

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES**

Tesis para optar al Título de Magíster en Ciencias Ambientales

**PREFERENCIA ALIMENTICIA DE *Cnesterodon
decemmaculatus* Y SU ROL COMO AGENTE DE CONTROL
BIOLÓGICO DE MOSQUITOS**

Autor:

Federico Quintans

Orientadores:

Dr. Omar Defeo

Dr. Flavio Scasso

Montevideo, agosto de 2008

"Also the possibility should be mentioned that certain fish species may alter directly the environment"

Nilsson (1967)

Agradecimientos

A mis orientadores. A los compañeros de la Sección Limnología, en especial a Lorena, Carla y Gige por su compañerismo. A Matías Arim, por ayudarme entender el diseño experimental. A María Martínez, Marcelo Loureiro, Juan Clemente, Mariana Meerhoff, Marcos Texeira y Julio Gómez por haberme dado una mano en alguna cosa. Al Programa de Maestría en Ciencias Ambientales, por haberme aceptado y por financiar en parte los gastos de este trabajo. A mi familia.

RESUMEN

Se estudió la preferencia alimenticia de la madrecita *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842), un pequeño poecílido del sur de la cuenca del Río de la Plata. Se realizaron experimentos en acuarios en el laboratorio en los cuales se expusieron ejemplares de esta especie frente a grandes abundancias de varios invertebrados acuáticos, dos de ellos zooplanctónicos –cladóceros y copépodos- uno bentónico – larvas de quironómidos- y larvas de mosquito (*Culex pipiens*) de dos estadios de desarrollo diferentes –primer y cuarto estadio-. La preferencia por los organismos fue medida a través del Índice de Chesson, diferenciada según tres clases de talla de los peces se utilizaron 3 clases o rangos de tamaño (tallas): T1 (≤ 25 mm), T2 (entre 25 y 35 mm) y T3 (≥ 35 mm). Todas las clases de talla mostraron mayor preferencia por los cladóceros, mientras que el cuarto estadio larval de larvas de mosquito fue el ítem menos preferido por todas ellas. El consumo del primer estadio larval de larvas de mosquito fue poco importante. Por otra parte se estudió la tasa de consumo, por separado, de cladóceros y de larvas de mosquito del cuarto estadio larval, en ausencia de otra fuente de alimento. Ambas tasas de consumo fueron elevadas. La preferencia por cladóceros ante la presencia de otras fuentes de alimento contradice la idea de que esta especie es adecuada para ser empleada como agente de control biológico de larvas de mosquito. Por otra parte, el alto consumo de cladóceros estaría indicando que *Cnesterodon decemmaculatus* puede disminuir en forma importante las poblaciones de estos organismos, algunos de los cuales son predadores de microalgas, por lo cual la siembra de este poecílido podría, indirectamente, afectar en forma negativa la calidad del agua.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	9
1.1. Alimentación en peces de agua dulce.....	9
1.2. Interacciones tróficas en peces de agua dulce.....	10
1.2.1. Efectos de los peces planctívoros en el ambiente....	10
1.2.2. Efectos de los peces omnívoros en el ambiente.....	12
1.3. El empleo de organismos como agentes de control biológico..	13
1.4. Los poecílidos como agentes de control biológico.....	14
1.5. Propósito del estudio.....	15
1.5.1. El problema: <i>C. decemmaculatus</i> como control biológico de mosquitos	
1.5.2. Hipótesis.....	16
1.5.3. Objetivos.....	17
1.5.3.1. Objetivo general.....	17
1.5.3.2. Objetivos específicos.....	17
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
2.1. Estrategia de investigación.....	18
2.2. Experimento de preferencias alimenticias.....	19
2.3. Cálculo de las preferencias alimenticias.....	19
2.4. Análisis de datos.....	20
2.5. Cálculo de tasas de consumo.....	22
3. RESULTADOS.....	24
3.1. Preferencias alimenticias.....	24
3.2. Tasas de consumo.....	31
4. DISCUSIÓN.....	32
5. CONCLUSIONES.....	38
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39

7. LISTA DE ANEXOS.....	48
ANEXO I	
Longitud de los ejemplares de <i>Cnesterodon decemmaculatus</i> utilizados.....	48
ANEXO II	
Preparación del diseño experimental.....	49
ANEXO III	
Determinación de la longitud promedio y peso seco de cladóceros.....	52
ANEXO IV	
Determinación de la longitud promedio y del peso seco de Copépodos.....	53
ANEXO V	
Determinación de la longitud promedio y peso seco de larvas de mosquito del 1 ^o estadio larval.....	54
ANEXO VI	
Determinación de la longitud promedio y peso seco de larvas de mosquito del 4 ^o estadio larval.....	55
ANEXO VII	
Determinación de la longitud promedio y peso seco de larvas quironómido.....	56
ANEXO VIII	
Items alimenticios consumidos en las experiencias de preferencias para cada ejemplar de <i>Cnesterodon decemmaculatus</i> y cálculo del índice de preferencias de Chesson.....	57
ANEXO IX	
Resultados de las comparaciones múltiples del ANOVA 2 vías no paramétrico.....	63
ANEXO X	
Valores de las tasas de consumo de A) cladóceros y B) larvas de mosquito obtenidos en los experimentos.....	64

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Test de significancia de comparación entre peceras para cada clase de talla. s.c., suma de cuadrados; g.l., grados de libertad; c.m., cuadrados medios, F estadístico del ANOVA; p, nivel de probabilidad. Los valores significativos se resaltan en negritas.....**21**

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos vías del índice de preferencia de Chesson para cada clase de talla e ítem. Se resalta en negrita el valor de la interacción.....**25**

Tabla 3. Resultados de las comparaciones múltiples efectuadas con el test post-hoc LSD sobre las comparaciones de las preferencias para cada ítem entre las diferentes clases de talla C.M.= 0,7842, g.l.=435,00). Las diferencias significativas aparecen en negritas.....**25**

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema simplificado de trama trófica dominada por peces planctívoros. Se muestra el efecto positivo que ejercen los peces planctívoros sobre la abundancia de microalgas susceptibles de ser consumidas por organismos zooplanctónicos (adaptado de Benndorf *et. al.*, 1984).....**11**

Figura 2. Esquema de trama trófica con presencia de peces omnívoros. Si bien las flechas verticales centrales indican efectos en cascada, se observan numerosas interacciones provocadas por peces omnívoros (extremos derecho e izquierdo de la figura) sobre organismos ubicados en distintos niveles de la trama trófica, las cuales son dinámicas y por tanto no se puede establecer un efecto neto en cascada sostenido en el tiempo (en esta figura el grosor de las flechas no guarda relación con la importancia de las interacciones) (adaptado de Pinel-Alloul *et al.*, 1998).....**13**

Figura 3. Esquema del diseño experimental para el establecimiento de las preferencias alimenticias de *C. decemmaculatus*. "R" son las réplicas y "T" las diferentes tallas de peces utilizados. "C" son los controles replicados.....**19**

Figura 4. Esquema del diseño anidado. "T" son cada una de las clases de talla, "A" cada uno de los acuarios, "i" cada uno de los ítems y "p" cada uno de los peces. Estos últimos se encuentran anidados en los acuarios, los cuales a su vez se encuentran anidados en las tallas.....**20**

Figura 5. Gráfica de interacciones entre las réplicas de los acuarios para cada clase de talla (F= 0,97132, p= 0,42301). Las barras verticales indican intervalo de confianza al 95%.....**21**

Figura 6. Valor promedio del índice de preferencia transformado mediante la función raíz octava de todas las clases de talla agrupadas. Lar. 1er. est.: larvas de mosquito de 1er. estadio; Lar. 4º est.: larvas de mosquito de 4º estadio; larvas quiron.: larvas de

quironómido. Las barras verticales indican el intervalo de confianza (95%). Valores por encima de 0,2 indican preferencia por el ítem.....**24**

Figura 7. Media (\pm e.e.) de los índices de preferencia de cada ítem para cada clase de talla. ($F=22,031$, $p=0,0000$). Larvas 1er est.: larvas de mosquito de 1er estadio; Larvas 4º est.: larvas de mosquito de 4º estadio; larvas quiron.: larvas de quironómido. Clase de Talla 1 ≤ 25 mm, Clase de Talla 2 entre 25 y 35 mm y Clase de Talla 3 ≥ 35 mm.....**26**

Figura 8. Media (\pm e.e.) de los índices de preferencia entre clases de talla (a) y entre ítems (b). Los ítems cuyos valores se ubican por encima de la línea punteada son los preferidos. Los valores por encima de 0,2 (línea punteada en la figura) suponen preferencia por el ítem. Larvas 1er est.: larvas de mosquito de 1er estadio; Larvas 4º est.: larvas de mosquito de 4º estadio; larvas quiron.: larvas de quironómido.....**27**

Figura 9. Frecuencia de los valores de consumo de cada ítem por cada clase de talla.....**29**

Figura 10. Consumo de ítems "pequeños" (grupo 1) y "grandes" (grupo 2) por cada una de las tallas medidos según el índice de Chesson. Las barras verticales indican los intervalos de confianza (95%). Grupo 1: Cladóceros, copépodos y larvas de mosquito del 1º estadio. Grupo 2: Larvas de mosquito del 4º estadio y larvas de quironómido.....**30**

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Alimentación en peces de agua dulce

Los peces son el grupo de vertebrados más numeroso, con alrededor de 25000 especies que *representan* la mitad del total de los vertebrados (Nelson, 2006). Los peces de agua dulce totalizan alrededor de 10000 especies (Matthews, 1998), de los cuales cerca de 3000 se encuentran en la región Neotropical (Vari & Malabarba, 1998).

El estudio de la dieta de los peces neotropicales es un aspecto básico en la generación de conocimientos sobre el funcionamiento de los ecosistemas en que habitan, así como la función que cumplen en los mismos. Los términos generalista, especialista y oportunista son usados para describir hábitos alimenticios (Gerking, 1994). Los generalistas son aquellos organismos que recurren a un amplio espectro de alimentos, mientras que los especialistas presentan un espectro mucho más restringido. Una especie oportunista es aquella que saca provecho de un alimento cuando el mismo puede ser tomado con facilidad. Según estas definiciones, la mayoría de los peces son oportunistas (Gerking, 1994). La flexibilidad en los hábitos alimenticios es un fenómeno común entre los peces como adaptación a la variabilidad en la disponibilidad de los alimentos (Dill, 1983). Larkin (1956) mencionó que los peces de agua dulce presentan una baja especificidad en cuanto a sus hábitos alimenticios y que ello probablemente se debiera a la dinámica temporal de sus abundancias. En este sentido, Hartz (1997) observó que las diferentes especies de peces de una laguna costera del sur de Brasil presentaban cambios en sus hábitos alimenticios, predominando en su alimentación uno o unos pocos alimentos particulares para cada estación del año. Asimismo Michelsen *et al.* (1994) constataron que el detrito es una fuente de alimento consumida por varias especies de peces que coexisten en un mismo lago en las épocas en que no hay suficiente disponibilidad de alimentos de origen animal. En concordancia con estas observaciones, la Teoría del Forrajeo Óptimo predice que cuando la densidad del alimento es alta, el predador prefiere presas de alto valor nutricional e ignora el resto, pero si la densidad de las presas con alto valor nutricional disminuye, el predador se vuelve menos selectivo y amplía el rango de selección de las presas (Gerking, 1994).

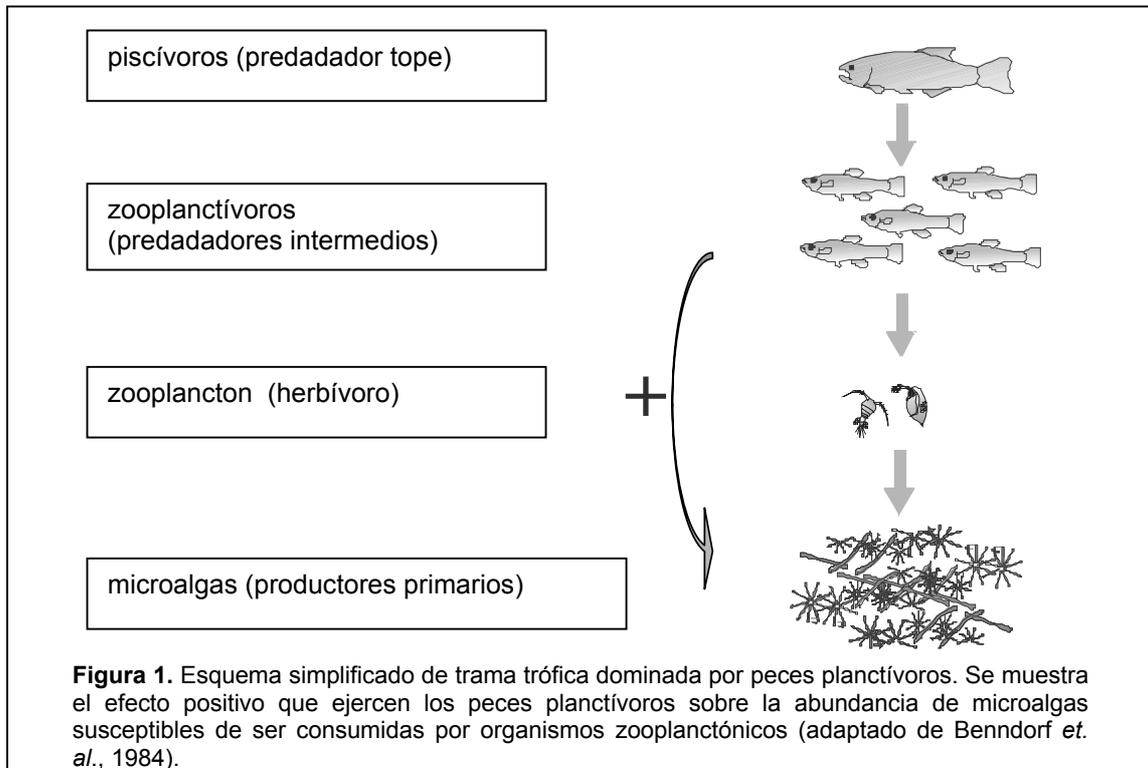
1.2. Interacciones tróficas en peces de agua dulce

Hasta mediados del siglo XX los estudios de los ecosistemas de agua dulce no consideraban que los peces fuesen de gran importancia en la estructuración de las comunidades. Este pensamiento cambió radicalmente luego de que Brooks & Dodson (1965) demostraran que los peces pueden llegar a influir en la estructura de otras comunidades a través de las interacciones tróficas. Hoy se acepta que los peces pueden influir sustantivamente en las tramas tróficas a través de efectos directos y en cascada, transporte y resuspensión de nutrientes (Matthews, 1998). En este sentido, se ha demostrado que algunas especies de peces, a través de la predación del zooplancton, potencian el desarrollo de microalgas (Carpenter *et al.*, 1987; Post & McQueen, 1987; Moss *et al.*, 1996). Estas últimas, bajo determinadas condiciones de disponibilidad de nutrientes, pueden desencadenar un proceso de deterioro de la calidad del agua que es difícil de revertir, caracterizado por una gran turbidez a causa de las mismas, déficit de oxígeno que afecta a la biota y en algunos casos la presencia de especies de algas tóxicas (Wetzel, 1983; Harper, 1992; Ryding & Rast, 1992).

