	0,33
Notodiaptomus incompositus					
ad. + cop.	--	2,00	--	--	2,11
nauplios	6,54	--	0,4	--	--
Cladóceros					
Alona sp.	--	--	0,20	--	1,22
Bosmina huaronensis	--	--	--	--	--
B. longirostris	--	0,70	0,10	--	--
Ceriodaphnia dubia	1,72	14,40	--	--	0,11
Chydorus sp.	--	--	--	--	1,88
Daphnia similis	--	0,20	--	--	--
Diaphanosoma birgei	--	--	--	--	--
Simocephalus vetulus	--	--	5,2	--	6,77
Rotíferos					
Bdelloideo	--	--	--	--	--
Brachionus angularis	0,81	25,50	39,59	47,5	--
Cephalodella sp.	--	--	--	--	--
Collotheca pelagica	--	--	--	--	--
Conochilus dossuarius	--	--	--	0,1	--
Filinia lungiseta	--	--	--	--	--
Keratella cochlearis	--	--	6,3	15,9	144,11
K. tecta	0,09	0,10	32,00	599,2	42,0
K. tropica	--	--	19,5	103,7	15,11
Lecane bulla	--	--	0,20	3,2	1,0
L. closterocerca	--	--	--	3,3	--
L. flexilis	--	--	--	--	--
L. obtusa	--	--	--	1,1	--
Lepadella ovalis	--	--	--	0,3	0,11
Polyarthra vulgaris	--	--	--	--	--
pompholix sulcata	--	--	--	--	--
Testudinella patina	--	--	--	--	--
Trichocerca similis	--	--	--	--	--
Ostrácodos	--	0,10	163,7	50,60	7,55
Quironómidos	--	0,20	1,7	2,20	11,77

Tabla 10 (c): Contenidos estomacales (número de presas / larva) durante la experiencia de pejerrey. Estanque 3.

Fecha	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
No. de larvas	10	10	8	10	10
Talla de las larvas	10,5	13,1	15,25	23,2	37,4
Copépodos					
Acanthocyclops robustus					
ad. + cop.	--	--	0,37	--	5,0
nauplio	96,7	3,00	1,00	--	0,7
Notodiaptomus incompositus					
ad. + cop.	--	0,20	--	--	--
nauplios	0,3	--	0,12	--	--
Cladóceros					
Alona sp.	--	0,70	1,12	--	--
Bosmina huaronensis	--	--	--	--	--
B. longirostris	--	--	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	--	1,8	0,37	--	0,5
Chydorus sp.	--	--	--	--	1,3
Daphnia similis	--	--	--	--	--
Diaphanosoma birgei	--	--	--	--	--
Simocephalus vetulus	--	--	0,50	3,9	1,0
Rotíferos					
Edelloideo	--	8,89	1,25	--	--
Erachionus angularis	--	--	10,87	102,0	364,8
Cephalodella sp.	--	--	--	--	--
Collotheca pelagica	--	--	--	--	--
Conochilus dossuarius	--	--	--	--	--
Filinia longiseta	--	--	--	--	--
Keratella cochlearis	--	--	--	111,0	897,5
K. tecta	0,4	--	--	87,0	235,18
K. tropica	--	--	--	12,7	52,3
Lecana bulla	7,6	51,9	61,75	0,5	0,3
L. closterocerca	--	2,09	0,5	0,3	--
L. flexilis	0,1	--	--	--	--
L. obtusa	--	--	1,62	0,2	--
Lepadella ovalis	0,2	0,70	0,37	0,7	--
Polyarthra vulgaris	--	--	--	--	--
Pompholix sulcata	--	--	--	--	--
Testudinella patina	--	--	--	--	--
Trichocerca similis	--	--	--	--	--
Ostrácodos	--	0,10	25,37	17,4	23,0
Quironómidos	1,5	12,40	4,75	0,5	4,0

Tabla 10 (d): Contenidos estomacales (número de presas / larva) durante la experiencia de pejerrey. Estanque 4.

Fecha	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
No. de larvas	11	10	10	9	10
Talla de las larvas	10,54	14,3	16,6	20,4	48,0
Copépodos					
Acanthocyclops robustus					
ad. + cop.	0,09	0,10	0,10	0,33	17,29
nauplios	1,27	0,50	0,50	--	1,2
Notodiaptomus incompositus					
ad. + cop.	--	--	--	1,0	--
nauplios	0,09	--	--	1,77	--
Cladóceros					
Alona sp.	--	--	0,40	0,55	0,3
Bosmina huaronensis	1,00	--	--	--	--
B. longirostris	--	2,80	--	--	--
Ceriodaphnia dubia	14,36	1,80	--	--	--
Chydorus sp.	--	--	--	0,66	2,6
Daphnia similis	--	--	--	--	--
Diaphanosoma birgei	--	--	--	--	--
Simocephalus vetulus	--	--	--	--	0,9
Rotíferos					
Edelloideo	--	0,90	0,30	1,00	72,9
Brachionus angularis	0,81	0,10	0,40	102,55	174,6
Cephalodella sp.	--	--	--	--	--
Collotheca pelagica	--	--	--	--	--
Conochilus dossuarius	--	--	--	--	--
Filinia longiseta	--	--	--	--	--
Keratella cochlearis	--	0,30	122,10	1,22	1093,0
K. tecta	--	3,20	9,20	0,77	302,4
K. tropica	--	--	--	--	78,0
Lecane bulla	0,09	--	0,30	0,44	--
L. closterocerca	--	0,2	0,20	1,44	--
L. flexilis	--	--	--	--	--
L. obtusa	--	--	0,40	3,44	--
Lepadella ovalis	--	--	0,80	26,55	--
Polyarthra vulgaris	--	--	--	--	--
Pompholix sulcata	--	--	--	0,11	--
Testudinella patina	--	--	--	--	--
Trichocerca similis	--	--	1,4	0,11	--
Ostrácodos	--	14,5	93,00	27,33	75,5
Quironómidos	--	1,4	0,60	2,00	7,2

Tabla 11: Comparaciones entre las distribuciones de talla del zooplancton (prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras) en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey (P) y en el ambiente (Z).

Fecha	E1	E2	E3	E4	E5	E6
27/10/87	NS	P>Z	NS	P>Z		
6/11/87	P>Z	NS	NS	P>Z		
20/11/87	P>Z	NS	NS	NS		
11/12/87	P>Z	NS	NS	Z>P	Z>P	P>Z
11/ 1/88	P>Z	P>Z	NS	NS		

NS: no significativo

Nivel de significación: 0,05

Tabla 12: Comparaciones entre las distribuciones de talla de los cladoceros (prueba de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras) en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey y en el ambiente

Fecha	E1	E2	E3	E4	E5	E6
27/10/87	NS	NS	NS	NS		
6/11/87	NS	NS	NS	NS		
20/11/87	NS	*	*	NS		
11/12/87	NS	*	*	NS	NS	NS
11/ 1/88	NS	NS	*	*		

* ausentes en los contenidos y/o en el ambiente.

NS: no significativo.

Nivel de significación: 0,05

Tabla 13: Valores del índice de selectividad (Li) de las presas que contribuyeron en más de 5% a la dieta de las larvas de pejerrey al menos en una oportunidad.

Estanque	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
<u>Acanthocyclops robustus</u>					
1	-0,229	-0,137	-0,006	-0,074	-0,326
2	0,093	-0,008	-0,025	-0,012	-0,012
3	0,401 *	-0,224	-0,079	-0,15	-0,055 *
4	-0,036	-0,368 *	-0,045	-0,286	-0,004
<u>Alona sp.</u>					
1	-0,001	0,294 *	0,187	0,203	0,372 *
2	-0,001	-0,001	0,000	0,000	0,004
3	-0,001	0,007	0,010	0,000	0,000
4	0,000	-0,001	0,000	0,002	0,000
<u>Ceriodaphnia dubia</u>					
1	-0,008	0,323 *	0,000	0,011	0,067
2	0,033	0,123	0,000	0,000	0,000
3	0,073	0,020	0,003	0,000	0,000
4	0,786 *	0,067	0,000	0,000	0,000

* valor absoluto mayor que el doble del desvío standard.

Tabla 13: Continuación.

Estanque	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
	<u>Brachionus angularis</u>				
1	0,541 *	-0,002	-0,002	-0,019	0,000
2	-0,088 *	-0,032	0,102	0,036	-0,066
3	-0,338	-0,219	0,017	0,147	0,033 *
4	-0,733 *	-0,035	-0,005	0,210 *	-0,023
	<u>Keratella tecta</u>				
1	-0,150	-0,429 *	-0,125 *	-0,385	-0,002
2	-0,012	-0,085 *	-0,099	-0,108 *	-0,022
3	0,000	-0,085	-0,147	0,041	0,109 *
4	-0,006	-0,062	-0,032	-0,018	-0,036
	<u>Lecane bulla</u>				
1	0,000	0,000	0,000	-0,008	0,000
2	0,000	-0,003	-0,004	0,001	-0,007
3	-0,118 *	0,438 *	0,495 *	0,001	0,000
4	-0,001	-0,058	-0,004	-0,013	0,000
	<u>Ostrácoda</u>				
1	-0,001	0,000	-0,001	0,090	0,372 *
2	-0,001	0,000	0,601 *	0,060	0,029
3	0,000	0,000	0,230	0,051	0,009
4	-0,063	0,464 *	0,404	0,150	0,172

* valor absoluto mayor al doble del desvío estandar.

Tabla 14 (a): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplancton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 1.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
<i>A. robustus</i>						
ad. + cop.	5,6	1,6	0,2	0,0	0,2	2,6
nauplio	18,8	326,8	482,6	9,8	21,7	202,2
<i>N. incompositus</i>						
ad. + cop.	23,1	7,5	3,0	1,2	1,1	0,7
nauplios	17,4	44,9	95,7	55,4	18,5	8,7
Cladóceros						
<i>Alona</i>	--	0,2	5,9	0,4	1,6	12,8
<i>B. huaronensis</i>	--	0,2	--	--	--	--
<i>B. longirostris</i>	2,3	0,2	11,3	--	--	--
<i>Ceriodaphnia</i>	4,7	5,4	41,5	--	0,1	5,8
<i>Chydorus</i>	2,6	15,4	20,2	0,0	1,0	16,4
<i>D. similis</i>	--	--	0,7	--	--	--
<i>Diaphanosoma</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Simocephalus</i>	--	--	--	--	0,1	6,4
Rotíferos						
<i>Edelloideo</i>	9,4	0,7	--	--	--	1,1
<i>B. angularis</i>	--	48,6	13,0	1,1	5,4	--
<i>Cephalodella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Collotheca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Conochilus</i>	1,4	--	--	--	2,2	--
<i>Filinia</i>	0,7	--	--	--	1,1	--
<i>K. cochlearis</i>	1,4	28,3	360,9	442,4	91,3	338,0
<i>K. tecta</i>	23,9	87,0	851,3	326,1	122,8	1,1
<i>K. tropica</i>	--	--	8,7	--	1,1	1,1
<i>L. bulla</i>	--	--	--	--	2,2	--
<i>L. closterocerca</i>	2,9	9,4	4,3	--	8,7	--
<i>L. flexilis</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	--	--	1,1	--
<i>L. ovalis</i>	1,4	--	--	1,1	2,2	3,3
<i>Polyarthra</i>	12,3	1,4	17,4	6,5	10,9	--
<i>P. sulcata</i>	3,6	0,7	--	--	--	--
<i>Testudinella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>T. similis</i>	9,4	4,3	17,4	--	--	2,2
Ostrácodos	--	0,1	--	0,0	0,0	18,1
Quironómidos	0,4	0,2	2,0	0,7	0,3	1,0

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 14 (b): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplankton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 2.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
<i>A. robustus</i>						
ad. + cop.	13,1	53,9	1,5	0,1	--	0,0
nauplios	38,4	828,3	1060,9	27,5	32,6	26,1
<i>N. incompositus</i>						
ad. + cop.	25,3	4,4	3,3	11,7	0,4	0,1
nauplios	3,6	65,2	47,8	62,3	3,3	4,3
Cladóceros						
<i>Alona</i>	0,6	1,1	2,0	--	00	0,1
<i>B. huaronensis</i>	--	0,4	0,2	--	--	--
<i>B. longirostris</i>	2,6	3,3	2,6	--	--	--
<i>Ceriodaphnia</i>	7,8	8,0	6,3	--	--	0,1
<i>Chydorus</i>	--	0,7	0,7	--	--	0,1
<i>D. similis</i>	0,2	--	--	--	--	--
<i>Diaphanosoma</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Simocephalus</i>	--	--	--	--	--	0,0
Rotíferos						
<i>Edelloideo</i>	0,7	--	4,3	0,7	--	--
<i>B. angularis</i>	294,2	117,4	660,9	39,1	58,7	130,4
<i>Cephalodella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Collotheca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Conochilus</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Filinia</i>	--	--	--	--	9,8	21,7
<i>K. cochlearis</i>	--	2,2	65,2	171,7	156,5	1273,9
<i>K. tecta</i>	1,4	15,2	182,6	197,8	2308,7	369,6
<i>K. tropica</i>	--	--	--	18,1	120,7	130,4
<i>L. bulla</i>	--	--	4,3	3,6	6,5	21,7
<i>L. closteroerca</i>	--	2,2	4,3	0,7	16,3	--
<i>L. flexilis</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	--	--	9,8	--
<i>L. ovalis</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Polyarthra</i>	--	2,2	65,2	381,9	42,4	8,7
<i>P. sulcata</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Testudinella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>T. similis</i>	--	--	8,7	--	3,3	17,4
Ostrácodos	0,4	0,4	0,4	--	1,9	0,2
Quironomidos	--	--	23,3	--	0,1	0,1

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 14 (c): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplankton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 3.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
<i>A. robustus</i>						
ad. + cop.	4,3	3,0	0,2	--	0,0	0,1
nauplios	48,6	185,5	41,1	13,0	39,1	156,5
<i>N. incompositus</i>						
ad. + cop.	29,1	0,9	0,6	0,3	1,8	0,1
nauplios	12,3	5,8	3,3	37,5	56,5	8,7
Cladóceros						
<i>Alona</i>	0,2	0,1	0,2	0,0	--	--
<i>B. huaronensis</i>	0,2	0,0	0,0	--	--	--
<i>B. longirostris</i>	--	0,3	0,1	--	--	--
<i>Ceriodaphnia</i>	3,0	1,7	0,2	--	--	--
<i>Chydorus</i>	--	0,0	0,1	0,0	--	--
<i>D. similis</i>	--	--	0,1	--	--	--
<i>Diaphanosoma</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Simocephalus</i>	--	--	--	--	0,0	--
Rotíferos						
<i>Bdelloideo</i>	5,8	--	5,2	0,5	--	--
<i>B. angularis</i>	18,8	144,2	32,0	12,0	408,7	608,7
<i>Cephalodella</i>	0,7	0,7	--	--	--	--
<i>Collotheca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Conochilus</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Filinia</i>	--	--	--	--	17,4	--
<i>K. cochlearis</i>	--	0,7	5,9	26,1	1400,0	1495,7
<i>K. tecta</i>	2,9	1,4	12,4	21,7	569,6	391,3
<i>K. tropica</i>	--	--	--	2,7	34,8	87,0
<i>L. bulla</i>	6,5	78,3	28,7	9,8	--	--
<i>L. closterocerca</i>	--	4,3	5,9	1,1	8,7	--
<i>L. flexilis</i>	--	0,7	--	--	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	1,3	3,3	--	8,7
<i>L. ovalis</i>	4,3	--	--	8,0	8,7	--
<i>Polyarthra</i>	0,7	--	3,9	12,0	78,3	87,0
<i>P. sulcata</i>	0,7	--	--	--	--	--
<i>Testudinella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>T. similis</i>	0,7	--	1,3	--	--	17,4
Ostrácodos	0,2	--	0,0	0,0	--	--
Quironómidos	0,6	0,2	3,9	0,2	0,3	--

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 14 (d): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplancton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 4.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
A. robustus						
ad. + cop.	41,6	11,1	0,1	0,0	0,0	--
nauplios	52,2	173,9	36,2	26,1	40,8	34,8
N. incompositus						
ad. + cop.	18,3	5,8	0,2	0,9	0,1	0,3
nauplios	31,9	4,3	7,6	6,5	0,5	8,7
Cladóceros						
Alona	0,2	--	0,1	0,2	0,1	--
B. huaronensis	6,5	4,8	0,1	--	--	--
B. longirostris	5,7	1,5	0,1	--	0,0	--
Ceriodaphnia	12,8	38,5	0,2	--	--	--
Chydorus	--	--	0,0	0,0	0,0	--
D. similis	--	--	0,0	--	--	--
Diaphanosoma	--	--	--	--	--	--
Simocephalus	--	--	--	--	--	--
Rotíferos						
Edelloideo	1,4	--	1,4	0,7	--	243,5
B. angularis	215,9	1256,5	3,6	3,6	54,3	582,6
Cephalodella	2,2	--	--	--	--	--
Collotheca	--	--	--	--	--	26,1
Conochilus	--	--	--	--	0,5	--
Filinia	--	--	--	--	0,5	43,5
K. cochlearis	--	--	7,6	465,9	9,2	3643,5
K. tecta	0,7	8,7	17,4	40,6	3,2	1008,7
K. tropica	--	--	--	2,2	--	260,9
L. bulla	2,2	8,7	5,4	2,9	2,2	--
L. closterocerca	--	--	3,6	0,7	10,3	17,4
L. flexilis	--	--	--	--	--	--
L. obtusa	--	--	0,7	4,3	3,8	--
L. ovalis	0,7	--	--	3,6	14,7	--
Polyarthra	1,4	--	--	2,9	0,5	8,7
P. sulcata	--	--	--	--	--	--
Testudinella	--	--	--	--	--	--
T. similis	--	--	--	2,2	1,1	8,7
Ostrácodos	--	100,2	9,1	0,3	0,9	0,0
Quironómidos	1,1	--	0,3	0,3	0,3	0,1

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 14 (e): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplancton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 5.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
<i>A. robustus</i>						
ad. + cop.	7,6	332,0	607,5	56,5	3,7	29,2
nauplios	45,7	900,0	1075,4	1269,6	59,8	447,8
<i>N. incompositus</i>						
ad. + cop.	10,1	6,6	30,2	17,3	3,8	43,0
nauplios	18,5	91,3	55,1	28,3	7,2	87,0
Cladóceros						
<i>Alona</i>	--	--	--	--	--	--
<i>B. huaronensis</i>	1,1	0,7	2,3	168,1	0,5	42,6
<i>B. longirostris</i>	1,1	2,6	1,2	--	17,6	14,3
<i>Ceriodaphnia</i>	0,7	17,6	134,5	318,8	32,3	36,5
<i>Chydorus</i>	--	0,7	--	--	--	--
<i>D. similis</i>	--	--	--	184,1	15,1	--
<i>Diaphanosoma</i>	--	--	--	--	1,0	48,3
<i>Simocephalus</i>	--	1,3	--	1,4	--	--
Rotíferos						
<i>Bdelloideo</i>	1,1	--	--	--	--	21,7
<i>B. angularis</i>	29,3	622,8	153,6	8,7	--	34,8
<i>Cephalodella</i>	290,2	--	--	--	--	--
<i>Collotheca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Conochilus</i>	--	--	--	--	0,7	--
<i>Filinia</i>	--	--	--	--	--	--
<i>K. cochlearis</i>	10,9	13,0	13,0	8,7	--	330,4
<i>K. tecta</i>	35,9	19,6	13,0	17,4	0,7	87,0
<i>K. tropica</i>	--	--	--	--	0,7	508,7
<i>L. bulla</i>	1,1	3,3	--	--	--	--
<i>L. closterocerca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. flexilis</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. ovalis</i>	2,2	--	--	--	0,7	--
<i>Polyarthra</i>	14,1	--	--	--	0,7	--
<i>P. sulcata</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Testudinella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>T. similis</i>	--	--	--	--	--	--
Ostrácodos	2,0	11,1	15,1	46,4	11,0	
Quironómidos	0,7		3,5			

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 14 (f): Abundancia (individuos /litro) de las muestras de zooplancton durante la experiencia de pejerrey. Estanque 6.

	fecha					
	19/10	27/10	6/11	20/11	11/12	11/1
Copépodos						
<i>A. robustus</i>						
ad. + cop.	38,1	373,3	470,7	110,9	7,8	60,9
nauplios	38,0	491,3	787,0	841,3	884,8	271,0
<i>N. incompositus</i>						
ad. + cop.	57,4	7,0	16,3	6,5	14,8	78,3
nauplios	18,5	17,4	54,3	73,9	30,4	127,5
Cladóceros						
<i>Alona</i>	0,4	0,6	--	5,2	1,7	--
<i>B. huaronensis</i>	0,2	--	--	3,4	0,9	2,2
<i>B. longirostris</i>	8,5	9,9	22,0	32,6	33,9	2,2
<i>Ceriodaphnia</i>	0,7	10,4	205,2	23,5	97,4	288,0
<i>Chydorus</i>	--	1,2	--	--	--	--
<i>D. similis</i>	--	--	16,2	90,0	--	3,3
<i>Diaphanosoma</i>	--	--	--	--	--	1,1
<i>Simocephalus</i>	--	--	--	--	--	--
Rotíferos						
<i>Bdelloideo</i>	--	--	--	--	--	4,3
<i>B. angularis</i>	72,8	39,1	41,3	--	--	4,3
<i>Cephalodella</i>	12,0	--	--	--	--	--
<i>Collotheca</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Conochilus</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Filinia</i>	--	--	--	--	--	--
<i>K. cochlearis</i>	1,1	--	--	2,2	--	24,6
<i>K. tecta</i>	2,2	--	--	--	--	8,7
<i>K. tropica</i>	--	--	--	--	--	23,2
<i>L. bulla</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. closterocerca</i>	1,1	--	--	--	--	--
<i>L. flexilis</i>	--	--	--	2,2	--	--
<i>L. obtusa</i>	--	--	--	--	--	--
<i>L. ovalis</i>	1,1	--	--	--	--	--
<i>Polyarthra</i>	--	--	--	--	--	--
<i>P. sulcata</i>	--	--	--	--	--	--
<i>Testudinella</i>	--	--	--	--	--	--
<i>T. similis</i>	7,6	--	--	--	--	--
Ostrácodos	0,2	1,2	3,5	1,3	10,4	14,1
Quironómidos	--	--	--	--	--	--

Nombres específicos como en tabla 10

Tabla 15: Niveles de significación de los análisis de varianza de doble entrada con mediciones repetidas realizados sobre las biomásas de los cuatro grupos de zooplancton en la experiencia de pejerrey. Las fuentes de variación son: presencia o ausencia de peces (P), tiempo transcurrido desde la siembra (D) y la interacción entre ambos factores (P x D).

grupo de zooplancton	P	D	P x D
A. robustus	0,000	0,001	0,014
N. incompositus	0,000	0,002	0,058
Cladóceros	0,017	0,044	0,006
Rotíferos	0,455	0,097	0,052

Tabla 16: Porcentaje sumado (en el contenido estomacal y en el ambiente) de las presas cuya representación en la dieta de las larvas de pejerrey fue mayor que 5 por ciento. Entre paréntesis se indica el número de especies que cumplieron con dicha condición.

Fecha	E1	E2	E3	E4
		27/10		
Dieta	95,1 (2)	97,2 (4)	98,7 (4)	93,3 (3)
Ambiente	64,0	86,3	61,0	13,2
		6/11		
Dieta	96,3 (6)	98,1 (4)	90,9 (4)	91,3 (5)
Ambiente	28,8	80,5	53,6	28,7
		20/11		
Dieta	94,9 (5)	93,9 (4)	80,0 (3)	87,8 (2)
Ambiente	90,8	27,7	14,6	82,6
		11/12		
Dieta	95,3 (6)	82,5 (3)	94,2 (5)	89,0 (3)
Ambiente	43,0	87,3	90,5	48,7
		11/1		
Dieta	95,5 (5)	88,1 (6)	94,9 (6)	87,3 (5)
Ambiente	8,5	64,5	87,0	78,9

Tabla 17: Valores residuales de la tasa de crecimiento (G) de las larvas de pejerrey, respecto de la ecuación de regresión:

$$G = -3,4038039 \text{ E-}05 + 0,6359133361 (1 / t) \quad (r = 0,96; n = 20)$$

Fecha	E1	E2	E3	E4
19/10 27/10	-0,007	0,011	0,002	0,002
27/10 6/11	0,007	0,008	-0,018	-0,009
6/11 20/11	0,003	-0,003	-0,012	-0,012
20/11 11/12	-0,005	-0,008	0,007	-0,004
11/12 11/ 1	0,003	0,008	0,006	0,019

9. FIGURAS

	Pag.
Figura 1: Selectividad alimentaria de predadores vertebrados e invertebrados en función del tamaño de presa	179
Figura 2: Selectividad alimentaria de las larvas de bagre sapo durante la segunda experiencia	180
Figura 3: Biomasa de los tres grupos de zooplanctones durante la segunda experiencia de bagre sapo	184
Figura 4: Distribución de talla de los macroherbívoros durante la segunda experiencia de bagre sapo	185
Figura 5: Variación diaria de las abundancias de las tres especies principales de macroherbívoros durante la segunda experiencia de bagre sapo	186
Figura 6: Variación de la tasa de crecimiento (G) de las larvas de pejerrey a lo largo del tiempo	187
Figura 7: Distribución de talla del zooplancton en los estanques y en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey	188
Figura 8: Distribución de talla de los cladóceros en los estanques y en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey	189

	Pag.
Figura 9: Biomasa de los cuatro grupos de zooplankton en los estanques durante la experiencia de pejerrey	202
Figura 10: Biomasa de los rotíferos en los estanques durante la experiencia de pejerrey	201
Figura 11: Representación de la hipotética secuencia de sucesos ocurridos durante la experiencia de pejerrey	205
Figura 12: Curva teórica que describe la evolución de los largos totales de las larvas de pejerrey a lo largo del tiempo en condiciones de alimentación "ad libitum"	206

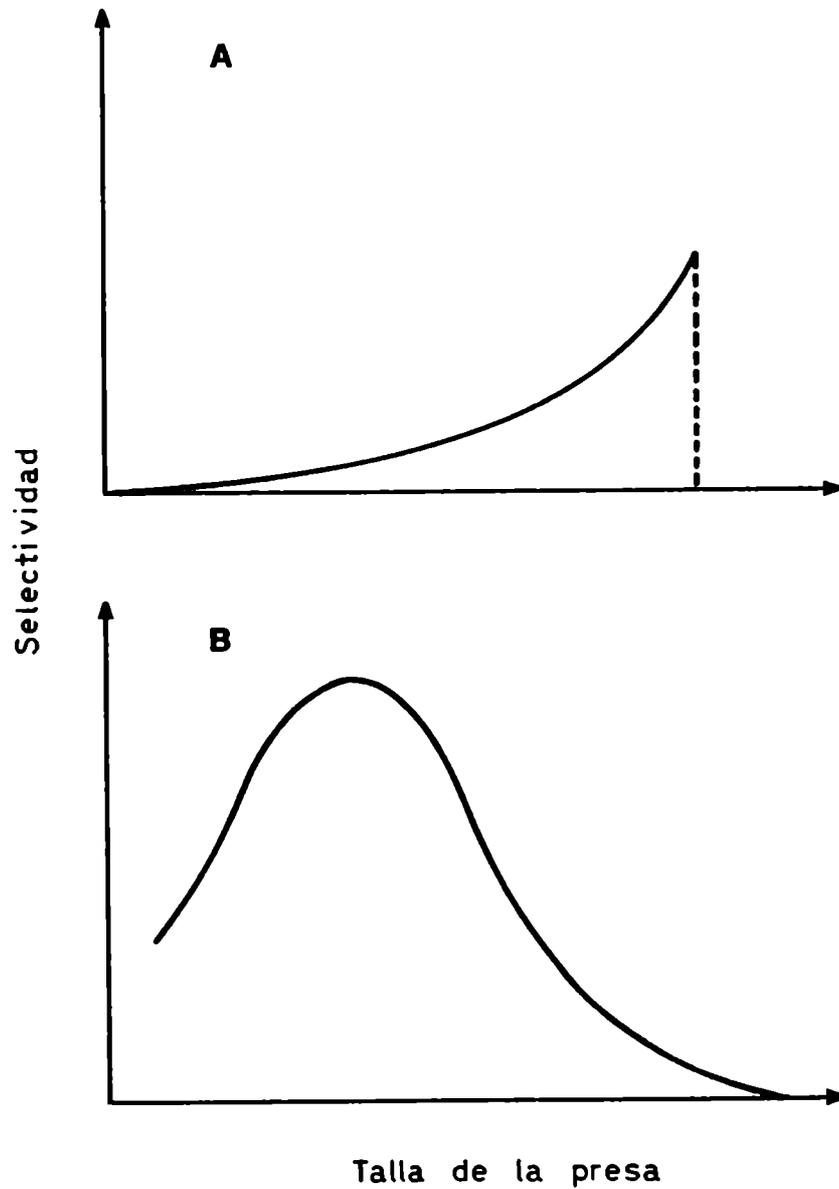


Figura 1: Selectividad en función del tamaño de la presa. Las curvas representan funciones de probabilidad. En A (predadores vertebrados) la probabilidad de ser capturado por el predador aumenta con el tamaño de la presa hasta un límite en el cual este resulta demasiado grande para poder ser comida, es decir, la talla de la presa supera el diámetro de la boca. En B (predadores invertebrados) la selectividad aumenta con el tamaño de la presa hasta un punto en el que el tamaño o la forma de la presa aumenta la dificultad de manipuleo y la selectividad comienza a declinar. Tomado de Stenson (1985).