1.2.1. Efectos de los peces planctívoros en el ambiente

En ambientes de agua dulce, fundamentalmente los lénticos, muchos peces consumen principalmente zooplancton y en menor grado larvas de insectos (Matthews, 1998). Muchas especies de peces pequeños y juveniles de especies de mayor tamaño que detectan visualmente a sus presas, se alimentan de zooplancton (Lazzaro, 1987). A su vez, de acuerdo con la Teoría del Forrajeo Óptimo, estos peces van a seleccionar el rango de tamaño de zooplancton más favorable (Gerking, 1994), el cual generalmente corresponde a las especies de mayor tamaño –fundamentalmente los cladóceros-. Hrbáček *et al.*, (1961), Brooks (1968) y Werner & Hall (1974), demostraron mediante experimentos que la preferencia de los peces zooplanctívoros es proporcional al tamaño de la presa, y que éstos comienzan a alimentarse de presas más pequeñas una vez que la abundancia de las mayores ha declinado. En ambientes donde la predación de peces planctívoros es importante, ocurre una modificación de la estructura de tamaños de la comunidad de zooplancton, existiendo un corrimiento hacia los tamaños menores del zooplancton (Brooks & Dodson, 1965). Como consecuencia, la presión de predación sobre las microalgas disminuye, favoreciendo el desarrollo de esta comunidad (Carpenter *et al.*, 1987; Post & McQueen, 1987). La figura 1 esquematiza

este efecto en cascada positivo sobre las microalgas por parte de los peces zooplanctívoros.



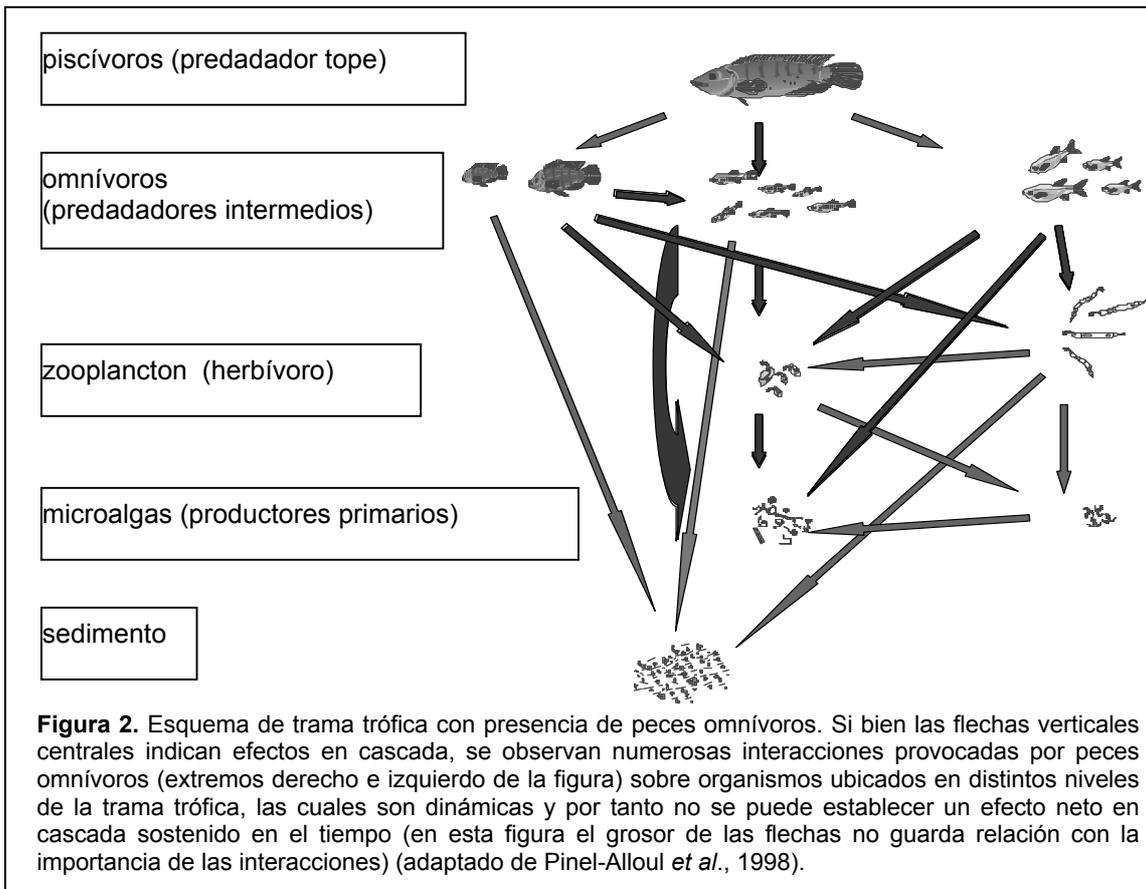
El esquema de la estructura trófica siguiendo el concepto de “cascada trófica” de Hairston *et al.*, 1960, establece que en una cadena trófica los predadores suprimen a sus presas, y esto favorece al siguiente nivel trófico inferior. Las interacciones tróficas en “cascada” han sido observadas en numerosos estudios en las zonas templadas del Hemisferio Norte (Johansson & Persson, 1986; Perrow *et al.*, 1997; Persson *et al.*, 1998). En estos ambientes generalmente existen de tres a cuatro niveles tróficos y se han descrito comunidades dominadas por interacciones fuertes entre piscívoros-planctívoros-zooplancton-fitoplancton (Carpenter, *et al.*, 1987). Estas relaciones tróficas explican las principales interacciones interespecíficas y los efectos en cascada que se pueden observar en ambientes con comunidades de peces compuestas por piscívoros y planctívoros: los peces piscívoros disminuyen las poblaciones de peces planctívoros, lo cual permite una mayor abundancia del zooplancton de mayor tamaño, y esto último provoca la disminución de microalgas o fitoplancton (Carpenter, *et al.*, 1987).

1.2.2. Efectos de los peces omnívoros en el ambiente

Según Winemiller (1995), las tramas tróficas están gobernadas por una combinación de factores bióticos y abióticos variables en el tiempo. Las tramas tróficas dominadas por omnívoros tienden a ser sumamente dinámicas y los principales flujos de energía varían su curso en el tiempo según la abundancia de recursos, tornándose dichas tramas más complejas y con controles descendentes en cascada difíciles de visualizar (Polis & Strong, 1996).

La mayoría de los peces son omnívoros y consumen zooplancton al menos durante alguna etapa de su vida, principalmente en los primeros estadios de su desarrollo (Matthews, 1998). Sin embargo, muchas especies mantienen su comportamiento planctívoro durante toda su vida (Gerking, 1994). Aquellas de pequeño tamaño y que seleccionan visualmente su alimento generalmente presentan un comportamiento planctívoro facultativo, es decir, que consumen zooplancton de forma oportunista a la vez que son capaces de consumir otras fuentes de alimentos como detritos, perifiton, plantas acuáticas, insectos acuáticos o terrestres, semillas, organismos bentónicos, etc., cuando la abundancia de zooplancton es baja (Lazzaro, 1987). Los peces planctívoros facultativos pueden mantener la densidad de zooplancton muy baja sin afectar la abundancia de sus propias poblaciones, aumentando aún más la presión sobre el zooplancton (Lazzaro, 1997). Asimismo, no siempre controlan las presas por las que no tienen especial preferencia (Vadas, 1990). Como organismos oportunistas y que se alimentan de más de un nivel trófico a la vez, desdibujan las interacciones tróficas y las vuelven difíciles de cuantificar (Pinel-Alloul *et al.*, 1998). (Figura 2).

En términos generales, al igual que los peces planctívoros, los peces omnívoros pueden disminuir la abundancia de zooplancton de mayor tamaño (Stein *et al.*, 1995), pero por otro lado pueden enriquecer la columna de agua con nutrientes que liberan del fondo cuando consumen materia orgánica del sedimento (Drenner *et al.*, 1996, 1998; Vanni *et al.*, 1997). Ambos comportamientos favorecen el desarrollo de microalgas. En ambientes eutróficos, la disponibilidad de nutrientes puede actuar en sinergia junto con la predación sobre el zooplancton, potenciando los efectos positivos sobre el desarrollo de microalgas (Moss *et al.*, 1996).



1.3. El empleo de organismos como agentes de control biológico

La aplicación de conocimientos de ecología de poblaciones, como los modelos predador-presa y de denso-dependencia, ha permitido desarrollar técnicas de control biológico aplicado a la agricultura (Doutt & DeBach, 1968). Dicho control se entiende, en un sentido amplio, como “la acción del empleo de enemigos naturales que mantienen la densidad de la población indeseada a niveles inferiores a los que ocurrirían en ausencia de los enemigos” (Ehler, 1990).

El empleo de organismos como agentes del control biológico es un tema controvertido desde diversos ángulos, que abarcan desde el punto de vista del ajuste de los modelos a la realidad y los impactos económicos en los cultivos, así como de los impactos en el medio ambiente (Ehler, 1990). Este último aspecto es muy importante puesto que una vez introducido el agente de control, su erradicación es prácticamente imposible (Harris, 1990). En este contexto, el mejor agente para el control biológico de una especie indeseada sería aquél que no cause ningún impacto sobre las comunidades y

las tramas tróficas -aunque estrictamente es imposible, ya que tan sólo el ataque a la especie indeseada traerá impactos (Harris, 1990)-, como es el caso de organismos con una alta especificidad alimenticia. Por ello, muchas veces se emplean parásitos específicos de la especie indeseada con muy buenos resultados (Doutt & DeBach, 1968). Sin embargo, y desde otra perspectiva, en algunos agro-ecosistemas también pueden ser útiles predadores generalistas, ya que presentan una persistencia en el tiempo más allá de la presencia o no de la especie indeseada, así como su rápido control una vez que ésta aparece (Ehler, 1990). El empleo de este tipo de organismos debe ser realizado extremando medidas, ya que por sus características existe un alto riesgo para el ambiente y por estas razones sólo debería utilizarse luego de que se hayan realizado las investigaciones previas necesarias para determinar los efectos en el ambiente (Ehler, 1990). En este sentido, Harris (1990) recomienda no emplear agentes de control de hábitos alimenticios oportunistas o no selectivos en ambientes donde los mismos no permanezcan contenidos para evitar su diseminación en el ambiente.

1.4. Los poecílidos como agentes de control biológico

El empleo de poecílidos en el control biológico de mosquitos es una práctica ampliamente difundida a nivel mundial. Existen dos especies muy conocidas por su relación con este propósito, *Gambusia affinis* y *G. holbrooki*, las cuales están tan relacionadas con esta práctica que en inglés se las conoce vulgarmente como "mosquito fish". Estas especies, nativas de Centroamérica y sur de Norteamérica, gracias a su fama de voraces predadores de larvas de mosquito han sido diseminadas en cuerpos de agua de numerosos países en diferentes continentes. Sin embargo, su empleo como control biológico de mosquitos ha generado polémica, habiéndose documentado efectos nocivos directos de estas especies sobre diversos organismos nativos de los ecosistemas en los que han sido introducidas (Ruiz, 1993; Hammer, 2002; Leyse *et al.*, 2004), así como efectos indirectos en cascada, entre ellos el favorecimiento del desarrollo de microalgas a través de la predación del zooplancton de mayor tamaño (Hurlbert *et al.*, 1972; Hurlbert & Mulla, 1981; Margaritora *et al.*, 2001). Por otra parte hay trabajos que ponen en tela de juicio su efectividad como control biológico de larvas de mosquito (Blaustein, 1992).

Las dietas de *G. affinis* y *G. holbrooki* son muy amplias y sumamente variables tanto espacial como temporalmente y sus composiciones varían en relación a las

abundancias relativas de sus presas, siendo las larvas de mosquito sólo una pequeña parte de su dieta (Farley, 1980; Cabral *et al.*, 1998; Arthington & Marshall, 1999; Willems *et al.*, 2005). En este sentido, Blaustein (1992) incluso plantea que *G. affinis* de forma indirecta puede favorecer el desarrollo de las larvas de mosquito al consumir invertebrados predadores de éstas. Si bien se ha pretendido utilizar esta especie como control del mosquito en ambientes artificiales o frecuentemente degradados, en muchas ocasiones han logrado esparcirse hacia ambientes prístinos (Arthington & Lloyd, 1989; Arthington, 1991), donde han impactado severamente la fauna nativa de peces, anfibios e invertebrados (Arthington, 1991; Gamratt & Kats, 1996; Howe *et al.*, 1997; Webb & Joss 1997; Goodsell & Kats, 1999; Leyse *et al.*, 2004).

1.5. Propósito del estudio

2.5.1. El problema: *C. decemmaculatus* como control biológico de mosquitos

Cnesterodon decemmaculatus (Jenyns, 1842), vulgarmente conocido como "madrecita", es un pequeño poecílido de hasta 5 cm de longitud. Su distribución abarca gran parte de la cuenca del Río de la Plata y de la cuenca Atlántica, en Argentina, Brasil y Uruguay (Rosa & Costa, 1993). Se caracteriza por su ubicuidad en los sistemas de la región, presentando gran tolerancia a variaciones fisicoquímicas, por lo que es común encontrarlo en ambientes alterados (Bistoni *et al.*, 1999; Martí *et al.*, 2006). Su estrategia reproductiva es altamente exitosa, ya que es una especie vivípara con hasta tres eventos reproductivos al año (Lorier & Berois, 1995). Al ser una especie muy resistente a la degradación de la calidad del agua, frecuentemente es dominante en las comunidades de peces en ambientes alterados (Bistoni *et al.*, 1999; Scasso *et al.*, 2001; Hued & Bistoni, 2004; Teixeira de Mello, 2007). Estas características hacen que con frecuencia *C. decemmaculatus* sea la especie dominante en este tipo de ambientes .

Cnesterodon decemmaculatus posee hábitos omnívoros, con una gran diversidad de ítems de pequeño tamaño, como zooplancton, larvas de insectos y algas (Ringuelet, 1975; Escalante, 1983; Quintans *et al.*, sometido). Existen estudios recientes acerca del consumo de larvas de mosquito por esta especie, pero no sobre la preferencia por éstas (Martí *et al.*, 2006). Si bien estos autores observaron que *C. decemmaculatus* efectivamente depreda sobre larvas de mosquito, no estudiaron cómo este

comportamiento se ve afectado cuando en el medio natural la especie se enfrenta a un gran número de fuentes de alimento que puede potencialmente consumir.

Por otra parte, además de evaluar la eficiencia como depredador de larvas de mosquito, no se conocen las posibles implicancias sobre el resto de las poblaciones de invertebrados y en la calidad del ambiente en general. Por ello se considera aventurado el empleo de la especie como agente de control biológico de larvas de mosquito en ambientes naturales. La introducción masiva de *C. decemmaculatus* en diversos cuerpos de agua de Uruguay a través del Programa Nacional de Control Biológico del Mosquito (DINARA) podría causar impactos negativos sobre la calidad del agua, fundamentalmente en aquellos ambientes con las características antes mencionadas -moderada a alta carga de nutrientes y escasa o nula presencia de piscívoros- que por lo general son ambientes cercanos a centros poblados, justamente donde este programa centra sus mayores esfuerzos.

En el contexto desarrollado, se considera de particular interés evaluar los potenciales efectos que esta especie podría provocar sobre el ambiente a través del estudio de la selección del alimento frente a la presencia de determinados organismos. La realización de esta investigación está motivada por el interés en obtener información acerca de las preferencias alimenticias de *C. decemmaculatus* frente a larvas de mosquito y el zooplancton de gran tamaño, con la finalidad de establecer su potencial eficiencia como control biológico de mosquitos y el efecto indirecto que tal actividad podría ejercer sobre la calidad del agua. Por otra parte, la cuantificación de las tasas de consumo de larvas de mosquito y de zooplancton ayudaría a obtener una aproximación cuantitativa de los potenciales efectos sobre estos organismos.

1.5.2. Hipótesis

La evidencia científica define a *C. decemmaculatus* como depredador de pequeños animales, como zooplancton y larvas de insecto. Teniendo en cuenta que esta especie presenta además un patrón de alimentación omnívoro-planctívoro o incluso planctívoro facultativo, en esta tesis se postula que *C. decemmaculatus* presenta preferencia por el zooplancton de gran tamaño (en particular cladóceros) frente a otros recursos alimenticios que frecuentemente puede encontrar en su ambiente. Por esta razón se predice que *Cnesterodon decemmaculatus* no es un buen agente de control de larvas

de mosquito, ya que ante la presencia de poblaciones de cladóceros disminuirá la predación de larvas de mosquito.

1.5.3. OBJETIVOS

1.5.3.1. Objetivo general

- Evaluar las preferencias alimenticias de *C. decemmaculatus* y en base a éstas su potencialidad como agente de control biológico de mosquito.

1.5.3.2. Objetivos específicos

- Evaluar preferencia alimenticia de *C. decemmaculatus* con relación a cinco alimentos diferentes ofrecidos simultáneamente.
- Cuantificar el consumo de *C. decemmaculatus* sobre larvas de mosquito y zooplancton de gran tamaño.
- Evaluar la potencialidad de esta especie como control biológico de mosquitos a través del consumo de sus larvas.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Estrategia de investigación

A efectos de responder las principales preguntas de esta tesis y contrastar la hipótesis planteada, se evaluó la preferencia alimenticia de *C. decemmaculatus* mediante experimentos de laboratorio, utilizando larvas de mosquito de dos estadios de desarrollo, larvas de quironómido del mayor estadio, cladóceros y copépodos. Esta estrategia tiene la debilidad de no reproducir con exactitud el ambiente natural, ya que no cuenta con la complejidad espacial ni con la gran cantidad de factores que influyen en el mismo (diversidad de organismos, distribución heterogénea de los mismos en el tiempo y en el espacio, movilidad de los peces, etc). Sin embargo, esa misma complejidad del ambiente hace sumamente difícil la cuantificación de la oferta para poder establecer la selección del alimento, y los resultados que se obtienen mediante la aproximación experimental tienen la robustez de haber sido medidos con exactitud.

Los experimentos en microcosmos (acuarios) dirigidos a estimar la preferencia alimenticia de *C. decemmaculatus* consideraron cinco ítems alimenticios: macrozooplancton (cladóceros del género *Daphnia* y copépodos), larvas de quironómidos del cuarto estadio larval y dos tamaños de larvas de mosquitos (*Culex pipiens*), pertenecientes al primer y cuarto estadio larval. Las larvas de quironómidos son organismos principalmente bentónicos, el zooplancton habita el ambiente pelágico, mientras que las larvas de mosquito si bien recorren toda la columna de agua, generalmente se ubican en la superficie, ya que necesitan tomar oxígeno del aire para respirar.

A efectos de determinar las preferencias alimenticias en las diferentes etapas de la vida de la madrecita, se utilizaron 3 clases o rangos de tamaño (tallas): T1 (≤ 25 mm), T2 (entre 25 y 35 mm) y T3 (≥ 35 mm). Estas tallas fueron seleccionadas a partir de trabajos previos (Quintans *et al.*, sometido), que analizaron los hábitos alimenticios de la comunidad de *C. decemmaculatus* del lago del Parque Rodó. Las tallas de los peces utilizados se detallan en el Anexo I.

Para diseñar y desarrollar los experimentos de preferencias alimenticias fue necesario generar información previa acerca de la cantidad de organismos necesarios para incluir

en los acuarios y el tiempo de duración de las experiencias (tiempo de exposición de las presas frente a los peces). Todos aspectos relacionados con la preparación del diseño experimental se detallan los Anexos II al VII.

2.2. Experimento de preferencias alimenticias

Para cada clase de talla se contemplaron 3 réplicas (R1, R2 y R3) y dos controles (C1 y C2). En cada acuario se introdujeron 10 individuos de *C. decemmaculatus* de la misma clase de talla (Figura 3). Se siguió así un diseño factorial de bloques aleatorios (Underwood, 1997) donde los bloques estuvieron representados por los acuarios de cada clase de talla, los ítems y las clases de talla fueron los niveles de cada factor, siendo cinco y tres respectivamente. Cada uno de los tres acuarios de cada clase de talla fue considerado una unidad experimental y estuvo anidado dentro del factor talla, así como cada pez fue considerado una unidad muestral y cada ítem un tratamiento (Figura 4).

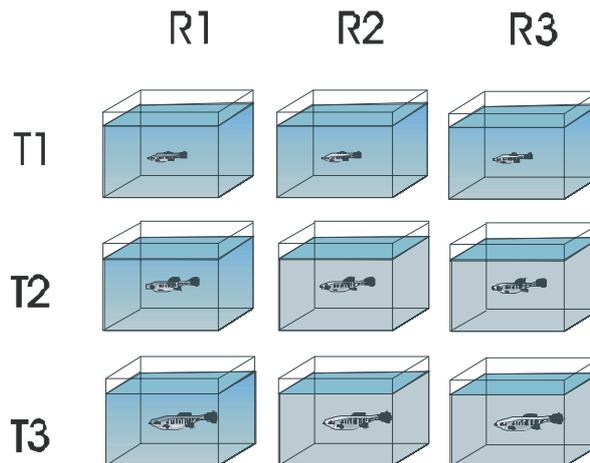


Figura 3. Esquema del diseño experimental para el establecimiento de las preferencias alimenticias de *C. decemmaculatus*. “R” son las réplicas y “T” las diferentes tallas de peces utilizados.

2.3. Cálculo de preferencias alimenticias

Las preferencias alimenticias (α_i) se determinaron mediante el índice de Chesson (Chesson, 1978):

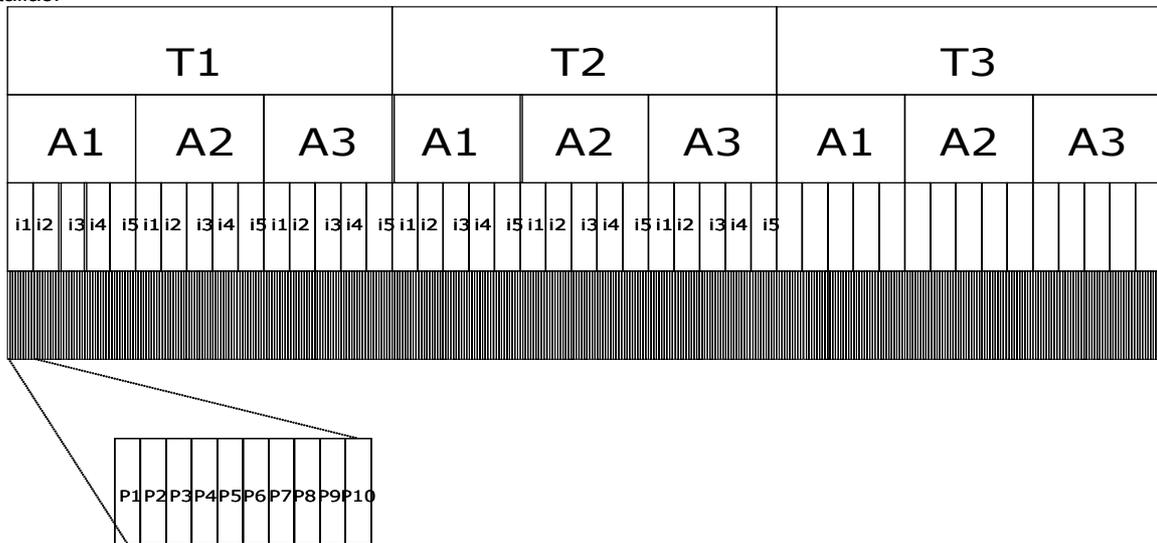
$$\alpha_i = [r_i / p_i] / [\sum_{i=1}^m r_i / p_i]$$

donde m es el número de ítems alimenticios, r_i la proporción numérica del ítem alimenticio i en el contenido estomacal del pez, y p_i la proporción numérica del ítem alimenticio i en los acuarios. Cuando $\alpha_i = 1/m$ no hay predación selectiva, cuando $\alpha_i > 1/m$ hay selección positiva del ítem y cuando $\alpha_i < 1/m$ hay selección negativa, o tendencia a evitar el ítem (Lazzaro, 1987). Este índice es independiente de las abundancias relativas de las presas, y por tanto es apropiado para hacer comparaciones de preferencias (Lazzaro, 1987). El cálculo de las preferencias a partir del consumo de los ítems por cada pez se detalla en el Anexo VII.

2.4. Análisis de datos

Para establecer la variabilidad entre las réplicas de cada tratamiento (T1, T2, T3), inicialmente se realizó un ANOVA de 3 vías donde los acuarios estaban anidados en las clases de talla, siendo los ítems alimenticios y tallas de peces los factores principales (Figura 4).

Figura 4. Esquema del diseño anidado. “T” son cada una de las clases de talla, “A” cada uno de los acuarios, “i” cada uno de los ítems y “p” cada uno de los peces. Estos últimos se encuentran anidados en los acuarios, los cuales a su vez se encuentran anidados en las tallas.



Al no registrarse diferencias entre los acuarios de un mismo tratamiento, es decir, dentro de una misma clase de talla (Tabla 1, Figura 5), se consideraron los 30 individuos de peces como réplicas en cada tratamiento, pasándose a un esquema de un ANOVA de 2 vías sin anidación, con clases de tallas e ítems como factores principales y los valores de preferencias alimenticias como variable de respuesta (Underwood, 1997).

Tabla 1. Test de significancia de comparación entre peceras para cada clase de talla. s.c., suma de cuadrados; g.l., grados de libertad; c.m., cuadrados medios, F estadístico del ANOVA; p, nivel de probabilidad. Los valores significativos se resaltan en negritas.

Efecto	s.c	g.l.	c.m	F	p
Pecera	0,15531	2	0,07765	1,0482	0,3515
Talla	5,8977	2	2,9488	39,8067	0,0000
Ítem	30,9508	4	7,7377	104,4512	0,0000
Pecera x Talla	0,2878	4	0,0719	0,9713	0,4300
Pecera x Ítem	1,7479	8	0,2184	2,9494	0,0032
Talla x Ítem	13,8216	8	1,7277	23,3222	0,0000
Pecera x Talla x Ítem	1,9196	16	0,1199	1,6196	0,060727
Intersección	57,9439	1	57,9439	782,1850	0,0000
Error	30,0022	405	0,0741		

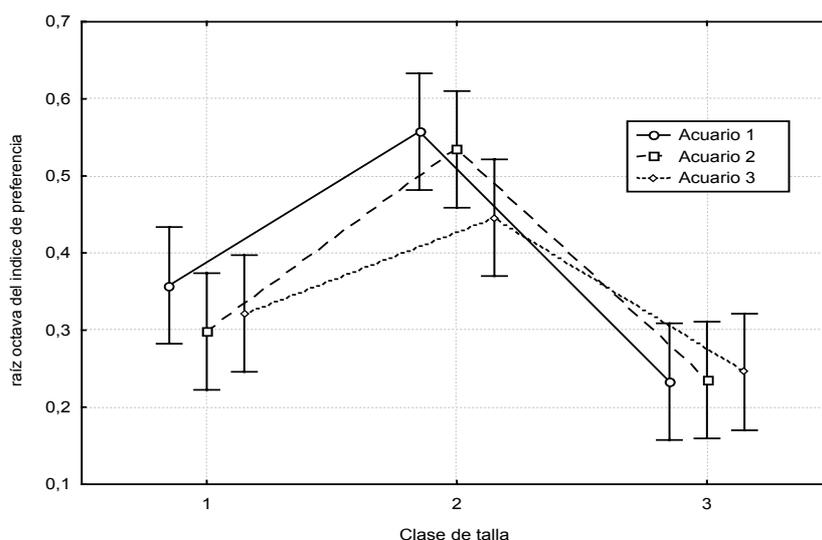


Figura 5. Gráfica de interacciones entre las réplicas de los acuarios para cada clase de talla ($F = 0,97132$, $p = 0,42301$). Las barras verticales indican intervalo de confianza al 95%.

En consecuencia, para establecer diferencias en la preferencia alimenticia de peces, se realizó un ANOVA de 2 vías, con ítems alimenticios y clases de talla como factores principales (Underwood, 1997) y como variable de respuesta a los valores de preferencia alimenticia para cada ítem, siguiendo un modelo de bloques aleatorizados (ANOVA no aditivo):

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}, \forall i, j, k$$

con ε_{ijk} valores aleatorios independientes con distribución normal, donde:

Y_{ijk} es el resultado de cualquier observación del experimento,

μ es la media de todos los resultados,

α_i es el efecto de uno de los niveles del tratamiento

β_j es el efecto de un determinado factor

$(\alpha\beta)_{ij}$ representa la interacción entre factores

ε_{ijk} es el error experimental

Dado que la igualdad de varianzas de los datos no pudo ser asumida, los mismos debieron ser transformados mediante la función raíz octava. De esta forma el supuesto de homocedasticidad fue salvado mediante el test de Cochran ($F= 1,0441$; $p= 0,963$).

Para determinar las preferencias según rangos de tamaño de los ítems, se realizó un test *a posteriori* (Test LSD o de la mínima diferencia significativa) con los cladóceros, copépodos y larvas de mosquito del 1^{er} estadio agrupados en una categoría y larvas de mosquito del 4^o estadio y de quironómidos en otra.

2.5. Cálculo de tasas de consumo

Las tasas de consumo de zooplancton y larvas de mosquito fueron expresadas por gramo de pez y se calcularon mediante el índice de Dodson (Dodson, 1975):

$$K/g = -\ln(D_f / D_i) / (X \cdot g \cdot T)$$

donde D_f y D_i son las densidades final e inicial del ítem alimenticio en el acuario (ind/l), X es el número de peces (ind), g el peso medio individual de los peces (g) y T el tiempo de duración del experimento (horas decimales). La unidad de K/g representa los individuos (presas) consumidos por gramos de pez por hora.