Daphnia laevis

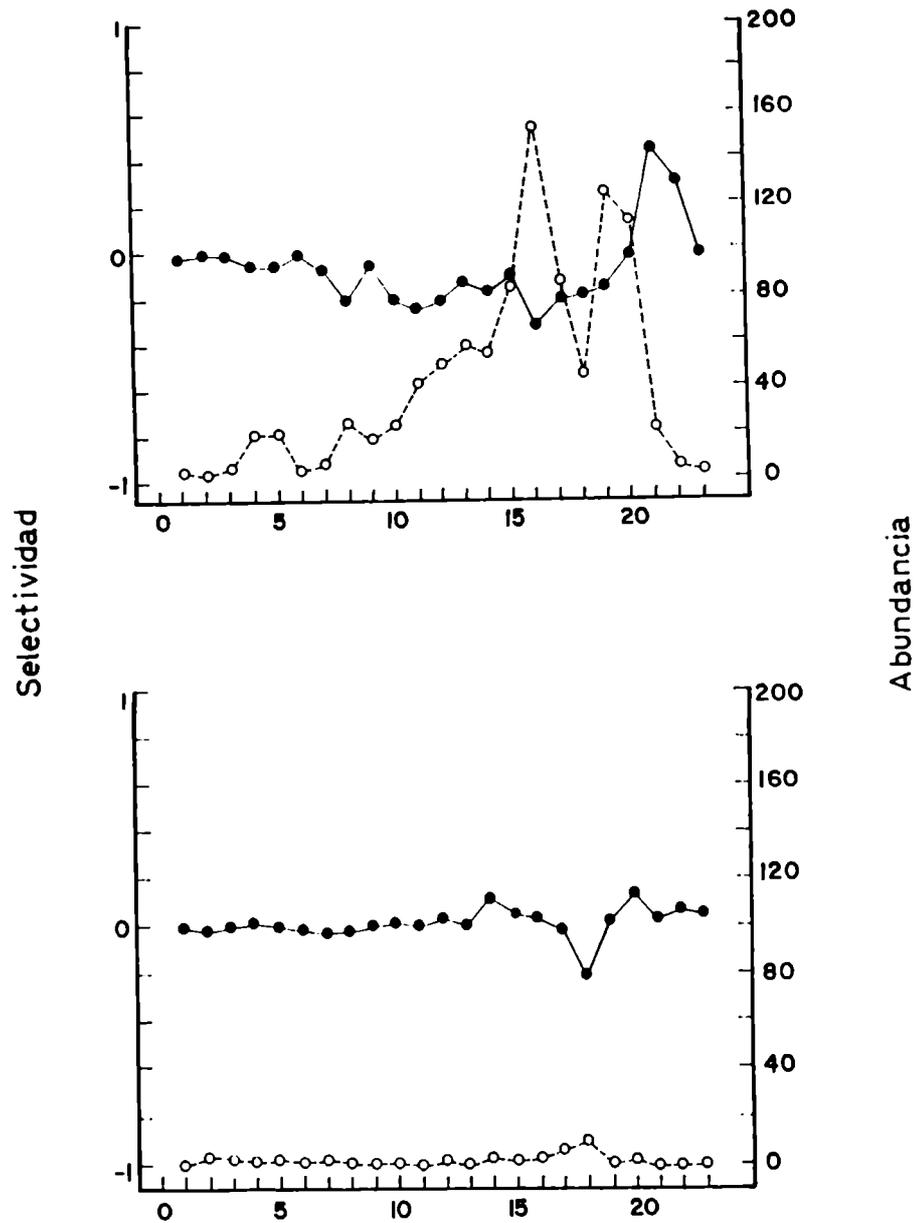


Figura 2 (a): Selectividad alimentaria (índice de Strauss, círculos negros) y abundancia de Daphnia laevis (organismos / litro, círculos blancos) durante la segunda experiencia de hagre sapo. Arriba: estanque 1; abajo: estanque 2.

Daphnia parvula

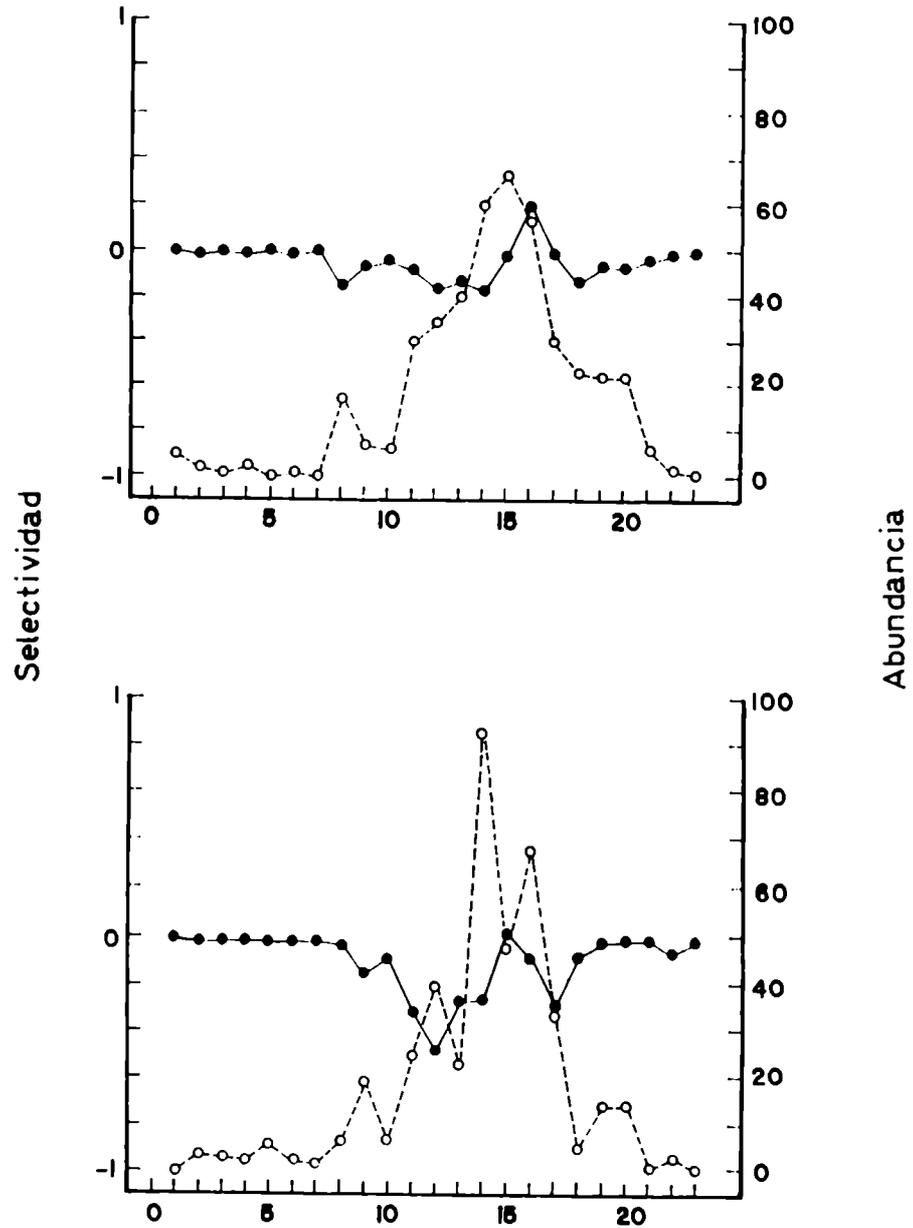


Figura 2 (b): Selectividad alimentaria (índice de Strauss, círculos negros) y abundancia de Daphnia parvula (organismos / litro, círculos blancos) durante la segunda experiencia de bagre sapo. Arriba: estanque 1; abajo: estanque 2.

Moina micrura

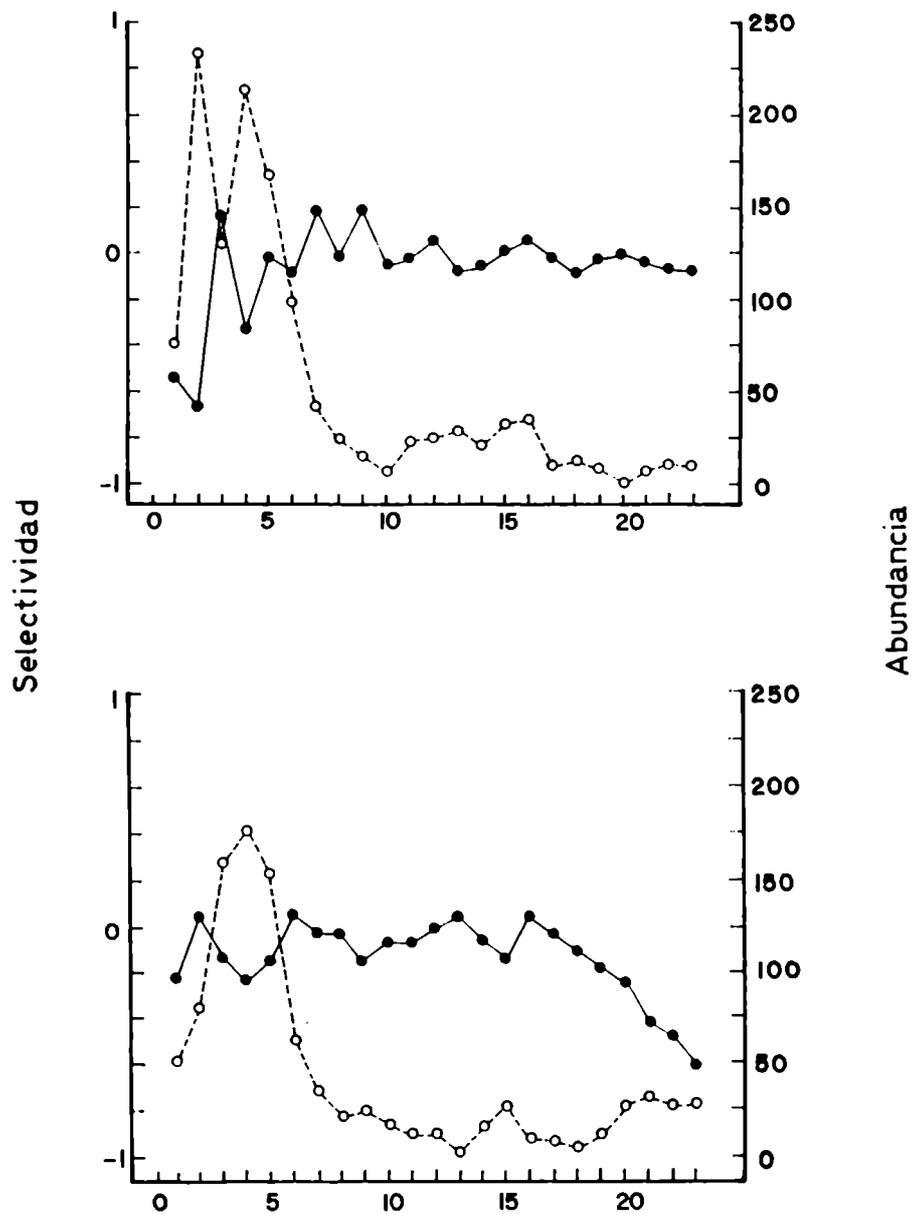


Figura 2 (c): Selectividad alimentaria (índice de Strauss, círculos negros) y abundancia de Moina micrura (organismos / litro, círculos blancos) durante la segunda experiencia de bagro sapo. Arriba: estanque 1; abajo: estanque 2.

Acanthocyclops robustus

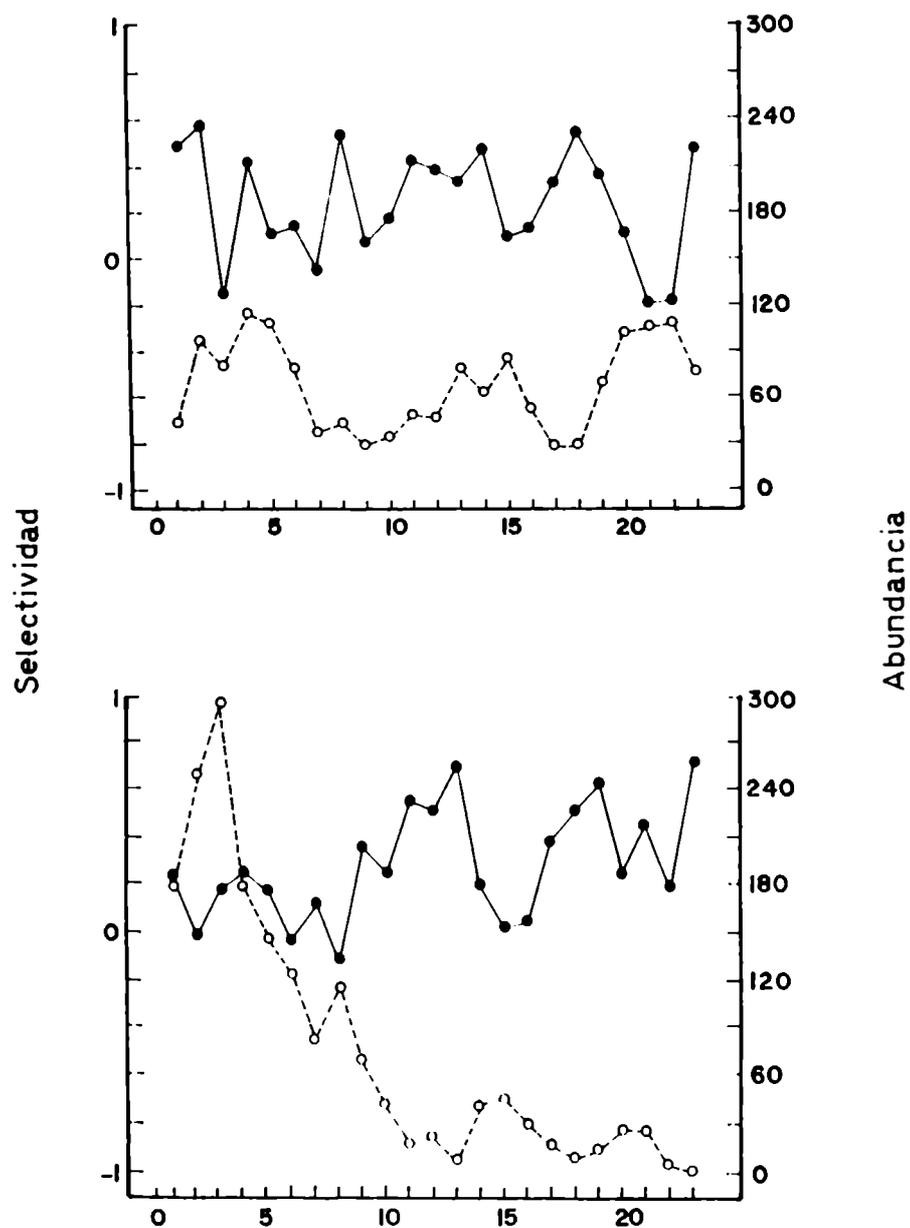


Figura 2 (d): Selectividad alimentaria (índice de Strauss, círculos negros) y abundancia de Acanthocyclops robustus (organismos / litro, círculos blancos) durante la segunda experiencia de bagre sapo. Arriba: estanque 1; abajo: estanque 2.