La tasa de consumo de estos ítems por parte de *C. decemmaculatus* se realizó en experiencias separadas para cada ítem, trabajando únicamente con la clase de talla T3, bajo el supuesto de que los peces más grandes deben tener mayores requerimientos energéticos y por tanto consumen mayor cantidad de alimento. Nuevamente la experiencia se realizó simultáneamente por triplicado en acuarios con tres ejemplares de *C. decemmaculatus* de la mayor talla (≥ 35 mm) y dos controles donde no se introdujeron peces. La duración de esta experiencia fue arbitraria (24 horas), aunque

buscando ser lo suficientemente larga como para notar cambios en las poblaciones de las presas. La abundancia inicial de cladóceros fue de 3000 individuos y la de larvas de mosquito –exclusivamente del 3er estadio- fue de 300. Estas abundancias fueron establecidas luego de realizar las experiencias previas de predación para establecer la duración de los experimentos. Con estas abundancias se aseguró no limitar el consumo por escasez de presas. Una vez cumplido este plazo, en el caso de los cladóceros se retiraron los peces y se filtró el agua del acuario con un tamiz de 68 μm de poro a fines de retenerlos. El conteo de los cladóceros se efectuó de acuerdo a la metodología de Paggi & Paggi (1974), con un microscopio óptico binocular a 40 aumentos usando una cámara Sedwick-Rafter de 1 a 5 ml. Para el caso de la experiencia con larvas de mosquito, se retiraron los peces y se filtró el agua, contando directamente las larvas retenidas.

3. RESULTADOS

3.1. Preferencias alimenticias

Los índices de preferencia de Chesson para todas las clases de talla integradas indicaron que *Cnesterodon decemmaculatus* mostró preferencias únicamente para los cladóceros (Figura 6).

El ANOVA de 2 vías indicó diferencias significativas en el índice de preferencia de Chesson entre clases de talla de peces ($F=37,6032$; $p=0,000$) y para los distintos ítems ($F=98,6694$, $p=0,000$). Asimismo existió interacción altamente significativa entre los factores (Tabla 2). Es decir, las respuestas de consumo (medidas como índice de preferencia) para cada ítem fueron diferentes entre clases de tallas.

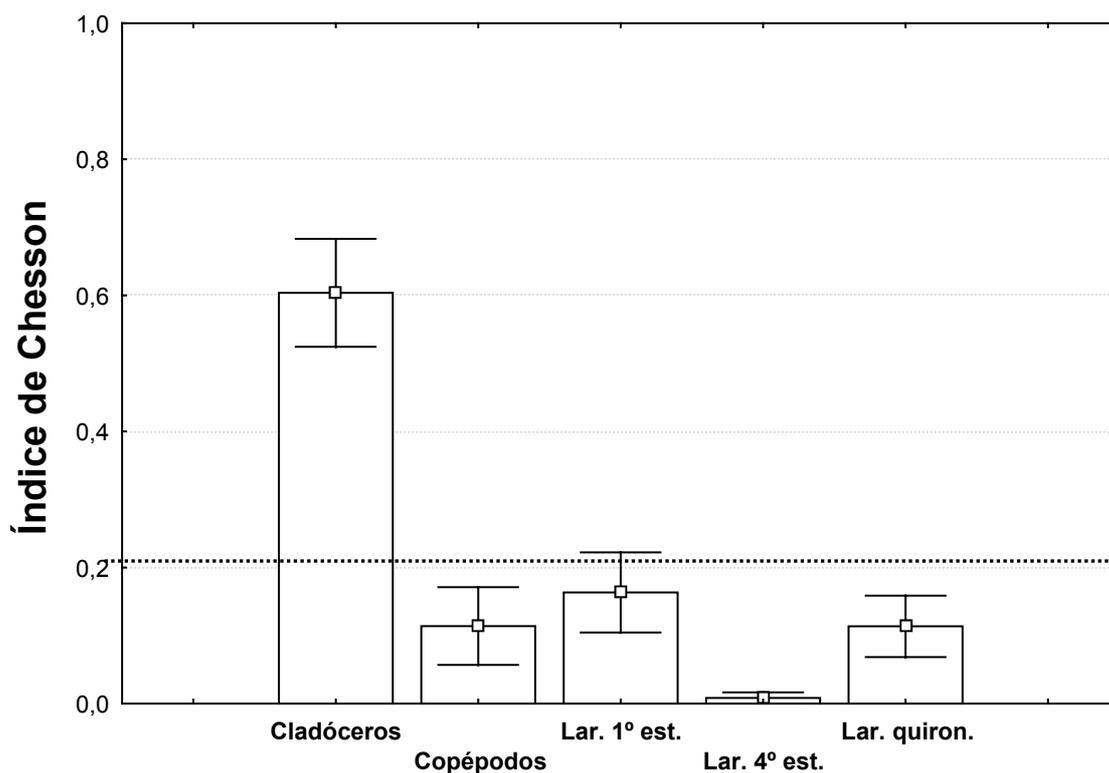


Figura 6. Valor promedio del índice de preferencia de todas las clases de talla agrupadas. Lar. 1er. est.: larvas de mosquito de 1er. estadio; Lar. 4º est.: larvas de mosquito de 4º estadio; larvas quiron.: larvas de quironómido. Las barras verticales indican el intervalo de confianza (95%). Valores por encima de 0,2 indican preferencia por el ítem; valores por debajo de 0,2 indican rechazo.

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos vías del índice de preferencia de Chesson para cada clase de talla e ítem. Se resalta en negrita el valor de la interacción.

Fuente de variación	g.l	s.c.	c.m.	F	P
Talla	2	5,89772	2,94886	37,6032	0,00000
Ítem	4	30,95082	7,73770	98,6694	0,00000
Talla x Ítem	8	13,82160	1,72770	22,0132	0,00000
Residual	435				
Total	449				

El análisis *post-hoc* de mínimas diferencias significativas (LSD) arrojó diferencias significativas en las preferencias entre clases de talla (F=18,0748; p=0,000 entre T1 y T2, F=15,469; p=0,000 entre T2 y T3 y F=36,834; p=0,021 entre T1 y T3). Los ítems mostraron diferencias significativas entre las clases de talla, excepto para las larvas de mosquito del 4º estadio (ANOVA: p < 0,05: Tabla 3). En el caso de los cladóceros, se encontraron diferencias significativas entre T1 y T2 y entre T1 y T3. En el caso de los copépodos, existieron diferencias significativas en la preferencia entre todas las clases de talla. En el caso de las larvas de mosquito de primer estadio, las diferencias fueron significativas al comparar T1 con T2 y T2 con T3, al igual que para el caso de las larvas de quironómidos. El resultado de las comparaciones de todos los ítems entre sí y entre clases de talla se muestra en el Anexo IX.

Tabla 3. Resultados de las comparaciones múltiples efectuadas con el test *post-hoc* LSD sobre las comparaciones de las preferencias para cada ítem entre las diferentes clases de talla C.M.= 0,7842, g.l.=435,00). Las diferencias significativas se resaltan en negritas.

Ítems	Comparación entre clases de talla	Nivel de p
Cladóceros	1 - 2	0,0043
	2 - 3	0,1045
	1 - 3	0,0000
Copépodos	1 - 2	0,0488
	2 - 3	0,0000
	1 - 3	0,0000
Larvas mosquito 1 ^{er} estadio	1 - 2	0,0000
	2 - 3	0,0000
	1 - 3	0,1475
Larvas mosquito 4º estadio	1 - 2	0,1364
	2 - 3	0,9776
	1 - 3	1,0000
Larvas quironómido	1 - 2	0,0000
	2 - 3	0,0000
	1 - 3	0,4295

La Figura 7 ilustra la magnitud de la interacción Clase de Talla x Ítem. La respuesta diferencial del ítem "cladóceros" frente al ítem "larvas de quironómidos" fue la más notoria, ya que muestran un patrón exactamente opuesto. La preferencia por los copépodos y larvas de mosquito de 1^{er} estadio es inversamente proporcional a la talla mientras que T2 presentó un muy ligero consumo de larvas de mosquito de 4^o estadio, frente a su consumo nulo en las restantes tallas.

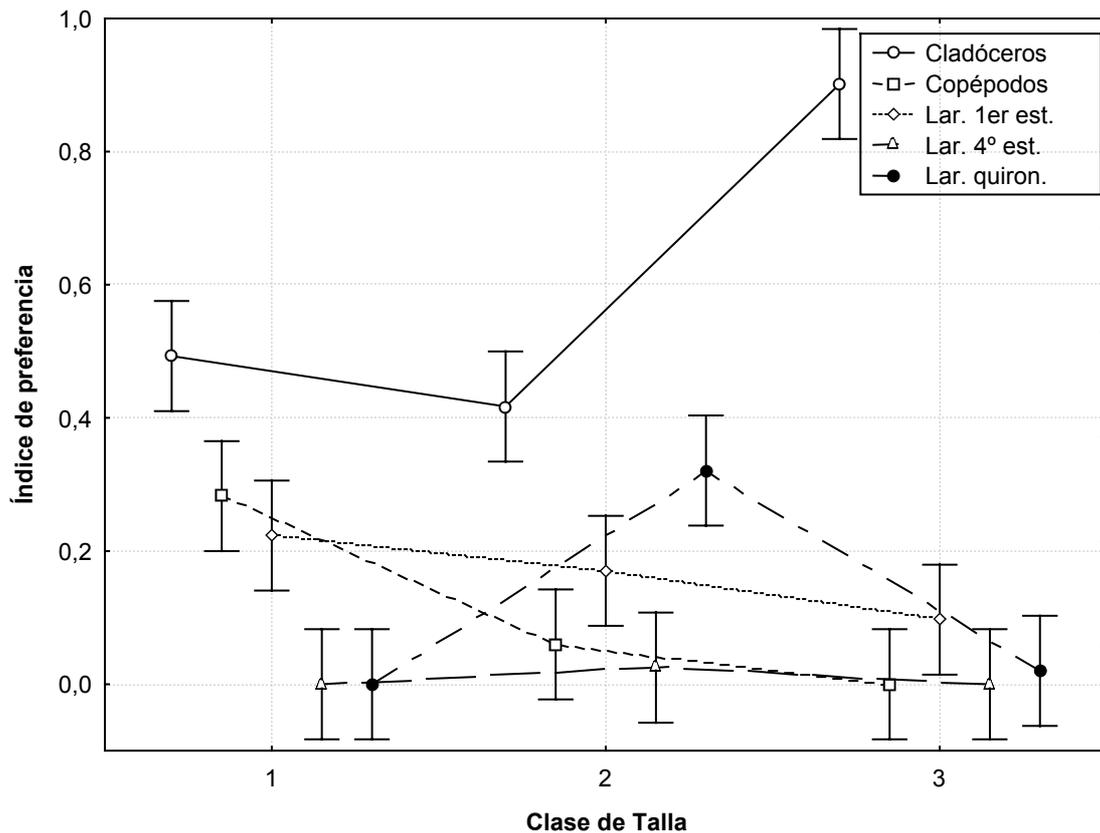


Figura 7. Gráfico de las interacciones de los índices de preferencia de cada ítem para cada clase de talla. ($F=22,031$, $p=0,0000$). Larvas 1er est.: larvas de mosquito de 1er estadio; Larvas 4^o est.: larvas de mosquito de 4^o estadio; larvas quiron.: larvas de quironómido. Clase de Talla 1 ≤ 25 mm, Clase de Talla 2 entre 25 y 35 mm y Clase de Talla 3 ≥ 35 mm. (Barras verticales denotan intervalo de confianza al 95%)

La Figura 8a ilustra los promedios de los valores del índice de preferencia de Chesson (α) de cada ítem alimenticio para cada clase de talla. Todas las clases de talla prefirieron a los cladóceros por sobre los demás ítems (media \pm error estándar: $0,49 \pm 0,08$; $0,42 \pm 0,04$ y $0,91 \pm 0,24$ para T1, T2 y T3 respectivamente). T1 tuvo además preferencia por los copépodos ($0,28 \pm 0,07$), evitando completamente los restantes ítems ($0,17 \pm 0,03$ para larvas de mosquito de 1er estadio y cero para larvas de mosquito de 4^o estadio y larvas de quironómido). Esta clase de talla mostró diferencias

significativas entre los ítems preferidos y los demás, y no así entre ellos (Anexo IX). La clase de talla T2 presentó un espectro de selección más amplio, al preferir tanto

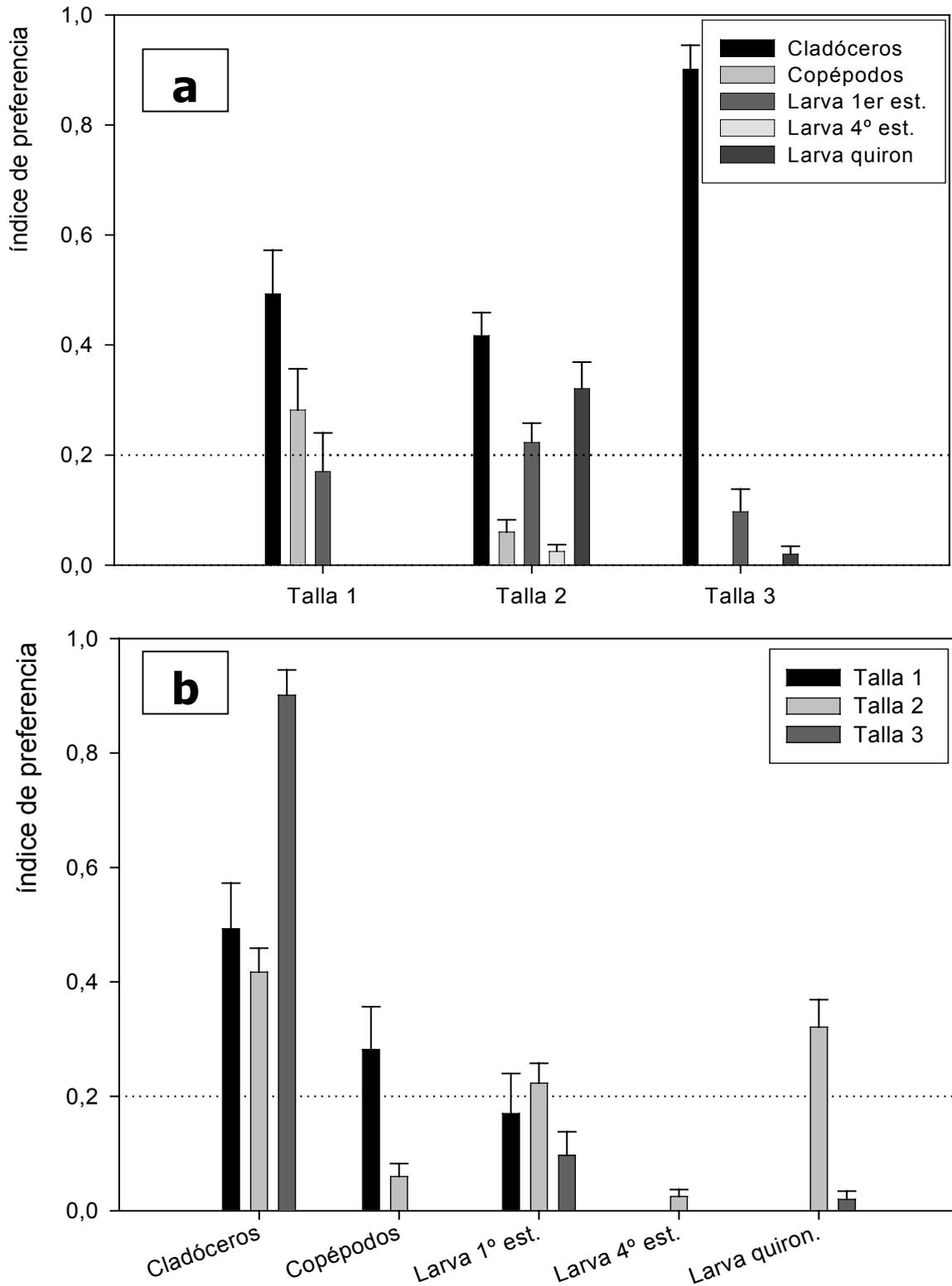


Figura 8. Media (\pm e.e.) de los índices de preferencia entre clases de talla (a) y entre ítems (b). Los ítems cuyos valores se ubican por encima de la línea punteada son los preferidos. Los valores por encima de 0,2 (línea punteada en la figura) suponen preferencia por el ítem y por debajo suponen rechazo. Larvas 1er est.: larvas de mosquito de 1er estadio; Larvas 4º est.: larvas de mosquito de 4º estadio; larvas quiron.: larvas de quironómido.

cladóceros ($0,42 \pm 0,04$) como larvas de mosquito del 1er estadio ($0,22 \pm 0,07$) y de quironómidos ($0,32 \pm 0,05$), evitando copépodos y larvas de mosquito de 4º estadio ($0,06 \pm 0,02$ y $0,02 \pm 0,01$ respectivamente). El valor del índice de preferencia para los cladóceros resultó significativamente mayor a los valores para los restantes ítems. Los valores de preferencia entre los otros dos ítems preferidos (larvas de mosquito del 1er estadio y de quironómidos) no fueron significativamente diferentes entre ellos y sí con respecto a los copépodos y las larvas de mosquito de 4º estadio, las que no fueron preferidas (Anexo IX). La clase de talla T3 presentó preferencia exclusivamente por los cladóceros ($0,91 \pm 0,24$), evitando los restantes ítems (0 ; $0,01 \pm 0,22$; 0 y $0,02 \pm 0,08$ para copépodos, larvas de mosquito de 1er estadio, larvas de mosquito de 4º estadio y larvas de quironómido respectivamente). El valor del índice de preferencia de esta clase de talla para los cladóceros fue significativamente mayor a los restantes ítems. Por su parte, las diferencias entre los valores del índice para los ítems no preferidos no fueron significativas (Anexo VII). El mayor valor de preferencia entre todos los ítems y entre todas las clases de talla fue el de T3 para cladóceros.

Los cladóceros fueron el ítem de mayor preferencia en cada clase de talla, mientras que los restantes ítems sólo fueron preferidos (y siempre en menor grado) por una sola clase de talla a la vez o incluso por ninguna (Figura 8b). Los copépodos sólo fueron preferidos por T1, las larvas de mosquito de 1er estadio así como las de quironómido fueron preferidas únicamente por T2, mientras que las larvas de mosquito de 4º estadio no fueron preferidas por ninguna clase de talla. Las larvas de mosquito del 1er estadio fueron preferidas únicamente por T2, siendo éste un valor sumamente bajo, muy cercano al valor de no preferencia, resultando el menor valor de preferencia de todos los registrados.

La Figura 9 ilustra el grado de consumo de cada ítem medido según la frecuencia de los valores del índice de preferencia de Chesson. Todas las clases de talla concentraron mayormente su consumo sobre los cladóceros, siendo preferido por 21 individuos de T1 y 29 individuos de cada una de las restantes clases de talla. Asimismo, las clases de talla T1 y T3 presentaron los máximos valores absolutos de preferencia, ya que 10 individuos de T1 y 25 de T3 presentaron un valor del índice de 1, lo que equivale a decir que consumieron exclusivamente este ítem. Los copépodos en cambio fueron un ítem preferido únicamente por T1, donde 29 individuos los consumieron y 8 de ellos

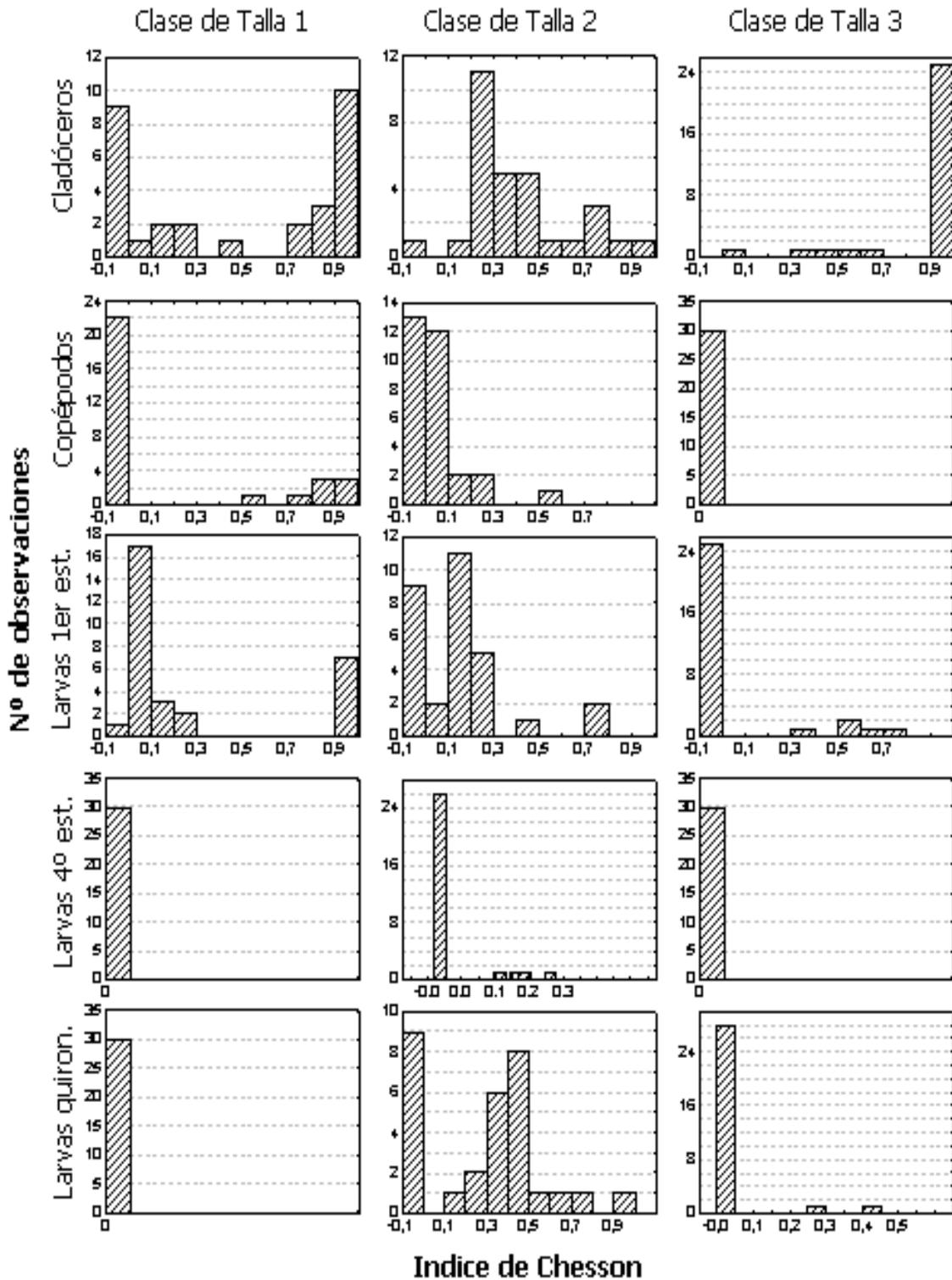


Figura 9. Frecuencia de los valores de consumo de cada ítem por cada clase de talla

mostraron preferencia. Sin embargo, solamente 13 individuos de T2 los consumieron, de los cuales tan solo 3 presentaron valores de preferencias. Las larvas de mosquito del 1^{er} estadio fueron consumidas por T2 y en menor medida por T1 (si bien 7

individuos de esta clase de talla las consumieron en forma exclusiva), y prácticamente no fue consumida por T3. Las larvas de mosquito del 4º estadio fueron consumidas únicamente por T2, aunque en un número muy bajo, donde solamente 4 individuos mostraron preferencia en valores bajos. Por su parte, las larvas de quironómido fueron consumidas de forma casi exclusiva por T2, dentro de la cual 20 individuos presentaron valores del índice mayores a 0,2, mientras que solamente 2 individuos de T3 presentaron valores de preferencia y ninguno de T1.

Al agrupar los ítems en dos grupos en función de su tamaño, donde en el primero (ítems "pequeños") incluye a cladóceros, copépodos y larvas de mosquito de 1º estadio, y el segundo (ítems "grandes") a las larvas de mosquito del 4º estadio y las de quironómido, se observó que las tres clases de talla consumieron mayormente y de forma significativa los ítems del primer grupo frente al segundo ($F=6,1180$; $p=0,002$) (Figura 10). La clase de talla T1 presentó diferencias significativas frente a T2 ($F=12,2640$; $p=0,001$) así como a T3 ($F=5,2741$; $p=0,022$), mientras que entre T2 y T3 no se registraron diferencias significativas ($F=1,4080$; $p=0,236$).

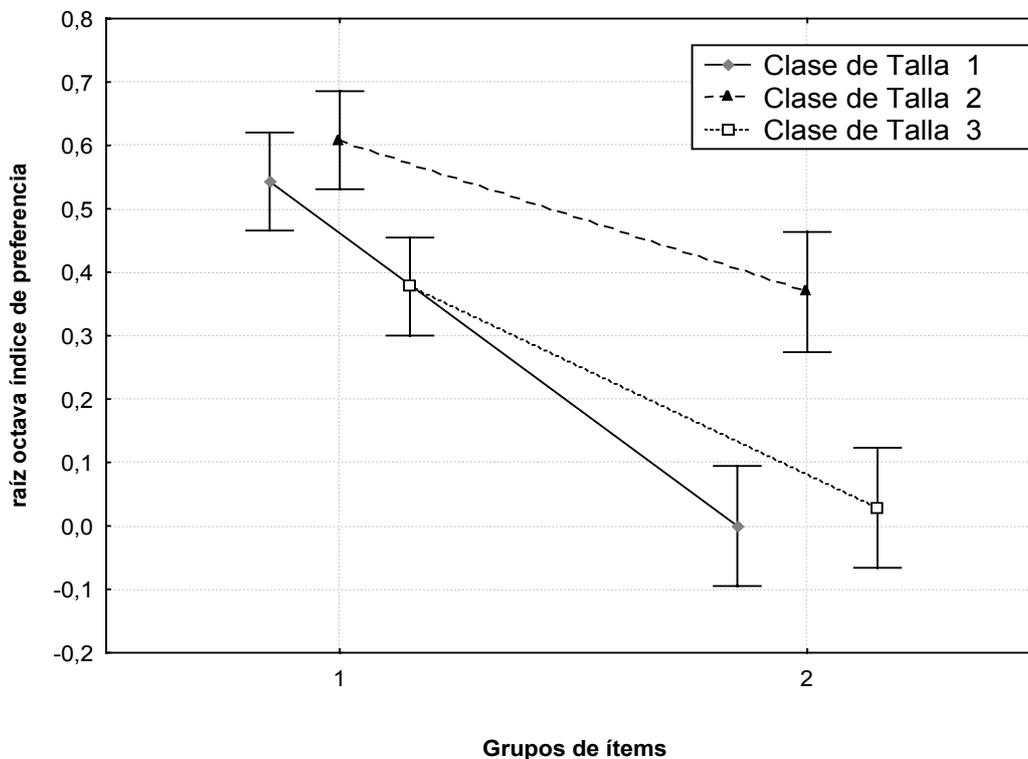


Figura 10. Consumo de ítems "pequeños" (grupo 1) y "grandes" (grupo 2) por cada una de las tallas medidas según el índice de Chesson. Las barras verticales indican los intervalos de confianza (95%). Grupo 1: Cladóceros, copépodos y larvas de mosquito del 1º estadio. Grupo 2: Larvas de mosquito del 4º estadio y larvas de quironómido.

3.2. Tasas de consumo

En los experimentos de consumo exclusivo de cladóceros o larvas de mosquito, los ejemplares de *C. decemmaculatus* presentaron una tasa media (\pm e.e.) de consumo de $446 \pm 162,85$ cladóceros por pez en 24 horas, es decir, $53,64 \pm 2,26$ cladóceros.g pez⁻¹.h⁻¹. En cuanto a las larvas de mosquito de 3º estadio, la tasa de consumo fue de $90 (\pm 1,41$ e.e.) larvas por pez en 24 h o $3,6 (\pm 0,27$ e.e.) larvas por pez por hora, o $10,19 \pm 0,58$ larvas.g pez⁻¹.h⁻¹ ($\pm 0,15$ e.e.) (Anexo X).

4. DISCUSIÓN

C. decemmaculatus tuvo mayor preferencia por los cladóceros. Los organismos de la talla del mayor estadio larval de mosquitos no fueron preferidos, al menos en presencia de otros recursos de menor tamaño. La estrategia de investigación basada en microcosmos artificiales, si bien no es una representación real de los complejos procesos que pueden ocurrir en los ambientes naturales, tiene la ventaja de eliminar la complejidad y heterogeneidad del ambiente y así controlar las variables a evaluar. Teniendo en cuenta estas restricciones propias de la estrategia experimental elegida, este estudio demostró que *C. decemmaculatus* se puede comportar como un pez planctívoro facultativo, que depreda selectivamente sobre el zooplancton de gran tamaño cuando está presente en el ambiente.