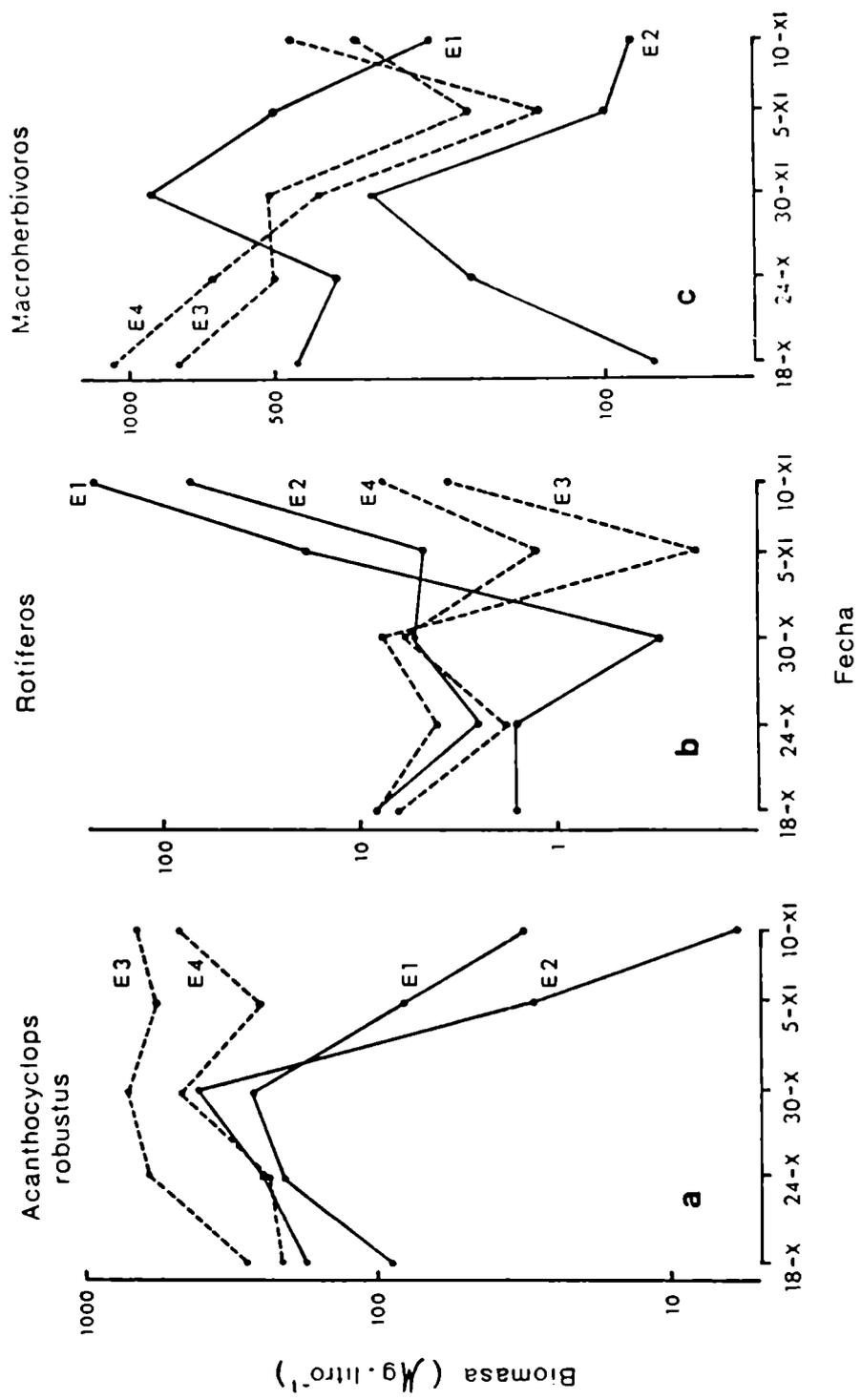


Figura 3: Biomasa de los tres grupos de zooplankton durante la segunda experiencia de bagro sapo. E1 y E2: estanques con peces; E3 y E4: controles.

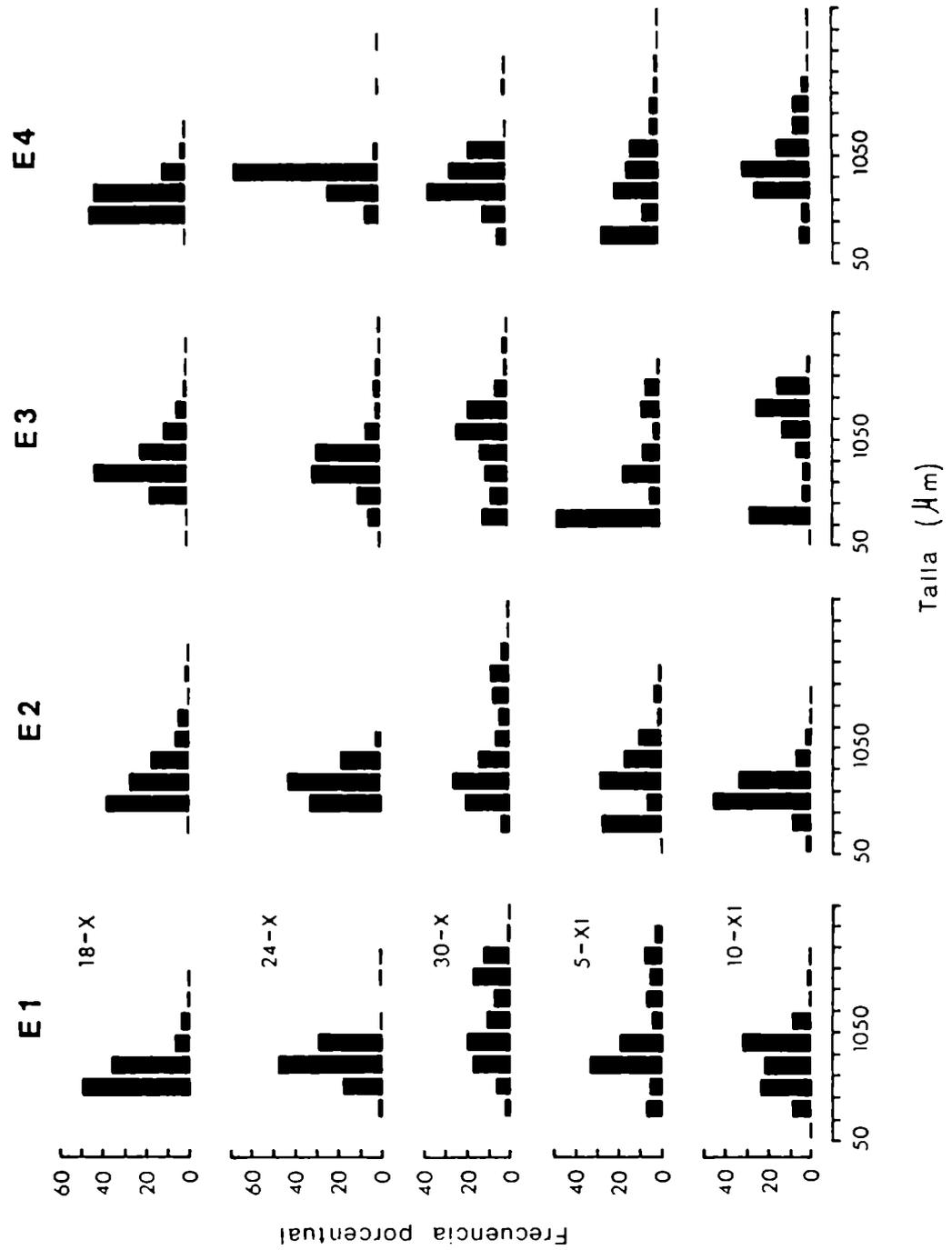


Figura 4: Distribución de tallas de los macroinvertebrados durante la segunda experiencia de bagre sapo. Amplitud de los intervalos: 200 micrones. E1 y E2: estanques con peces; E3 y E4: controles.

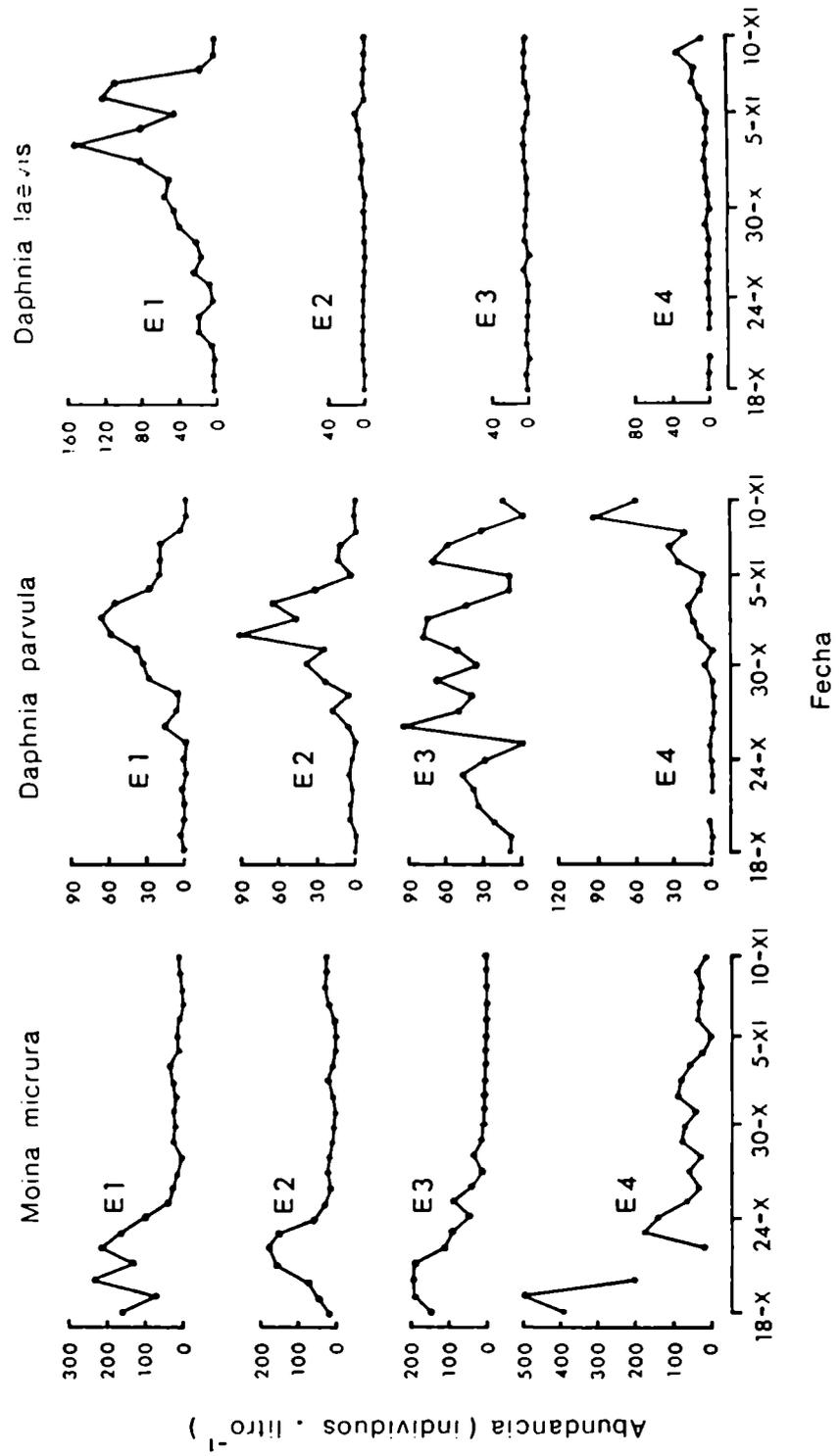


Figura 5: Variación diaria de la abundancia de las tres especies principales de macroherbívoros durante la segunda experiencia de bague sapo. E1 y E2: estanques con peces; E3 y E4: controles

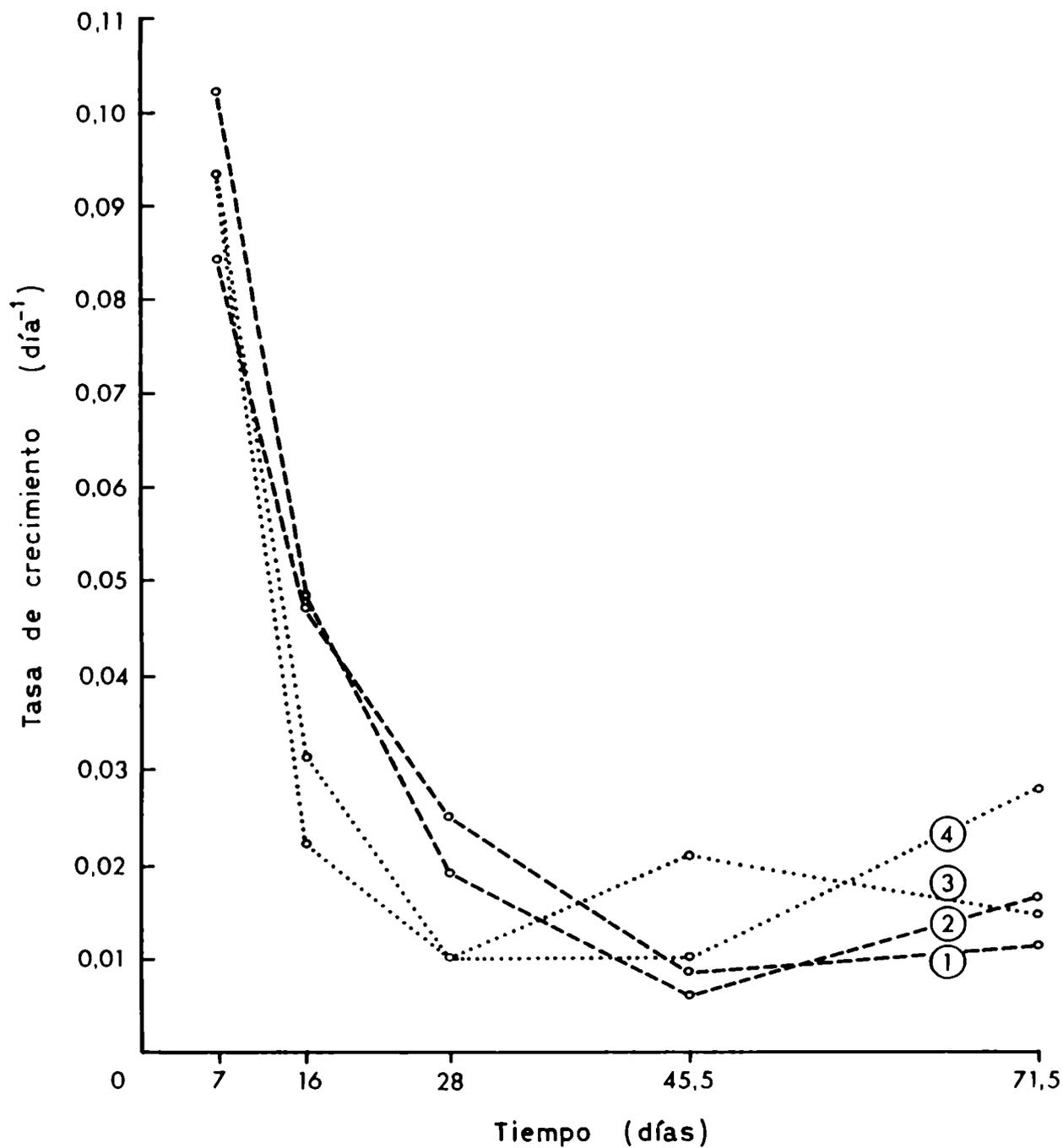
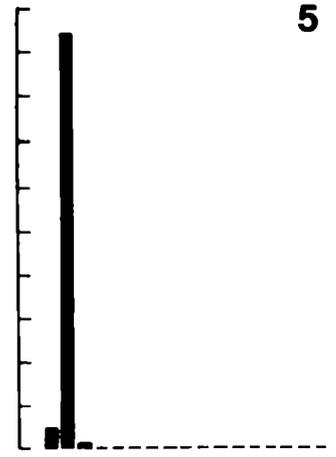
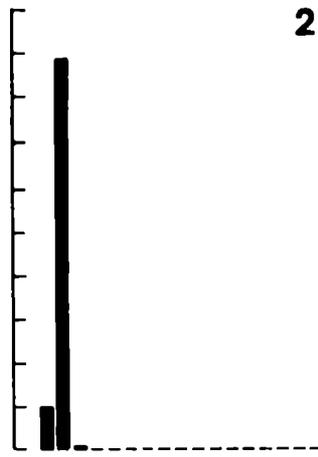
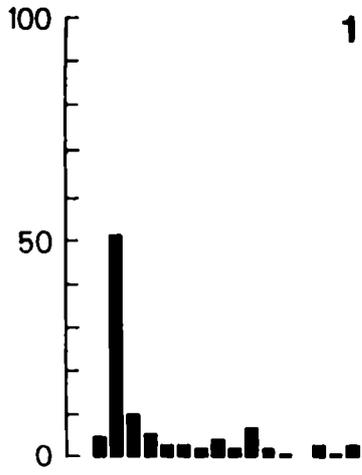
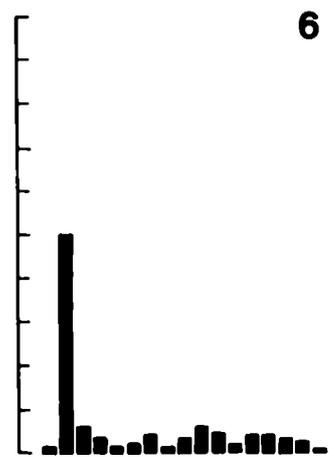
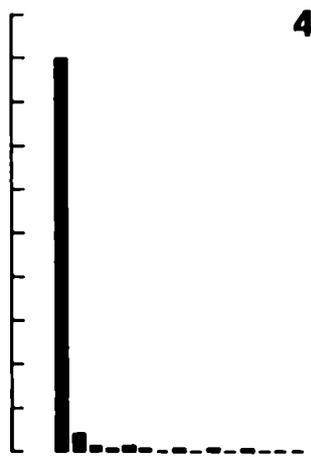
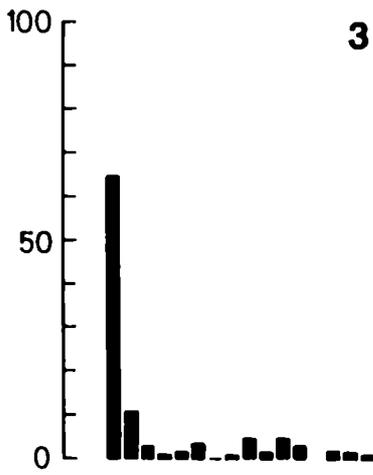