Cnesterodon decemmaculatus tiene hábitos de consumo de pequeñas presas, entre las cuales se pueden encontrar larvas de mosquito (Martí *et al.*, 2006), aunque también zooplancton (Quintans *et al.*, sometido) y algas (Ringuelet, 1975; Escalante, 1983; Quintans *et al.*, sometido). Pero en este experimento, debido a que la abundancia de cladóceros (al igual que los restantes ítems) siempre se mantuvo alta, *C. decemmaculatus* pudo consumir este ítem sin restricciones causadas por su abundancia, mostrando una alta afinidad por estos organismos. La adaptabilidad trófica es un fenómeno común en los organismos en general y los peces en particular. Varios trabajos muestran que en un mismo lugar y momento, distintas especies de peces pueden estar compartiendo un mismo recurso (Gerking, 1994). Muchas especies de peces tienen una relativa amplitud de hábitat, lo que se ve reflejado en la flexibilidad en la alimentación, demostrando una gran adaptabilidad trófica. En la mayoría de los peces la dieta tiene una estrecha relación con la disponibilidad de alimentos (García de Jalón *et al.*, 1993). Angermeier (1982) reportó que los contenidos estomacales de nueve especies de peces de un mismo ambiente eran más similares entre sí durante una misma estación del año que el contenido estomacal de cada una de esas especies durante todo el año. Estas observaciones denotan que, más allá de las preferencias alimenticias de los peces, la abundancia y disponibilidad de alimento son factores determinantes en el momento de definir la alimentación. Los peces con mayor adaptabilidad trófica tienen mayores probabilidades de sobrevivir en ambientes

espacialmente heterogéneos o variables en el tiempo y por ello los peces con un rango alimenticio extenso pueden tener un hábitat muy amplio (Gerking, 1994). En este sentido, los peces omnívoros, como organismos oportunistas que pueden cambiar de una fuente de alimento a otra sin dificultad, tienen grandes posibilidades de ser exitosos en diferentes ambientes o ambientes altamente variables en el tiempo. Es el caso de los peces zooplanctívoros facultativos –u omnívoros-planctívoros-, los cuales pueden cambiar a otras fuentes de alimento como detritos, algas, plantas acuáticas, insectos acuáticos o terrestres, semillas, organismos bentónicos, etc., cuando la abundancia de zooplancton es baja (Lazzaro, 1987). Michelsen *et al.* (1994) observaron que en un lago de Suecia dos especies de peces en períodos de baja disponibilidad de alimento de origen animal, completaban sus requerimientos energéticos con detritos. La capacidad de complementar sus requerimientos energéticos con otras fuentes de alimento les permite existir en mayor número al que podrían si tan sólo dependieran de la producción del zooplancton.

La preferencia de las tres clases de talla de *C. decemmaculatus* por los cladóceros en particular, y los ítems de menor tamaño en general (cladóceros, copépodos y larvas de mosquito del 1º estadio), podría explicarse por el tamaño, la morfología y la estructura dentaria de *C. decemmaculatus*, que no se corresponde a la de un predador, y sí en cambio a la de un pez omnívoro (Loureiro com. pers.). Este hecho seguramente limita su alimentación a aquellas presas que sean de un tamaño menor al de su apertura bucal, o al menos dificulta mucho la captura e ingestión de organismos mayores. Durante las experiencias realizadas pudo observarse que mientras los organismos zooplanctónicos eran consumidos sin realizar ninguna manipulación previa de los mismos, es decir, eran engullidos directamente, para el caso de las larvas de mosquito (fundamentalmente las del 4º estadio) y quironómido su ingestión se tornaba más dificultosa, teniendo que forcejear con ellas. Tras esta manipulación muchas veces acababan por soltarlas, para volver a atacarlas o abandonarlas definitivamente.

Debido a que existe una relación directa entre la apertura bucal y el tamaño de la presa (Guma'a, 1978), a medida que los peces crecen tienden a consumir presas cada vez mayores en tamaño (Mills *et al.*, 1985; Lazzaro, 1987). El tamaño de las presas es sin duda un factor determinante en la selección del alimento. Si bien el tamaño de los cladóceros fue adecuado para el consumo de todas las tallas de *C. decemmaculatus*,

ya que fueron el ítem preferido por todas ellas , los mayores valores de consumo en la clase de mayor talla (T3) con relación a las clases de talla menores (T1 y T2), podrían deberse a que los cladóceros podrían presentar el tamaño óptimo de consumo para esta clase de talla. En la clase de menor talla (T1), la preferencia secundaria por copépodos podría ser explicada por el menor tamaño de su boca, ya que los copépodos eran el ítem de menor tamaño. Finalmente, la clase de talla intermedia (T2), al presentar una distribución más equitativa de sus preferencias, parecería no encontrar un rango de tamaño óptimo de presa en ninguno de los ítems ofrecidos y por este motivo podría entonces dedicar más energía en el consumo de larvas pequeñas. Puesto que la clase de talla T2 fue capaz de consumir los ítems de mayor tamaño, la clase de talla mayor T3 *a priori* no parece tener impedimento de tamaño para consumir cualquiera de los ítems con que se experimentó en este trabajo. Sería esperable entonces que T3 consumiera larvas cuando la presencia de cladóceros no fuera importante.

Teniendo en cuenta que la Teoría del Forrajeo Óptimo establece que los organismos presentan un comportamiento alimenticio tal que tienden a maximizar la ganancia de energía por unidad de tiempo (MacArthur & Pianka, 1966), frente una alta disponibilidad de alimento el predador se especializa en presas de buena calidad e ignora las de bajo contenido alimenticio, además de seleccionar aquellas que le insumen menos tiempo de manipulación (MacArthur & Pianka, 1966). En este sentido, además del tamaño, otros atributos como su estructura física, morfología y comportamiento también afectan el tiempo de manipulación de la presa, afectando así el patrón de preferencias. Por lo tanto, los ítems de mayor tamaño empleados en este estudio (el mayor estadio larval de mosquitos y quironómidos) parecen ser demasiado grandes para ser consumidos de forma significativa cuando coexisten con abundancias importantes de ítems de menor tamaño. Además, si bien las larvas presentan escasa movilidad, sus formas alargadas, estructuras de defensa (presencia de pelos y apéndices) y sus movimientos bruscos probablemente las vuelvan presas más difíciles de dominar. Por su parte, los cladóceros son organismos redondeados, de escasa movilidad y por tanto de fácil captura. Los copépodos son menos sensibles que los cladóceros a la predación por peces debido a su menor tamaño y a que presentan movimientos bruscos y rápidos y por tanto son sumamente evasivos (Brooks &

Dodson, 1965). Tal vez por ello, *C. decemmaculatus*, y en especial la clase de menor talla (T1), no haya presentado mayor preferencia por éstos.

La tasa de consumo de cladóceros (446 cladóceros en 24 horas) puede significar un control significativo sobre estas poblaciones si se asume que dicha tasa de depredación se puede dar en ambientes naturales. Por su parte, la tasa de consumo de larvas de mosquito de 3^{er} estadio (90 larvas en 24 horas) también puede ser considerada elevada si se compara con los datos experimentales de consumo realizados por Martí *et al.*, 2006, aunque los mismos fueron obtenidos con larvas del 4^o estadio y abundancias de larvas y relaciones presa/predador menores que las empleadas en este trabajo. Pandare & Romand (1989) en experimentos de tasas de consumo empleando todos los estadios de larvas de *Aedes aegypti* y *Culex thalassius* realizados con *Aphyosemion geryi* (Cyprinodontidae) de entre 24 y 35 mm de longitud encontraron una relación inversa entre la tasa de consumo de larvas y el tamaño de las mismas (sucesivos estadios), así como mayor preferencia por los primeros estadios. Otros trabajos experimentales realizados con peces de tallas comparables a las de *C. decemmaculatus* que incluyen entre otros a *Gambusia* spp. mostraron tasas de consumo de larvas de mosquito similares a *C. decemmaculatus* (Ghosh *et al.*, 2005; Willems *et al.*, 2005).

Los experimentos desarrollados en esta tesis mostraron que *C. decemmaculatus* no tuvo una definida preferencia por larvas de mosquito. El consumo de estas larvas fue importante únicamente bajo las condiciones particulares de los ensayos de tasas de consumo de larvas de mosquito (ayuno prolongado, alta abundancia de larvas de mosquito, ausencia de otras presas y de refugios para las mismas), las cuales seguramente favorecieron su consumo. Podría suponerse que cuando se emplea un agente de control biológico generalista, al no tener éste una relación denso-dependiente con la presa, permanecerá en el sistema controlando los "brotos" de la especie que se desea eliminar, lo cual podría ser una ventaja. Sin embargo, su eficacia puede no ser la esperada, ya que ante la presencia de otras presas por las cuales tenga mayor preferencia consumirá la presa deseada sólo cuando haya disminuido o eliminado las primeras, o mantendrá la abundancia de la población a controlar sólo bajo determinados niveles, los cuales no necesariamente sean tan bajos como los deseados (Farley, 1980). Puesto que *C. decemmaculatus* es un predador generalista

con tendencia a preñar zooplancton de forma oportunista, el consumo de larvas de mosquito por parte de esta especie en el medio natural probablemente será menor que el observado en el laboratorio, bajo las condiciones arriba mencionadas. Dado que dichas condiciones difícilmente puedan presentarse en ambientes naturales, *C. decemmaculatus* no parece ser un organismo eficiente en el control biológico de larvas de mosquito. Por otra parte, este comportamiento puede repercutir en forma negativa en el ambiente debido a que a través de efectos tróficos en cascada podría estimular el desarrollo de algas y con el deterioro de la calidad del agua

Los insectos representan un grupo importante en la alimentación de los peces en Uruguay, ya que muchas especies se alimentan de ellos, tanto en sus formas adultas como larvales (Hartz, 1997). Por ejemplo, las "mojarras" (orden Characiformes) son consumidoras de insectos, y muchas de ellas tienen un comportamiento predatorio agresivo, como las especies del género *Charax* (Hartz, 1997). Asimismo, *Jenynsia multidentata*, una especie ligeramente de mayor porte que *C. decemmaculatus*, si bien tiene hábitos similares a esta última, presenta una mayor tendencia al consumo de insectos (Quintans *et al.*, sometido), y en experimentos en laboratorio mostró mayor consumo de larvas de mosquito (Martí *et al.*, 2006). Estas especies podrían presentar mejor desempeño que *C. decemmaculatus* como control biológico de mosquitos. No obstante, aún no existe información específica que avale esta hipótesis.

Según los resultados de este trabajo, el Programa de Control Biológico del Mosquito desarrollado por la DINARA, tal como se ha venido desarrollando hasta el momento (diseminando ejemplares de *C. decemmaculatus* en cursos de agua naturales), podría ser inefectivo. En este sentido, en muchos ambientes donde se han diseminado ejemplares de *C. decemmaculatus* habitan otros peces capaces de consumir larvas de mosquito. Incluso probablemente exista una población residente de *C. decemmaculatus* y por tanto el control probablemente ya existe en forma natural. Sin embargo, ante la presencia de otras fuentes de alimento más fáciles de tomar, como por ejemplo los cladóceros, la eficacia como agente de control de mosquitos se verá sumamente disminuida. Por otra parte, la introducción de *C. decemmaculatus* en cuerpos de agua con algún grado de deterioro ambiental podría traer efectos no deseados. En este tipo de ambientes, *C. decemmaculatus* puede alcanzar poblaciones numerosas que podrían eliminar eventuales poblaciones de cladóceros, los cuales son

un factor importante en el control de microalgas y por tanto su eliminación puede favorecer el desarrollo de las mismas (Kitchell & Carpenter, 1993).

En el control biológico de plagas generalmente se buscan emplear agentes con mayor grado especialización que el de *C. decemmaculatus*. Por este motivo, los especialistas son organismos más utilizados como agentes de control biológico, frente a organismos generalistas que tienen una gran plasticidad y pueden cambiar a otra fuente de alimento distinta de la especie que se desea controlar cuando la densidad de la misma desciende (Harris, 1990). Por ello, antes de iniciar un programa de control biológico se debe estudiar su impacto y realizar un balance de sus ventajas y desventajas, tanto en los aspectos económicos como ambientales, para evaluar si el empleo del agente de control biológico traerá efectos no deseados. En este contexto, se considera que *C. decemmaculatus* podría traer efectos en cascada no deseados a través de la eliminación de los cladóceros. Por otra parte, teniendo en cuenta la múltiple oferta de alimento, la diversificación de su dieta disminuiría el consumo de larvas de mosquito y por tanto no se comportaría como un agente eficaz de control de éstas.

5. CONCLUSIONES

Cnesterodon decemmaculatus presentó un patrón general de alimentación caracterizado por la preferencia de cladóceros. Todas las clases de talla mostraron mayor preferencia por los cladóceros, mientras que el cuarto estadio larval de larvas de mosquito fue el ítem menos preferido por todas ellas. Asimismo, el consumo del primer estadio larval de larvas de mosquito fue poco importante. La clase de mayor talla o T3 (≥ 35 mm), presentó el mayor valor de preferencia de cladóceros, habiendo preferido únicamente este ítem y siendo prácticamente el único ítem que consumió. Las clases de talla menor o T1 (≤ 25 mm) e intermedia o T2 (entre 25 y 35 mm) prefirieron además otros ítems, pero los cladóceros fueron el ítem de mayor preferencia.

Por otra parte, la tasa de consumo de cladóceros y de larvas de mosquito del cuarto estadio larval fueron importantes y comparables a las de otras especies de peces. Pero estos resultados sólo se observaron cuando los peces se encontraban frente a cada una de estas dos fuentes de alimento por separado.

Estos resultados indican que *C. decemmaculatus* no presenta atributos en su comportamiento alimenticio que lo destaquen por ser un eficiente consumidor de larvas de mosquito. Por este motivo, su siembra masiva en cuerpos de agua naturales no estaría siendo efectiva en su objetivo de disminuir las poblaciones de mosquitos en ambientes naturales. Por otra parte, la misma podría generar desequilibrios ecológicos en los mismos, ya que –a causa de la predación de los cladóceros- indirectamente podría favorecer el desarrollo de microalgas, lo que eventualmente podría llegar a deteriorar la calidad del agua.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Angemeier, P. L. (1982). Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Environmental Biology of Fishes* 7: 251-264.

Arthington A.H. & C. J. Marshall (1999). Diet of the exotic mosquito fish *Gambusia holbrooki* in an Australian lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Sciences* 12: 1-16.

Benndorf J., H. Kneschke, K. Kossatz & E. Penz (1984). Manipulation of the pelagic food web by stocking with predaceous fish. *Internationale Revue Gesamten Hydrobiologie* 58: 1-18.

Bistoni M. A., A. Hued, M. Videla & L. Sagretti (1999). Water quality effects on fish communities of the central part of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:325-335.

Blaustein L. (1992). Larvivorous fishes fail to control mosquitoes in experimental rice plots. *Hydrobiologia* 232: 219-232.

Brooks J.L. (1968). The effects of prey size selection by lake planktivores. *Systematic Zoology* 17(3): 273-291

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

Cabral J.A., C.L. Mieirol & J.C. Marques (1998). Environmental and biological factors influence the relationship between a predator fish, *Gambusia holbrooki*, and its main prey in rice fields of the lower Mondego River valley (Portugal). *Hydrobiologia* 382: 41-51.

Carpenter S.R., J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, P.A. Cochran, J.J., Esler, M.M. Esler, D.M. Lodge, D. Kretchmer, X. He & C.N. Von Ende (1987). Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-1876.

Chesson, J. (1978) Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59(2): 211-215.

Dill L. M. (1983). Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 398-408.

Doutt R. L. & P. DeBach (1968). "Algunos Aspectos y Preguntas Sobre Control Biológico". En: *Control Biológico de Plagas de Insectos y Malas Hierbas*. Paul De Bach (Ed). Editorial Continental, México. pp 151-175.

Drenner R.W., J.D. Smith & S.T. Threlkeld (1996). Lake trophic interactions and the limnological effects of omnivorous fish. *Hydrobiologia* 319: 213-223.

Drenner R.W., K.L. Gallo, R.M. Baca & J.D. Smith (1998). Synergistic effects of nutrient loading and omnivorous fish of phytoplankton biomass. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2087-2096.

Dumont H. J., I. Van de Velde & S. Dumont (1975). The dry weight estimate of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* (Berlin) 19:75-95.

Ehler L. E. (1990). " Introduction Strategies in Biological Control of Insects". En: *Critical issues in Biological Control*. Mackahuer M., Ehler L.E. & Roland J. Intercept, Andover. pp 111-134.

Escalante A. (1983). Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área Platense. III. Otras especies. *Limnobiós* 2:453-463.

Farley D. G. (1980). Prey selection by the mosquitofish *Gambusia affinis* in Fresno County rice fields. *Proceedings of the Californian Mosquito Vector Control Association* 48: 51-55.

Fletcher M., A. Teklehaimanot, G. Yemane, A. Kassahun, G. Kidane & Y. Beyene (1993). Prospects for the use of larvivorous fish for malaria control in Ethiopia: search

for indigenous species and evaluation of their feeding capacity for mosquito larvae. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 96:12-21.

García de Jalón D., F. Moyo, E. Barcelo, & T. Fernández (1993): Principios y gestión de la Pesca en Aguas Continentales, Madrid, Mundi-Prensa Press, pp. 247.

Ghosh A., S. Mandal, I. Bhattacharjee & G. Chandra (2005). Biological Control of Vector Mosquitoes by Some Common Exotic Fish Predators. *Turkish Journal of Biology* 29:167-171.

Gerking S. D. (1994). "Feeding Ecology of Fish". Academy Press, San Diego. 416 pp.

Guma'a, S. A. (1978). The food and feeding habits of young perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere. *Freshwater Biology* 8:177-187.

Hairston N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.

Harper, D. (1992). Effects of eutrophication on fish and other vertebrates. In: Eutrophication of freshwaters, principles, problems and restoration. Capman & Hall Eds. 327 pp.

Harris P. (1990). "Environmental Impact of Introduced Biological Control Agents". En: *Critical issues in Biological Control*. Mackahuer M., Ehler L.E. & Roland J. Intercept, Andover. pp 289-300.

Hartz S. M. (1997). "Alimentação e estrutura da comunidade de peixes da lagoa Caconde, litoral norte do Rio Grande do Sul, Brasil". Tesis de doctorado. Universidad Federal de San Carlos, SP. 282 pp.

Hosper H. (1997). "Clearing lakes: An ecosystem approach to the restoration and management of lakes in The Netherlands". Ministry of Transport, Public Work and Water Management, Institute for Inland Water Management and Waste Water Treatment (RIZA). Lelystad.

Hrbáček J., M. Dvořakova, V. Kořínek, 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. Internat. Verein. Limnol.* 14: 192-195.

Hued A. C. & M. A. Bistoni (2004). Development and validation of a Biotic Index for evaluation of environmental quality in the central region of Argentina. *Hydrobiologia* 543: 279-298.

Huffaker C.B. & P.S. Messenger (1968). "Ecología de las poblaciones – desarrollo histórico". En: *Control Biológico de Plagas de Insectos y Malas Hierbas*. Paul De Bach (Ed). Editorial Continental, México. p 84.

Jeppesen E., J. Jensen, P. Kristensen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortjaer & K. Orlík (1990). Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow eutrophic, temperate lakes. 2: Threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia* 200/201:219-227.

Jeppesen E., J. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. Pedersen & L. Jensen (1997). "Top-down" control in freshwater lakes: the role in nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343:151-164.

Johansson, L & Persson, L. 1986. The fish community of temperate eutrophic lakes. p 237-266. In: Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes. Riemann B. & M. Søndergaard (Eds.). Elsevier Science Publishers, Amsterdam.

Kitchell J.F. & S. R. Carpenter (1993). "Cascading Trophic Interactions" En: "*Trophic Cascade in Lakes*". Carpenter & Kitchell (eds.). Cambridge University Press, 385 pp.

Lampert W. & U. Sommer (1997). "Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams". Oxford University Press. New York. 400 pp.

Larkin P.A. (1956). Inter-specific competition and population control in freshwater fish. *Journal of Fisheries Biology of Canada* 13(3): 327-342.

Lazzaro X. (1987). A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding, behaviours, selectivities and impacts. *Hidrobiología* 146: 96-167.

Lazzaro X. (1997) Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 26: 719-730.

Lorier E. & N. Berois (1995). Reproducción y nutrición embrionaria en *Cnesterodon decemmaculatus* (Teleostei: Poeciliidae). *Revista Brasileira de Biologia* 55: 27-44.

MacArthur R. H. & E. R. Pianka. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.

Martí G. A., M. M. Azpelicueta, M. C. Tranchita, S. A. Pelizza & J. J. García. (2006). Predation efficiency of indigenous larvivorous fish species on *Culex pipiens* L. larvae (Diptera: Culicidae) in drainage ditches in Argentina. *Journal of Vector Control* 31(1): 102-106.

Martínez-Ibarra J. A., Y. Grant-Guillén, J. I. Arredeondo-Jiménez & A. Rodríguez-López. (2002). Indigenous fish species for the control of *Aedes aegypti* in water storage tanks in southern México. *Biocontrol* 47: 481-486.

Matthews W. J. (1998). "Patterns in freshwater fish ecology". Chapman & Hall, New York. 756 pp.

McQueen, D. J. (1990). Manipulating lake community structure: where do we go from here? *Freshwater Biology* 23: 613-620.

Menon P. K. B. & Rajagopalan. (1977). Mosquito control potential of some species of indigenous fishes in Pondicherry. *Indian Journal of Medical Research* 66: 765-771.

Michelsen K., J. Pedersen, K. Christoffersen & F. Jensen. (1994). Ecological consequences of food partitioning for the fish population structure in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 291: 35-45.

Mills, C.A., W. R. C. Behaumont & R. T. Clarke (1985). Sources of variation in the feeding of larval dace *Leuciscus leuciscus* in an english river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114: 519-524.

Moss B., J. Madgwick & G. Phillips (1996). "A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes". Broad Authority & Environment Agency (CE). Norwich.

Nelson, J. S. (2006). "Fishes of the World". Fourth Edition. John Wiley & Sons. 601 pp.

Paggi, J. & J. De Paggi (1974). Primeros estudios sobre el zooplancton de las aguas lóxicas del Paraná medio. *Physis* (secc. B) 33: 94-114.

Pandare D & R. Romand (1989). Feeding rates of *Aphyosemion geryi* (Cyprinodontidae) on mosquito larvae in the laboratory and in the field. *Revue du Hydrobiologie tropical* 22(3): 251-258.

Persson, L; Andersson, S; Harmin, F; & Johansson, L. (1988). Predator regulation and primary production along the productivity gradient at temperate lake ecosystem. p45-65. In: Complex interactions in lake communities. S.R.Carpenter (Ed.). Springer Verlag. NY Inc. 281pp.

Perrow, M. R.; Meijer, M. L.; Dmidowicz, P. & Coops, H. (1997). Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342/343: 355-365.

Pinel Alloul B., A. Mazumder, G. Lacroix, X. Lazzaro (1998). Lake trophic food webs: structure, function, interactions and spatio-temporal variations. *Revue des Sciences de L'Eau* n° spécial 163-197.

Polis G.A. & D.R. Strong (1996). Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.

Post J.R. & D.J. McQueen (1987): The impact of planktivorous fish on the structure of a plankton community. *Freshwater Biology* 17: 79-89.

Ringuelet R. A., R. H. Aramburu & A. A. de Aramburu (1967). "Los peces argentinos de agua dulce". Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, 602 pp.

Rosa, R. S. & W. J. E. M. Costa (1993). Systematic revision of the genus *Cnesterodon* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) with the description of two new species from Brazil. *Copeia* 3: 696-708.

Ryding S. & W. Rast (1992). "El control de la eutrofización en lagos y pantanos". Ediciones Pirámide. Madrid. 375 pp.

Scasso F., N. Mazzeo, J. Gorga, C. Kruk, G. Lacerot, J. Clemente, D. Fabián & S. Bonilla (2001). Limnological changes of a subtropical shallow hypertrophic lake during its restoration. Two years of whole-lake experiment. *Aquatic Conservation: Marine Freshwater Ecosystems* 11: 31-44.

Scheffer, M. (1990). Alternative stable states in eutrophic shallow freshwater systems: a minimal model. *Hydrobiological Bulletin* 23:73-85.

Sokal, R. & F. J. Rohlf (1995). Biometry. Third Edition. Freedman Ed. New York. 887 pp.

Smock L.A. (1980). Relationship between body size and biomass of aquatic insects. *Freshwater Biology* 10: 375-383.

Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. & Duncan, A. L. (1986). The PEG-model of seasonal succession of plankton events in freshwaters. *Archives für Hydrobiologie* 106: 433-471.

Stein R. A., D.R. DeVries, J. L. Dettmers (1995). Food-web regulation of aquatic ecosystems: exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 2518-2526.

Teixeira de Mello, F. (2007). "Efecto del uso del suelo sobre la calidad del agua y las comunidades de peces en sistemas lóticos de la cuenca baja del Río Santa Lucía (Uruguay)". Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 58 pp.

Underwood A.J. (1997). Experiments in ecology: their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press, Cambridge. 504 pp.

Vadas R.L.Jr. (1990). The importance of omnivory and predator regulation of prey in freshwater fish assemblages of North America. *Environmental Biology of Fishes* 27: 283-302.

Vanni, M.J., D.C. Laine & S.E. Arnott (1997). "Top-down" trophic interactions in lakes: effects of fish in nutrient dynamics. *Ecology* 78(1): 1-20.

Vari, R. P. & L. R. Malabarba (1998). "Neotropical ichthyology: an overview". En *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Malabarba, L. R., Reis, R. E., Vari, R. P., Lucena Z. M., Lucena, C. A. S., (eds.). EDIPUCRS, Porto Alegre. pp. 1-11.

Werner E. E. & D. J. Hall (1974). Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, 55: 1042-1052.

Wetzel R. G. (1983). "Limnologia". Omega. Barcelona. 679 pp.

Willems K. J., C. E. Webb & R. C. Russell (2005). A comparison of mosquito predation by the fish *Pseudomugil signifier* Kner and *Gambusia holbrooki* (Girard) in laboratory trials. *Journal of Vector Ecology* 30(1): 87-90.

Winemiller K. O. (1995). "Factors driving temporal and spatial variation in aquatic flood-plain food webs". En: *Food Webs*. G.A. Polis & K.O Winemiller (eds.). Chapman & Hall, New York, pp 298-312.

Zalweski M., P. Frankiewicz & M. Nowak (1995). Biomanipulation by ecotone management in lowland reservoir. *Hydrobiologia* 303:49-60.

Zar J.H. (1996). "Biostatistical analysis". Third edition. Prentice-Hall International, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 662 pp.

7. LISTA DE ANEXOS

ANEXO I

a) Longitud (mm) de los ejemplares de *Cnesterodon decemmaculatus* utilizados en las experiencias de preferencias alimenticias. R1, R2 y R3 son las réplicas (acuarios) de los tratamientos con cada Talla. *n* son cada uno de los ejemplares utilizados.

n	Talla 1			Talla 2			Talla 3		
	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3
1	12,5	15,1	11,6	25,7	25,3	25,5	35,3	33,5	32,4
2	12,2	14,6	13,4	25,9	25,9	25,7	34,7	30,2	33,1
3	12,7	13,2	14,3	25,3	25,6	26,5	31,2	31,4	32,3
4	15,3	13,8	13,1	26,2	25,8	26,9	30,5	30,6	30,1
5	13,2	11,1	11,6	26,4	26,7	26,3	30,8	30,7	30,5
6	12,8	13,4	13,5	25,4	26,2	26,2	30,1	32,0	32,8
7	12,2	13,2	11,6	27,2	25,3	26,9	32,9	30,8	30,2
8	12,5	14,1	10,0	26,8	25,7	25,9	31,6	30,1	30,2
9	13,3	12,3	9,5	26,5	26,5	25,8	30,8	30,2	34,2
10	12,6	13,8	10,6	25,6	26,3	26,6	33,9	30,0	30,2
x	12,9	13,4	11,9	26,1	25,9	26,2	32,2	31,0	31,6
x	12,7			26,1			31,6		

b) Longitud (mm) de los ejemplares de *Cnesterodon decemmaculatus* utilizados en las experiencias de tasas de consumo:

n	R1	R2	R3
1	31,9	30,3	30,1
2	31,2	35,7	30,2
3	30,1	33,2	31,9
4	31,5	30,6	33,5
5	30,2	31,7	33,7
6	30,1	30,4	30,4
7	33,2	30,8	30,1
8	33,8	30,3	34,5
9	32,0	31,8	33,6
10	35,0	32,8	33,2
x	31,9	31,8	32,1

ANEXO II - Preparación del diseño experimental

Adquisición de los organismos

Se colectaron ejemplares de *Cnesterodon decemmaculatus* en el Lago Rivera (35° 55' S, 56° 10' O, Montevideo) y se mantuvieron en un acuario de 120 litros alimentados con ración en hojuelas. Los organismos zooplanctónicos fueron cultivados a partir de una pequeña población tomada del mismo lago. Inicialmente se pretendió cultivar las larvas de mosquito y las de quironómido, pero se resolvió, a efectos de mayor practicidad, colectarlas en campo antes de cada experimento.

Condiciones de los experimentos

Tanto las experiencias previas como los experimentos en sí, se realizaron con 10 peces de cada clase de talla, con un lapso previo de 72 horas de ayuno en los mismos acuarios donde se les agregarían los ítems. Estos acuarios tenían 9 L de capacidad y se los mantuvo a una temperatura de 20°C y fotoperíodo de 14 horas de luz.

Determinación de la biomasa de cada ítem alimenticio

Inicialmente se pretendió realizar los experimentos con relaciones en peso constantes de cada uno de los ítems. Para ello entonces primeramente se determinó el valor promedio de los pesos corporales de los organismos. El mismo se estimó de forma indirecta mediante la ecuación $W = a \times L^b$, donde L es la longitud en mm y W el peso en μg siendo $a = 1,46$ y $b = 3,19$ para los organismos zooplanctónicos (Dumont *et al.*, 1975) y 0,0054 y 2,43 para las larvas de insectos (Smock, 1980). Las tallas de los organismos medidos para calcular los pesos promedios se presentan en los Anexos III al VII.