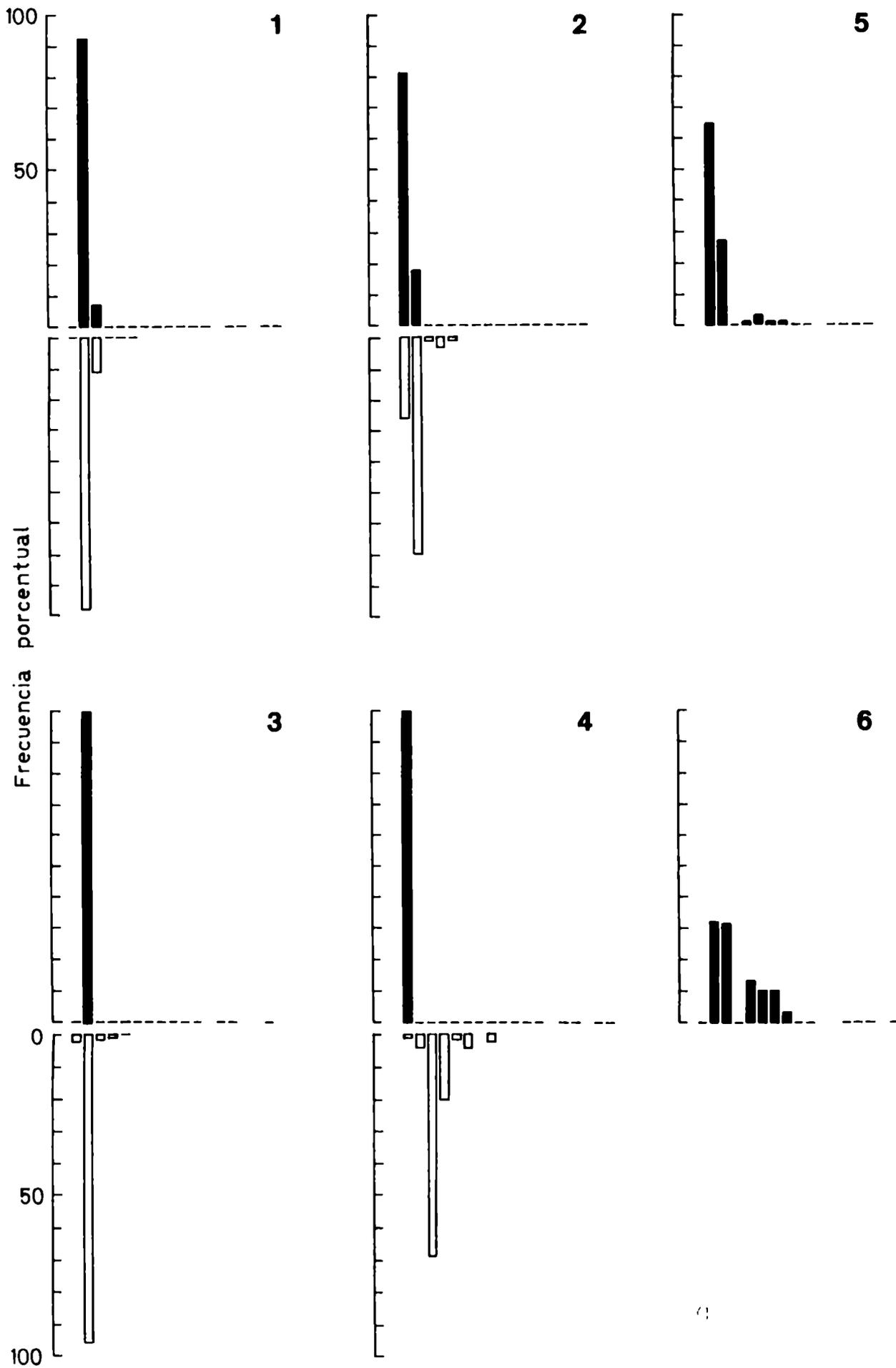
Figura 6: Variación de la tasa de crecimiento (G) de las larvas de pejerrey a lo largo del tiempo. Densidad de siembra en E1 y E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado.

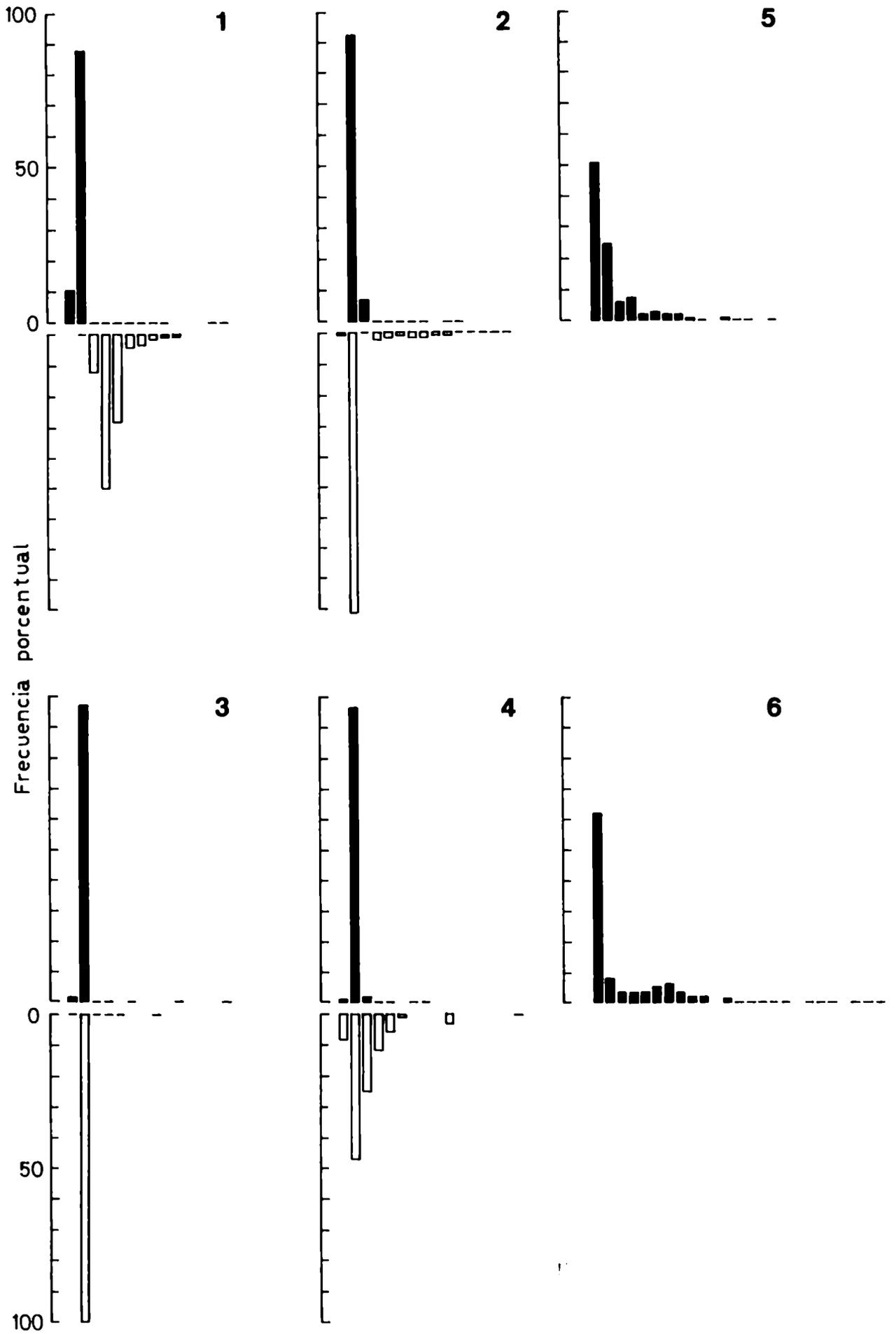
Figura 7: Distribución de tallas del zooplancton en los estanques (barras negras) y en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey (barras blancas) el 11/12/87. Amplitud de los intervalos: 100 micrones. Densidad de siembra en E1 y E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado; E5 y E6: controles sin peces. Los contenidos estomacales de los estanques E5 y E6 del 11/12/87 corresponden a las larvas mantenidas en clausuras.

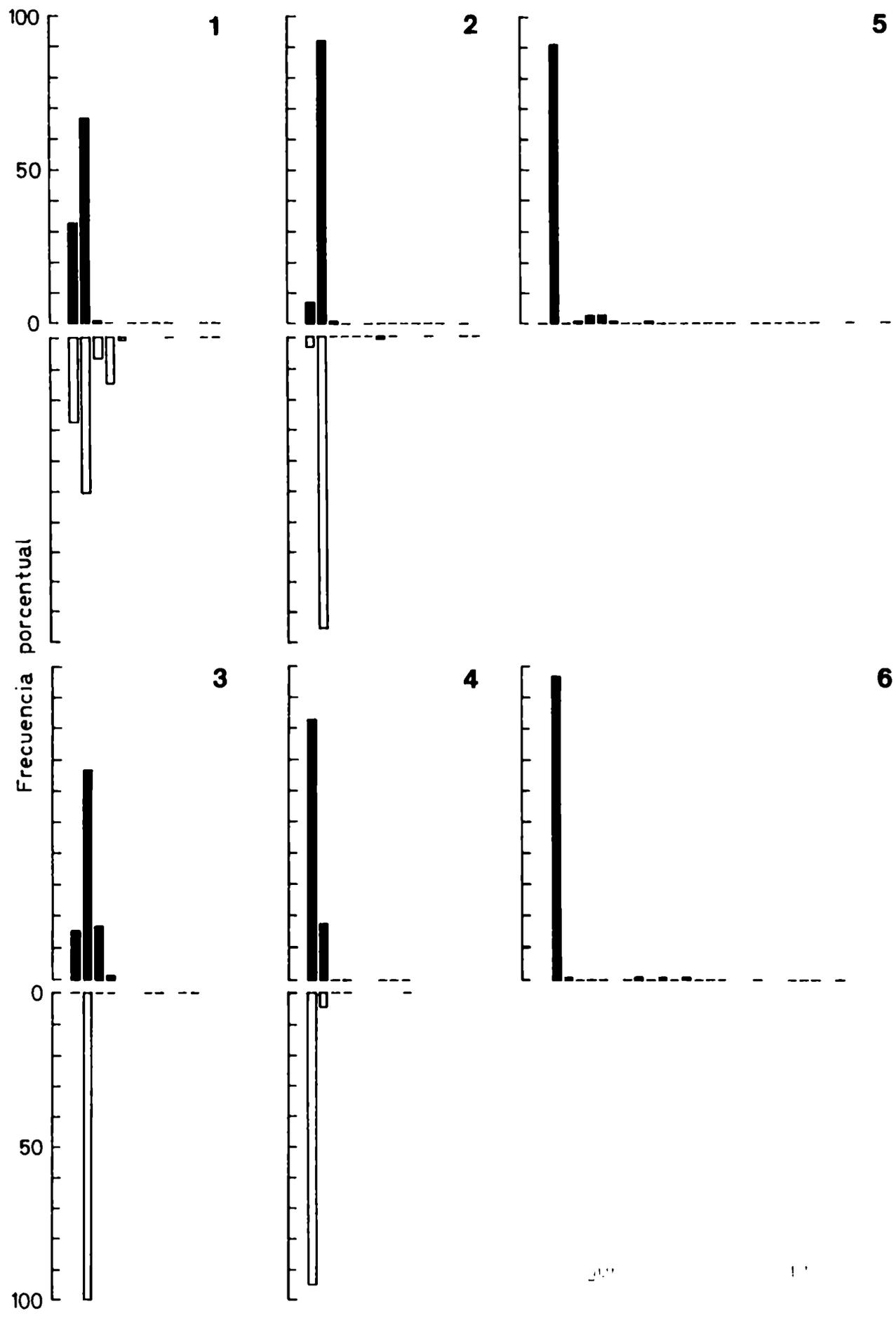


Frecuencia porcentual









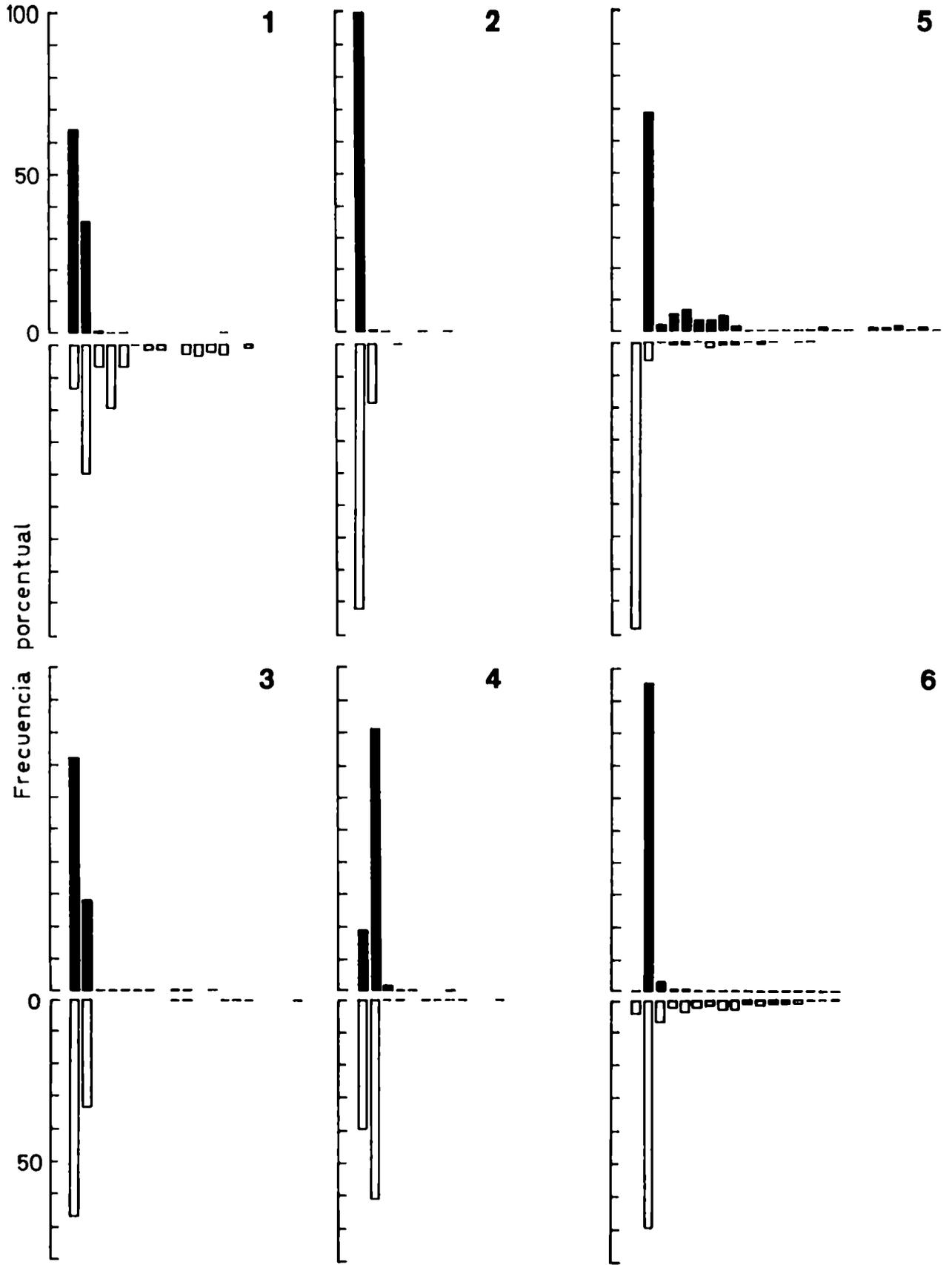
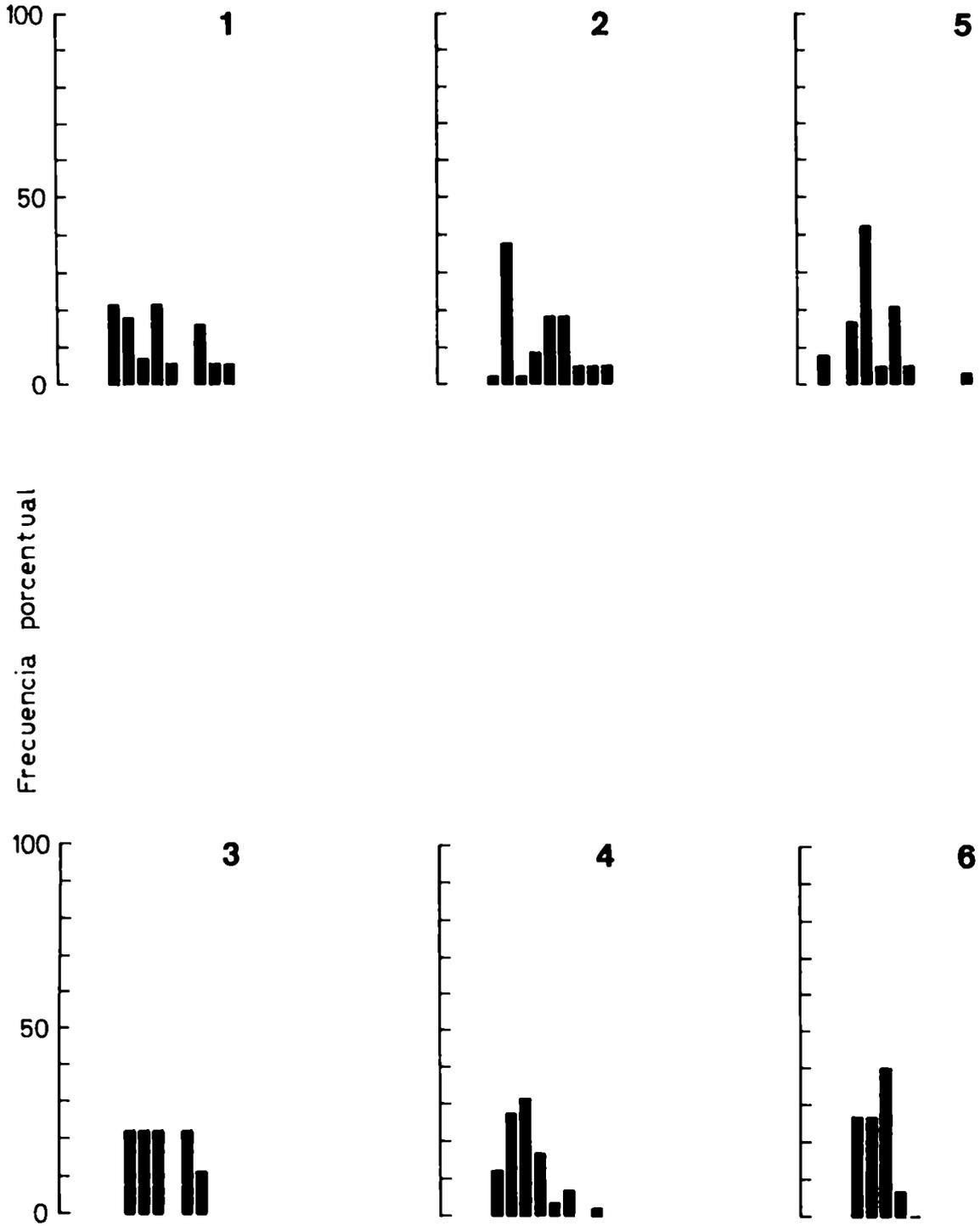
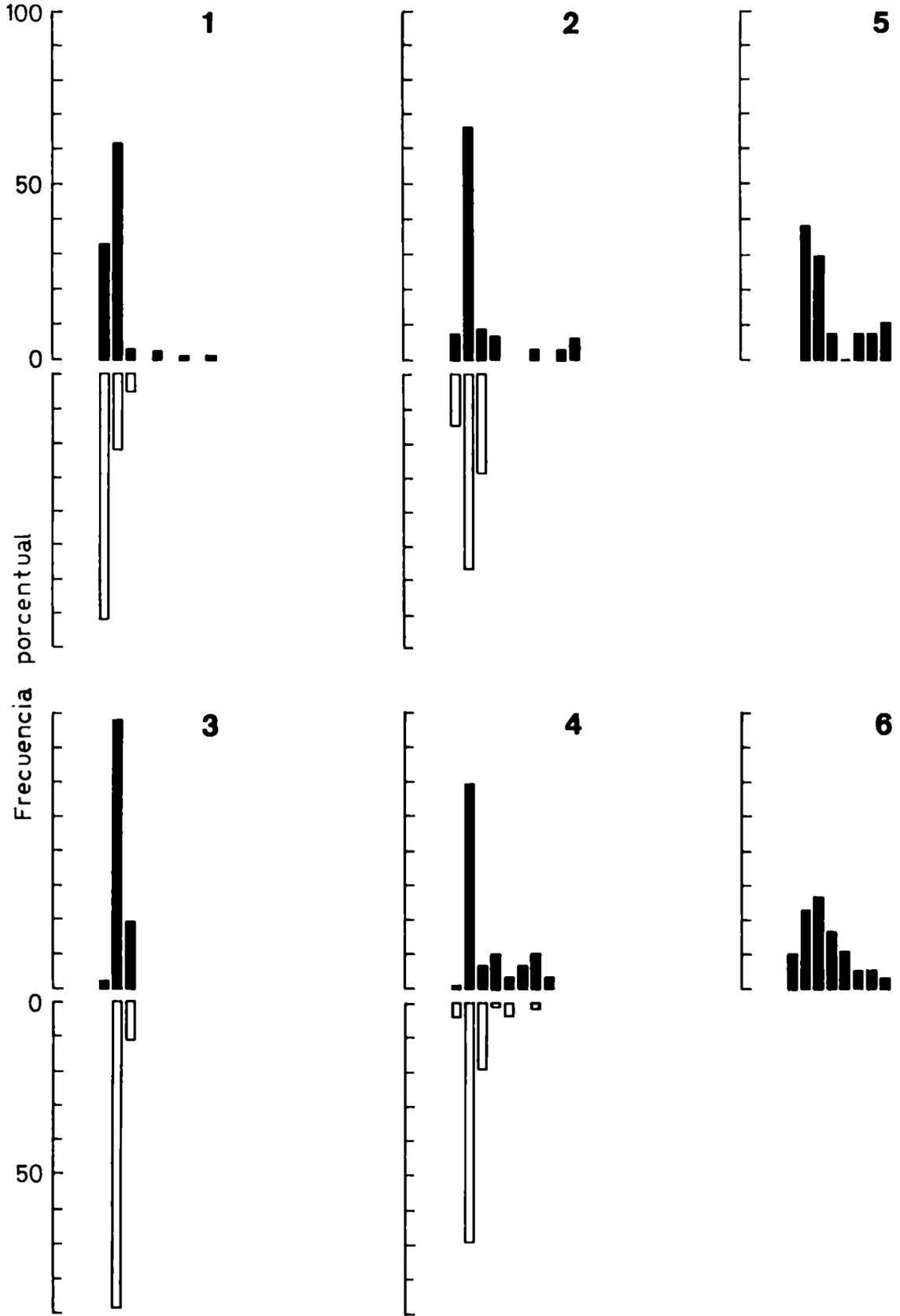
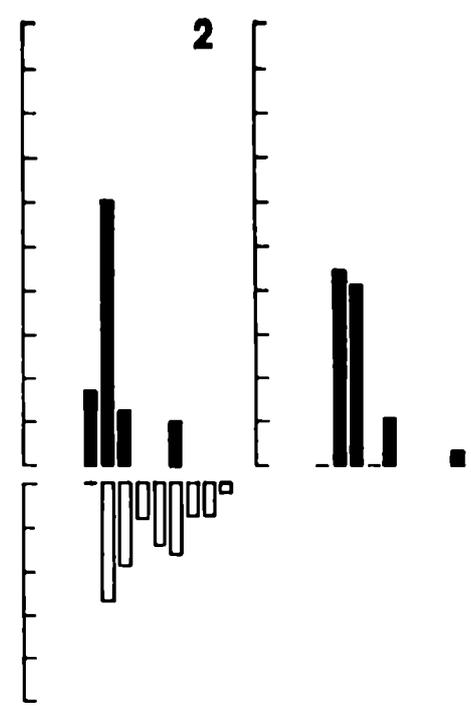
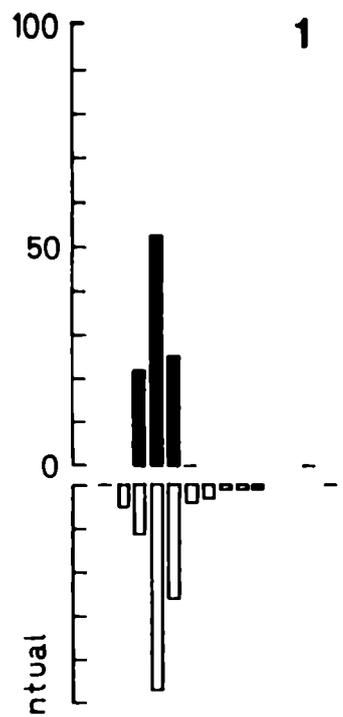


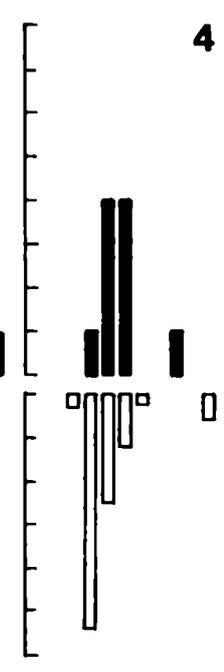
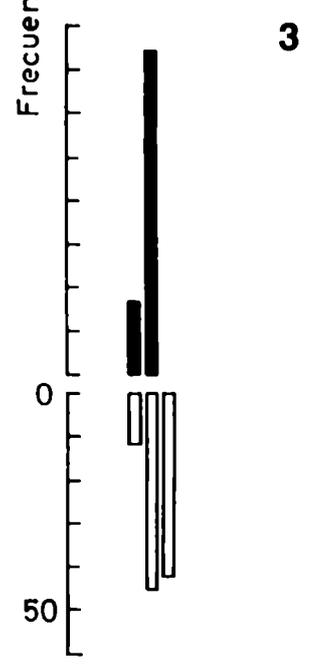
Figura 8: Distribución de tallas de los cladoceros en los estanques (barras negras) y en los contenidos estomacales de las larvas de pejerrey (barras blancas) el 11/12/87. Amplitud de los intervalos: 100 micrones. Densidad de siembra en E1 y E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado; E5 y E6: controles sin peces. Los contenidos estomacales de los estanques E5 y E6 del 11/12/87 corresponden a las larvas mantenidas en clausuras.







5



6

Fig. 10

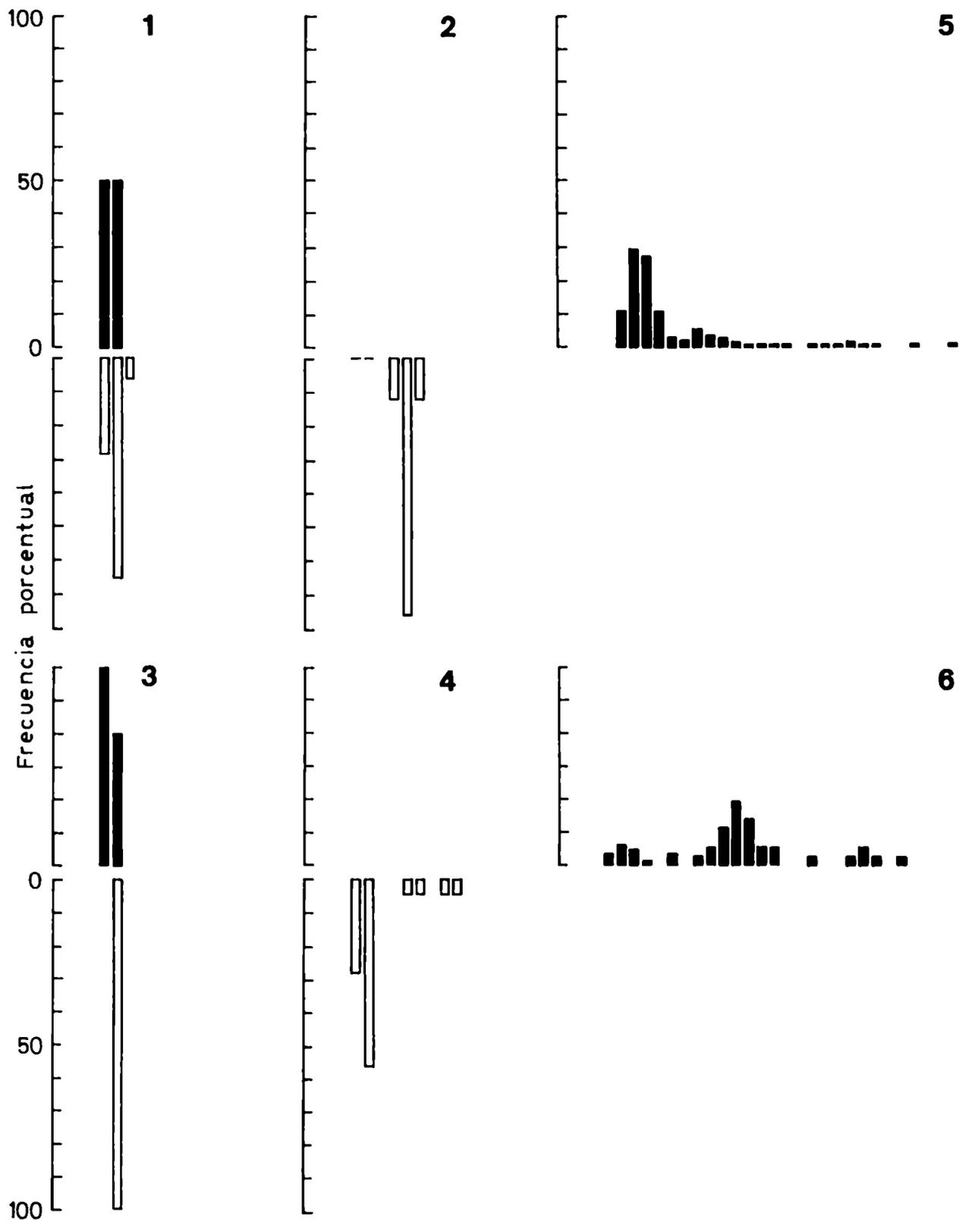


Fig. 1. (1) (2) (3) (4) (5) (6)

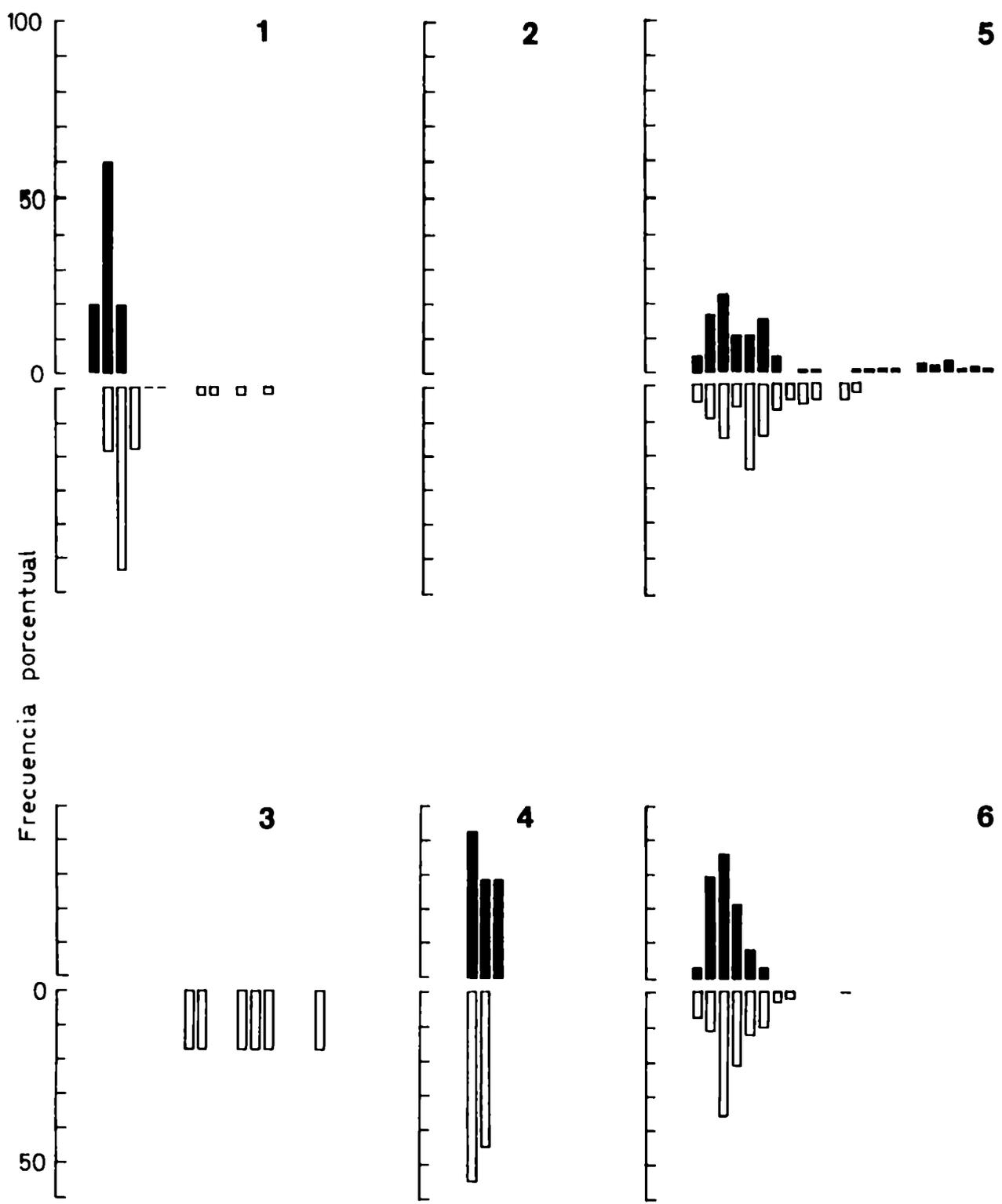


Fig. 1. 1957

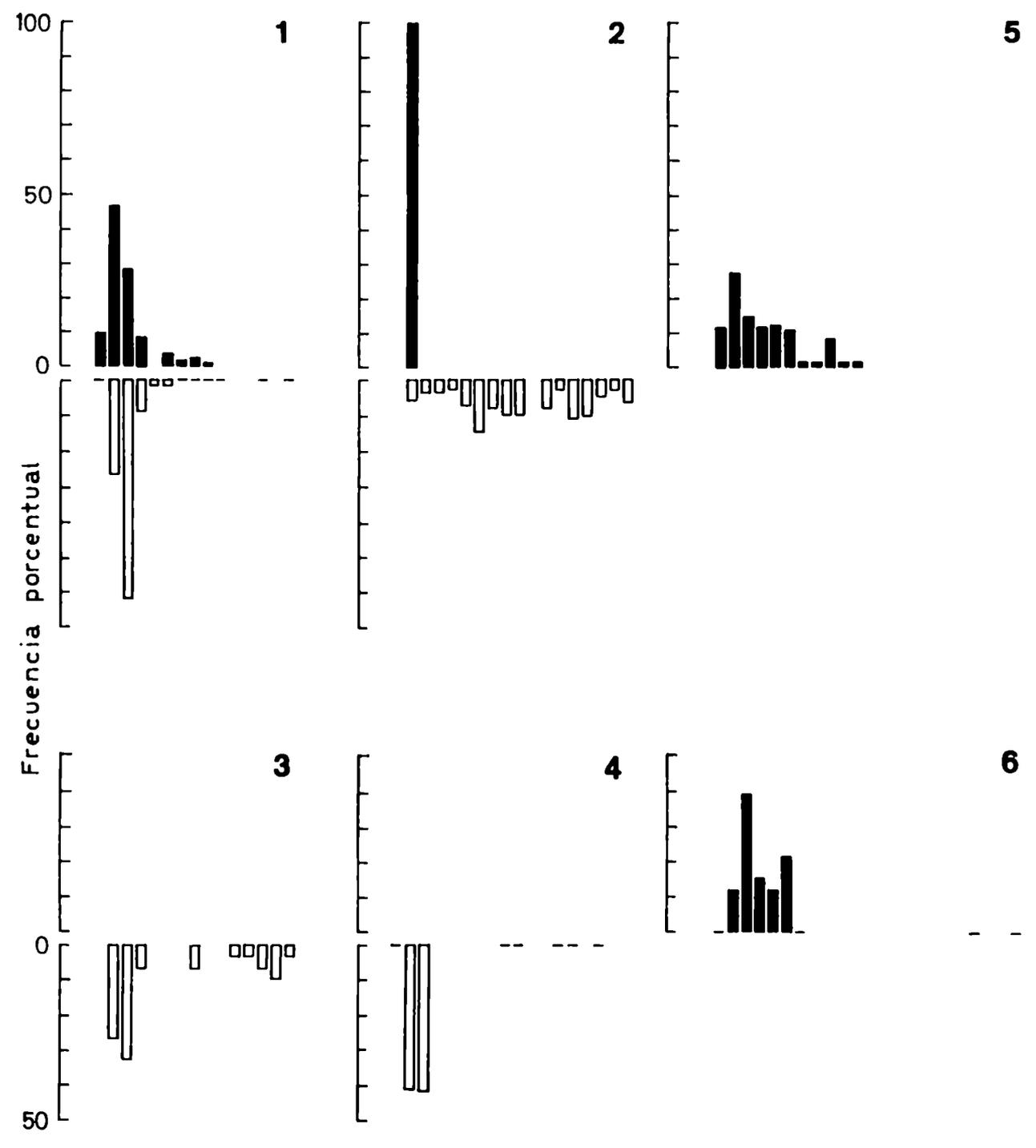


Fig. 1. 20

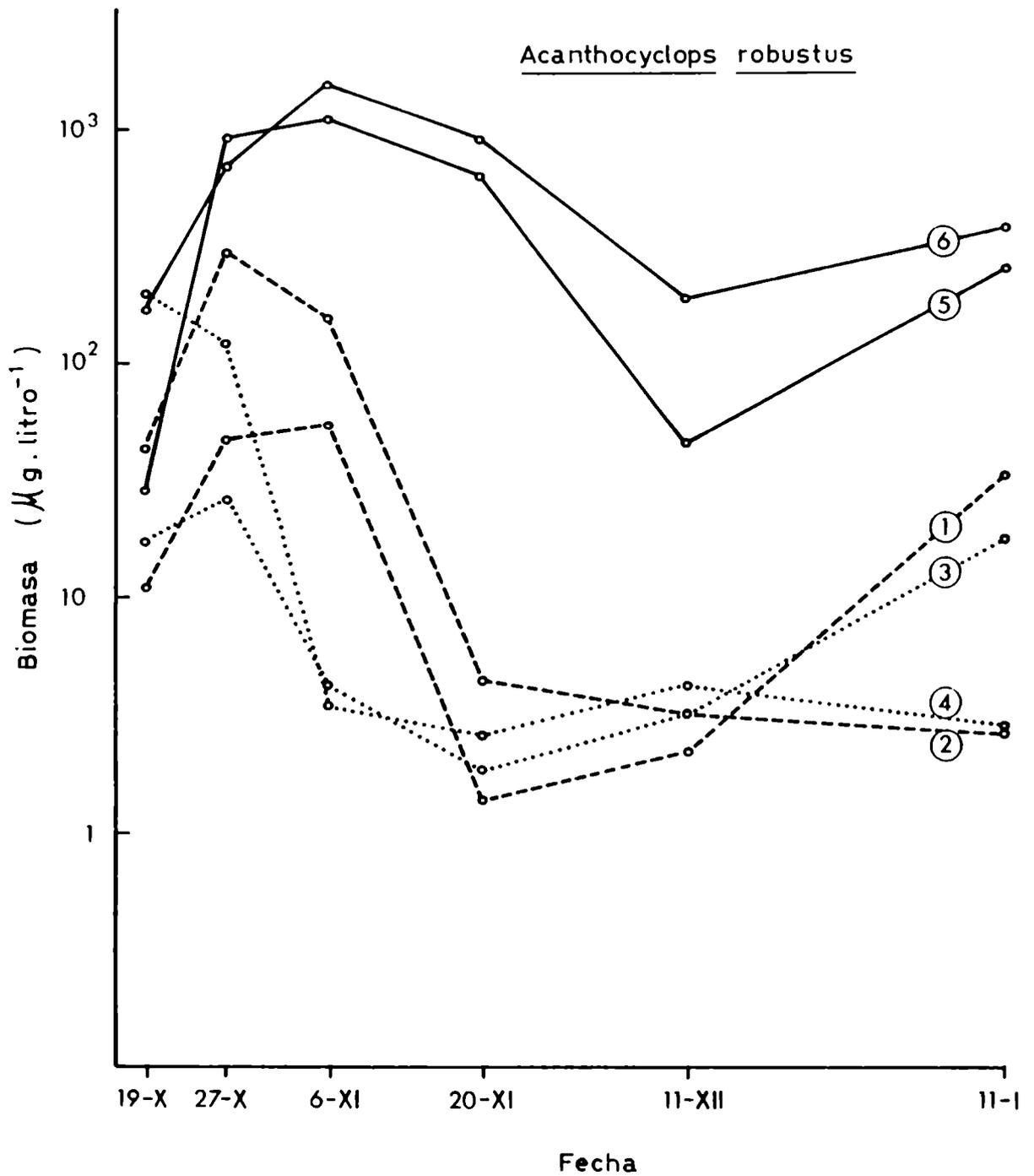


Figura 9 (a): Biomasa de Acanthocyclops robustus en los estanques durante la experiencia de pejerrey. Densidad de siembra en E1 E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado; E5 y E6: controles sin peces.

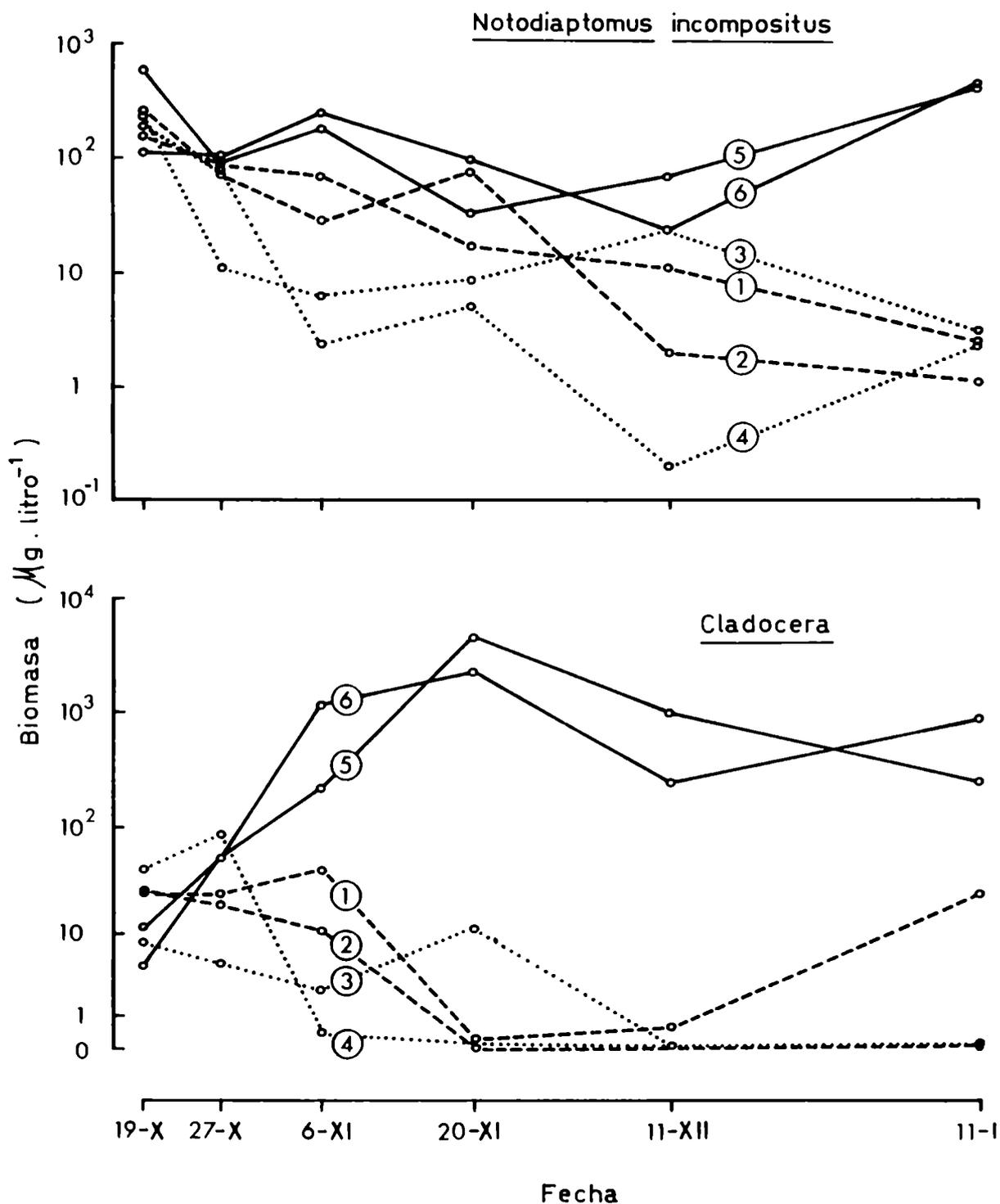


Figura 7 (b): Biomasa de Notodiaptomus incompositus (arriba) y cladóceros (abajo) en los estanques durante la experiencia de pejerrey. Densidad de siembra en E1 y E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado; E5 y E6: controles sin peces.

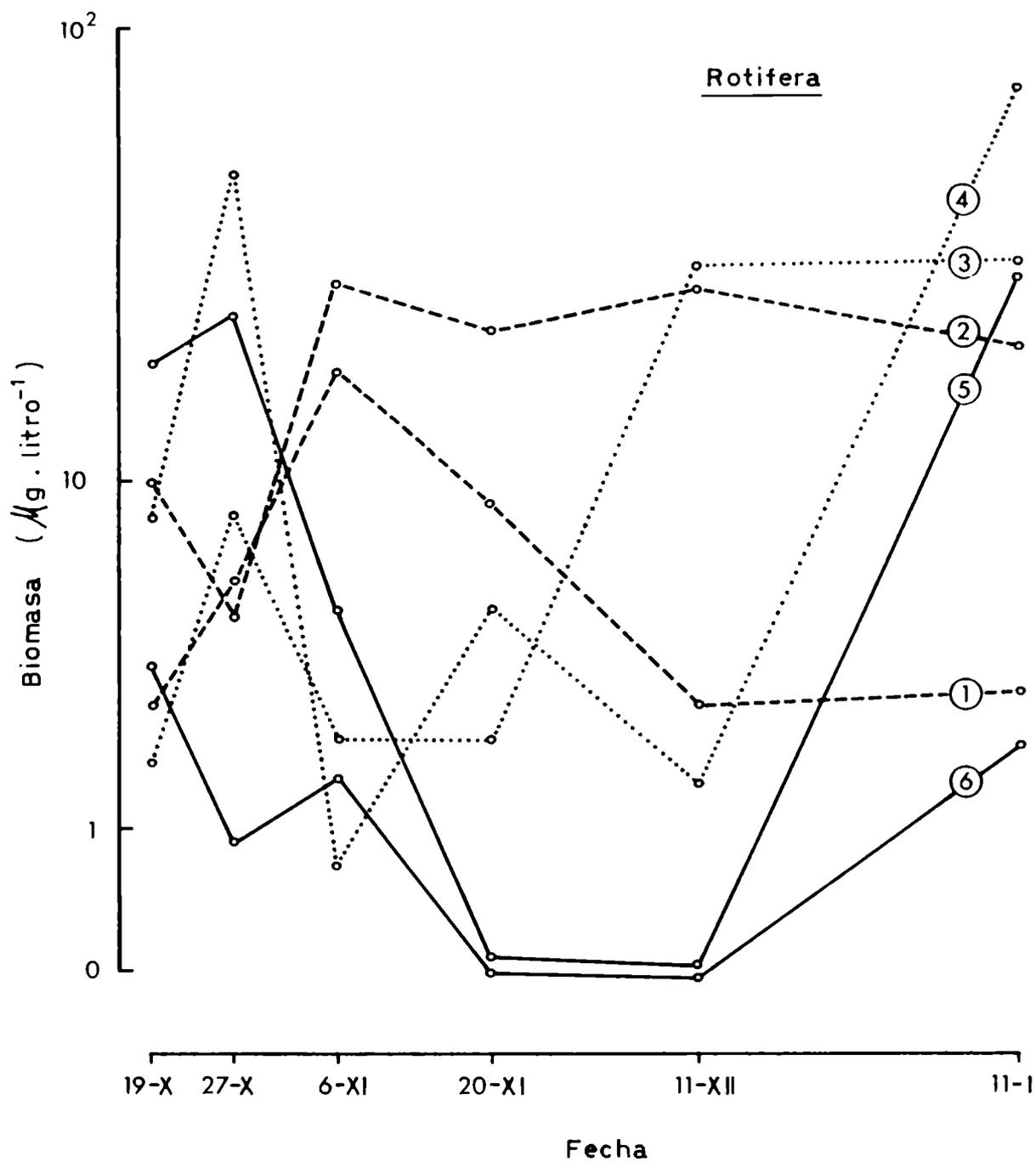


Figura 10: Biomasa de rotíferos en los estanques durante la experiencia de pejerrey. Densidad de siembra en E1 y E2: 100 larvas por metro cuadrado; en E3 y E4: 200 larvas por metro cuadrado; E5 y E6: controles sin peces.

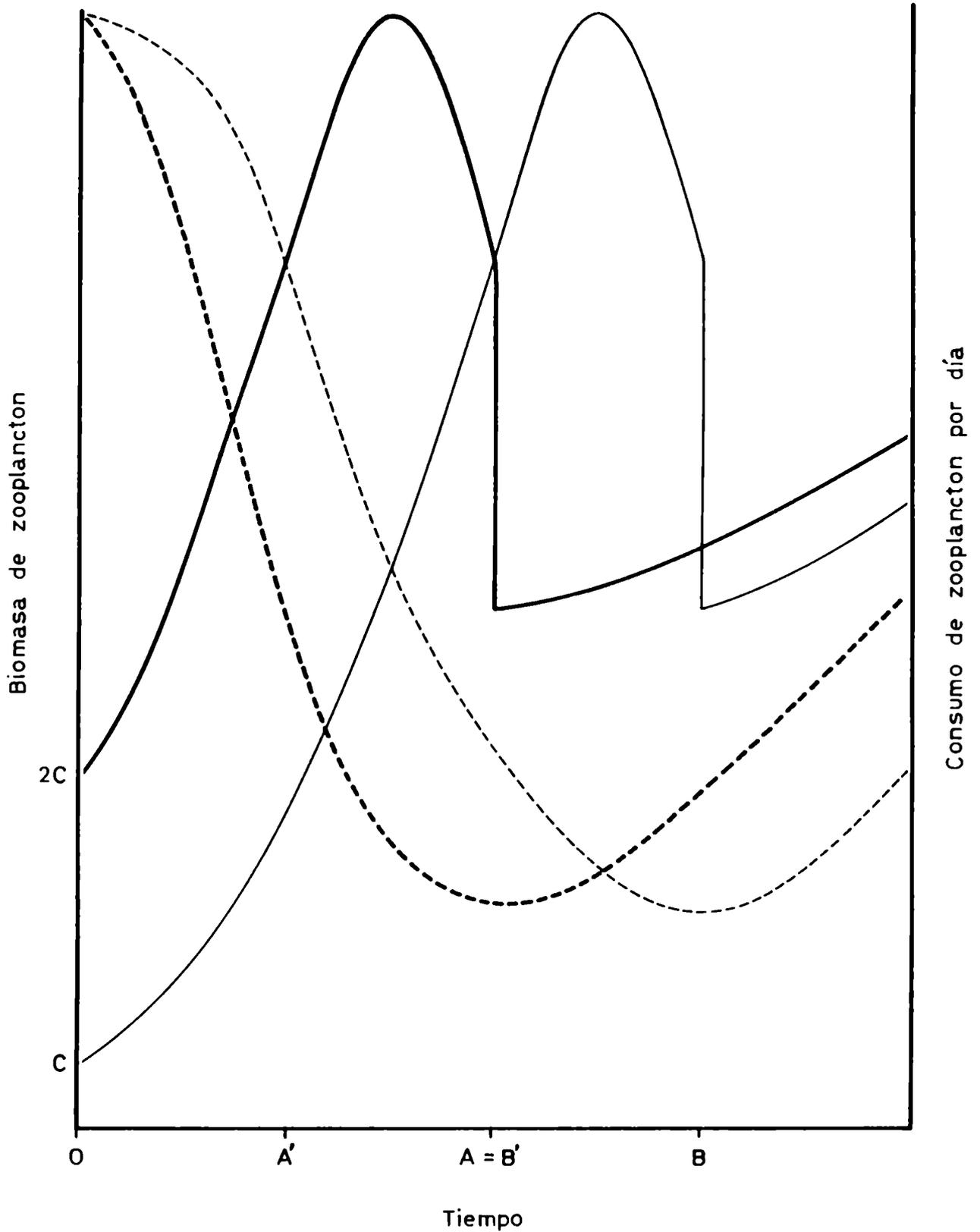


Figura 11: Representación de la secuencia hipotética de sucesos ocurridos durante la segunda experiencia de pejerrey. Línea llena: consumo diario de la población de larvas de pejerrey; línea punteada: biomasa de zooplancton. Triángulo fino: estanques sembrados a razón de 100 larvas por metro cuadrado; triángulo grueso: estanques sembrados a razón de 200 larvas por metro cuadrado. Ver texto.

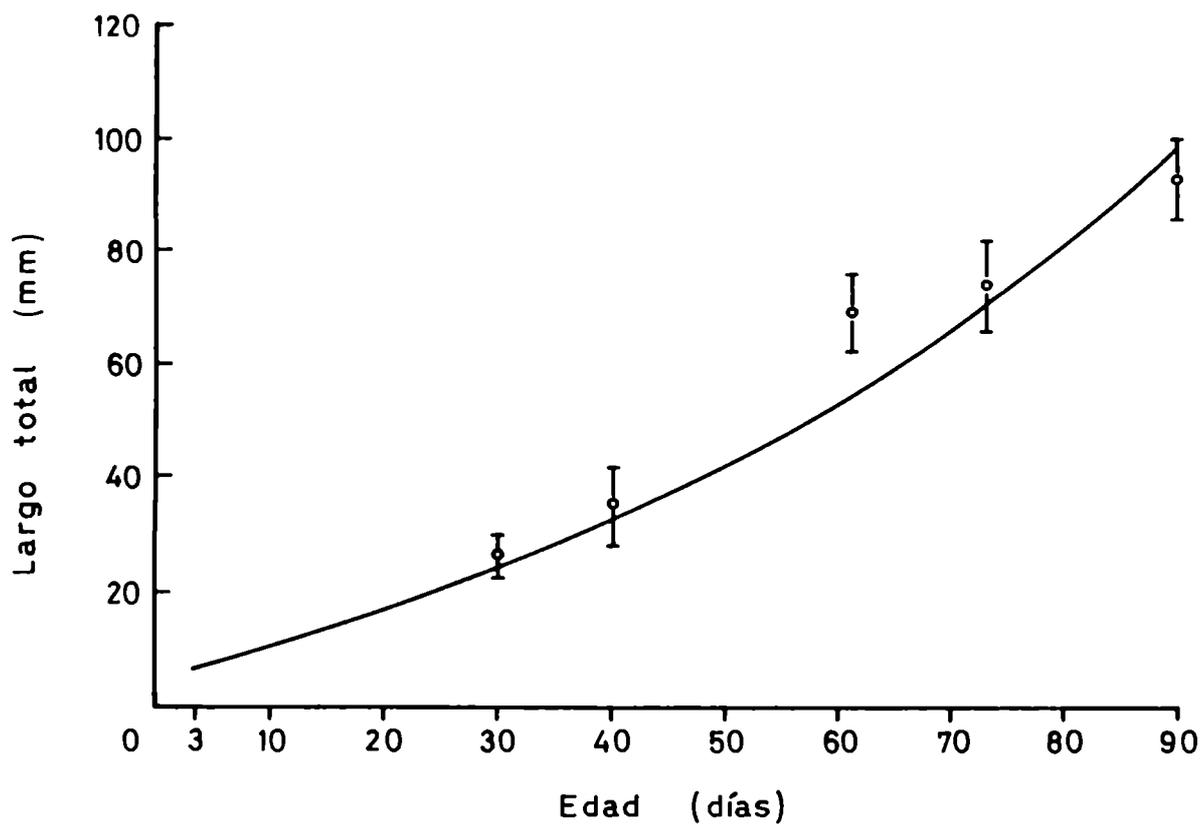


Figura 12: Curva teórica que representa la evolución de los largos totales (LT) de las larvas de pejerrey a lo largo del tiempo bajo condiciones de alimentación "ad libitum", los valores medios obtenidos por Reartes (1987). Las barras verticales corresponden a una desviación standard. Ver texto.