Para realizar las experiencias previas de estimación del tiempo de los experimentos y de abundancias de los ítems, se hizo especial énfasis en tomar como unidad de referencia a la abundancia de *Daphnia sp.* En este caso, se empleó una abundancia de ca. 500 ind/L, la cual corresponde a las abundancias alcanzadas durante los “picos” de estas poblaciones durante la primavera y que resultan fundamentales para controlar la abundancia de fitoplancton durante el verano (Sommer *et al.*, 1986). En base a este valor de referencia, se seleccionó la abundancia de los demás ítems alimenticios en función de las respectivas equivalencias a biomasa, las cuales correspondieron a: 540 copépodos/L, 30 larvas de mosquito/L del 1^{er} estadio/L, 18 del 4^o estadio/L y 6 larvas de quironómido/L).

Determinación del tiempo de duración de cada experimento

Para conocer el tiempo de consumo de cada talla de pez, el cual era relevante para establecer la duración de los experimentos de preferencia alimenticia, previamente se realizaron experimentos de exposición de cada clase de talla de los peces frente a las relaciones de abundancia de ítems previamente establecidas. En estas experiencias previas los acuarios se monitorearon durante 1 hora, tomando alícuotas de agua para observar la disminución del consumo de cladóceros y copépodos, mientras que los demás organismos eran contados directamente del acuario. Estas observaciones no llegaron a tener la duración mencionada debido a que después de 30 minutos de experimento el apetito de los peces se sació y dejaron de presentar un comportamiento predatorio activo. Si bien a mayor clase de talla el tiempo de actividad fue mayor, igualmente las mismas no presentaron grandes diferencias. Por ello finalmente se optó por establecer un tiempo de exposición de 45 minutos para las posteriores experiencias de preferencias alimenticias. La disminución del tiempo de exposición llevó también a eliminar los controles. Estos serían acuarios que contendrían mismas abundancias de los ítems alimenticios seleccionados para cada réplica, pero sin la presencia de *C. decemmaculatus*, cuyo propósito sería registrar variaciones en la abundancia de las distintas presas que pudieran haber sido provocadas por otras causas distintas a la predación de *C. decemmaculatus*.

Una vez finalizado el tiempo de exposición, los peces fueron inmediatamente retirados, anestesiados y sacrificados, y se disecaron sus tractos digestivos para evaluar la ingesta máxima de cada ítem. El promedio de ingestión del ítem más consumido en esta experiencia (12 cladóceros/pez, el cual ocurrió los ejemplares de la clase de mayor talla) sirvió como base para establecer, en esta segunda instancia, las abundancias de todos los ítems en base a la equivalencia en biomasa de todos ellos. No obstante, para asegurar que la disponibilidad de ningún ítem se viese limitada por su propio consumo, lo que podría alterar su preferencia, en los experimentos de preferencia alimenticia se adicionó el triple de esta cantidad. Es decir, se resolvió mantener abundancias de cada ítem por exceso, siendo las mismas 360 cladóceros, 400 copépodos, 233 larvas de mosquito del 1º estadio, 118 del segundo estadio y 36 larvas de quironómido en cada acuario.

Abundancias de los ítems empleadas en cada experimento

La manipulación de los peces y las presas se desarrolló según lo descrito anteriormente. Sin embargo, dado que resultó sumamente difícil conseguir para desarrollar cada experimento las abundancias predeterminadas y constantes para los ítems, finalmente se optó por variar estas abundancias. Ello no afectó la selección de las presas ni el índice de preferencia, puesto que el

mismo, como se explicará más adelante, es independiente de la relación de abundancia entre las presas, sino de cada presa en el ambiente y su consumo (Lazzaro, 1987; Lazzaro com. pers.). La Tabla I indica las abundancias de cada ítem y las relaciones entre las mismas empleadas en cada experiencia.

Tabla I. Abundancia (Nº de individuos en cada acuario) de cada uno de los ítems alimenticios empleados en cada experimento, y sus relaciones de abundancia respecto a la abundancia de quironómidos.

Ítem	Talla 1		Talla 2		Talla 3	
	Abundancia	Relación	Abundancia	Relación	Abundancia	Relación
Copépodos	23.000	4.600	300	27	5.000	166
Cladóceros	413	83	100	9	500	16,6
Larvas m. 1 ^{er} estadio	25	5	20	2	70	2,3
Larvas m. 4 ^o estadio	10	2	30	3	20	0,6
Larvas quironómido	5	1	11	1	30	1

ANEXO III

Determinación del peso seco de Cladóceros según Dumont *et al.* (1975).

$$w = a \times l^b$$

entonces:

$$Lw = La + bLl$$

Donde:

L es la longitud en mm

W el peso en μg

$$a = 1,46$$

$$b = 3,19$$

Entonces,

$$La = 1,4663$$

$$b = 3,1932$$

Indiv.	l (μm)								
1	1445	21	1821	41	1841	61	1633	81	1544
2	1485	22	1485	42	1881	62	1465	82	1564
3	1584	23	1703	43	1901	63	1881	83	1821
4	1524	24	1663	44	1227	64	1564	84	1267
5	1643	25	1841	45	1782	65	1643	85	1564
6	1821	26	990	46	1168	66	1683	86	1524
7	1089	27	1188	47	1544	67	1346	87	1485
8	1544	28	1297	48	1485	68	1584	88	1445
9	1405	29	1406	49	1584	69	1425	89	1465
10	1010	30	1386	50	1881	70	1247	90	1287
11	1703	31	1722	51	1425	71	1762	91	1295
12	1406	32	1425	52	1386	72	1326	92	1386
13	1386	33	1782	53	1366	73	1584	93	1564
14	1366	34	1881	54	1445	74	1564	94	1683
15	1227	35	1406	55	1386	75	1227	95	1684
16	1782	36	1227	56	1465	76	1584	96	1307
17	1366	37	1722	57	1584	77	1821	97	1386
18	1386	38	1415	58	1386	78	1505	98	1722
19	1188	39	1802	59	1683	79	1406	99	1782
20	1980	40	1623	60	1623	80	1307	100	1386

l promedio: 1518 μm

Peso seco (w) promedio estimado: 16,43 μg

ANEXO IV

Determinación del peso seco de Copépodos según Dumont *et al.* (1975).

$$w = a \times l^b$$

entonces:

$$Lw = La + bLl$$

Donde:

L es la longitud en mm

W el peso en μg

$$a = 1,1 \times 10^{-7}$$

$$b = 2,59$$

l = longitud del cefalotórax (en μm)

Indiv.	l (μm)	Indiv.	l (μm)	Indiv.	l (μm)	Indiv.	l (μm)	Indiv.	l (μm)
1	733	21	713	41	535	61	772	81	554
2	693	22	673	42	554	62	673	82	594
3	356	23	495	43	535	63	812	83	495
4	416	24	475	44	495	64	792	84	515
5	653	25	277	45	495	65	772	85	495
6	396	26	337	46	436	66	831	86	495
7	554	27	475	47	713	67	594	87	495
8	376	28	356	48	634	68	535	88	297
9	436	29	297	49	436	69	597	89	436
10	396	30	752	50	436	70	317	90	317
11	436	31	317	51	416	71	367	91	297
12	733	32	277	52	416	72	367	92	673
13	396	33	297	53	713	73	574	93	475
14	416	34	535	54	416	74	297	94	594
15	436	35	317	55	752	75	257	95	455
16	673	36	337	56	455	76	535	96	337
17	693	37	535	57	752	77	367	97	475
18	693	38	317	58	376	78	475	98	356
19	713	39	337	59	634	79	297	99	396
20	713	40	337	60	733	80	535	100	436

l promedio: 447 μm

$$W = 1,1 \times 10^{-7} \times 447^{2,59}$$

Peso seco (w) promedio estimado: 14,8 μg

ANEXO V

Determinación de la longitud promedio de larvas de mosquito del 1º estadio larval según Smock (1980).

$$Lw = La + bLl$$

Entonces, $w = a \cdot l^b$

0,0054 y 2,43 para las larvas de insectos

$$La = 5,221$$

$$b = 2,43$$

l = longitud (mm)

w = peso (μ g)

Indiv.	l (mm)								
1	2.46	21	2.27	41	2.47	61	2.27	81	2.35
2	2.27	22	2.65	42	2.66	62	2.96	82	2.66
3	2.96	23	2.32	43	2.27	63	2.35	83	2.51
4	2.66	24	2.65	44	2.47	64	2.47	84	2.84
5	3.22	25	2.84	45	2.35	65	2.47	85	2.66
6	3.15	26	2.51	46	3.22	66	2.84	86	2.47
7	2.27	27	2.66	47	2.47	67	2.51	87	2.47
8	2.47	28	3.12	48	2.65	68	3.49	88	2.65
9	3.79	29	2.65	49	2.27	69	3.15	89	2.27
10	2.47	30	3.79	50	2.35	70	2.96	90	3.79
11	2.47	31	2.84	51	2.46	71	2.27	91	2.51
12	2.35	32	2.47	52	2.66	72	2.66	92	2.84
13	2.84	33	2.47	53	2.47	73	2.47	93	2.47
14	2.51	34	2.27	54	2.47	74	2.65	94	3.49
15	2.84	35	3.22	55	2.84	75	2.84	95	2.27
16	2.51	36	2.35	56	3.12	76	3.12	96	2.84
17	2.96	37	2.47	57	2.27	77	2.65	97	3.22
18	3.49	38	2.66	58	2.66	78	2.51	98	2.47
19	2.47	39	2.47	59	3.22	79	2.27	99	3.12
20	2.27	40	2.96	60	2.47	80	2.96	100	2.35

Longitud promedio: 2,62 mm

Peso seco (w) promedio estimado: 0,03 mg

ANEXO VI

Determinación de la longitud promedio de larvas de mosquito del 4º estadio larval según Smock (1980).

$$Lw = La + bLl$$

Entonces, $w = a \cdot l^b$

$$La = 5,221$$

$$b = 2,43$$

l = longitud (mm)

w = peso (μ g)

Indiv.	l (mm)								
1	5.23	21	6.24	41	6.17	61	6.83	81	6.44
2	5.54	22	5.83	42	5.86	62	6.47	82	6.32
3	6.36	23	6.34	43	6.23	63	6.22	83	5.78
4	7.14	24	6.55	44	6.60	64	6.65	84	6.91
5	5.92	25	6.11	45	6.82	65	6.59	85	6.24
6	6.53	26	6.23	46	6.57	66	6.12	86	6.47
7	6.55	27	6.06	47	6.34	67	6.24	87	6.64
8	6.43	28	6.52	48	6.69	68	6.36	88	6.38
9	5.17	29	6.13	49	6.43	69	6.52	89	6.05
10	5.83	30	6.84	50	6.59	70	5.84	90	6.28
11	5.92	31	6.67	51	6.33	71	6.33	91	6.14
12	6.46	32	6.23	52	5.81	72	7.21	92	6.47
13	6.23	33	6.75	53	6.15	73	6.59	93	5.92
14	5.92	34	6.52	54	6.37	74	6.26	94	6.37
15	6.35	35	6.36	55	6.02	75	6.30	95	6.52
16	5.53	36	6.14	56	5.96	76	6.44	96	6.26
17	6.07	37	6.67	57	6.60	77	6.66	97	6.63
18	6.53	38	6.34	58	6.36	78	6.54	98	6.15
19	6.26	39	6.62	59	6.47	79	6.87	99	6.81
20	6.62	40	6.44	60	6.23	80	6.23	100	6.25

Longitud promedio: 6.52 mm

Peso seco (w) promedio estimado: 0,5 mg

ANEXO VII

Determinación de la longitud promedio de larvas de quironómidos según Smock (1980).

$$Lw = La + bLl$$

Entonces, $w = a \cdot l^b$

$$La = 5,221$$

$$b = 2,43$$

l = longitud (mm)

w = peso (μg)

Indiv.	l (mm)								
1	13	21	11	41	12	61	13	81	11
2	13	22	11	42	11	62	12	82	11
3	14	23	12	43	10	63	11	83	12
4	13	24	10	44	10	64	11	84	13
5	13	25	12	45	12	65	13	85	12
6	14	26	11	46	13	66	12	86	14
7	13	27	13	47	11	67	12	87	10
8	13	28	12	48	11	68	14	88	11
9	12	29	11	49	11	69	13	89	11
10	13	30	12	50	12	70	13	90	12
11	13	31	14	51	10	71	12	91	13
12	12	32	11	52	13	72	10	92	12
13	12	33	13	53	12	73	13	93	11
14	14	34	12	54	12	74	12	94	13
15	12	35	11	55	12	75	14	95	13
16	12	36	13	56	13	76	12	96	12
17	12	37	14	57	12	77	12	97	11
18	13	38	13	58	11	78	11	98	11
19	11	39	10	59	14	79	13	99	12
20	12	40	11	60	12	80	13	100	12

Longitud promedio: 12 mm

Peso seco (w) promedio estimado: 1,6 mg

ANEXO VIII

Items alimenticios consumidos en las experiencias de preferencias para cada ejemplar de *Cnesterodon decemmaculatus*. Clado: cladóceros, Cope: copépodos, LM1°: larva de mosquito del 1^{er} estadio, LM4°: larva de mosquito del 4° estadio, LQ: larva de quironómido. r_i es la proporción numérica del ítem alimenticio i en el contenido estomacal del pez, p_i la proporción numérica del ítem alimenticio i en los acuarios, $\sum r_i / p_i$ es la sumatoria de la relación entre el ítem alimenticio i en el contenido estomacal y dicho ítem en el acuario de todos los peces del acuario. a_i es el índice de electividad de Chesson. Los valores resaltados en negrita son aquellos que denotan selección positiva o preferencia por el ítem (Preferencia: $\alpha > 1/m$; donde m es el número de ítems (5), entonces: $1/m = 0,2$).

TALLA 1

R1																						
n	organismos consumidos					r_i					r_i/p_i					$\sum r_i / p_i$	a_i					
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	
1	-	8	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-	
2	-	11	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-	
3	2	9	-	-	-	0,18	0,82	-	-	-	10,58	0,83	-	-	-	11,41	0,3	0,07	-	-	-	
4	4	12	1	-	-	0,24	0,71	0,05	-	-	14,12	0,72	5 0	-	-	64,84	0,21	0,01	0,77	-	-	
5	6	20	1	-	-	0,22	0,75	0,06	-	-	12,94	0,76	6 0	-	-	73,70	0,21	0,01	0,81	-	-	
6	7	21	-	-	-	0,25	0,75	-	-	-	14,71	0,76	-	-	-	15,47	0,95	0,05	-	-	-	
7	2	18	-	-	-	0,1	0,9	-	-	-	5,88	0,92	-	-	-	6,72	0,86	0,13	-	-	-	
8	8	3	-	-	-	0,73	0,27	-	-	-	42,94	0,28	-	-	-	43,22	0,99	6,5 ⁻³	-	-	-	
9	3	37	1	-	-	0,07	0,9	0,03	-	-	4,12	0,92	3 0	-	-	35,04	0,12	0,03	0,85	-	-	
10	3	18	6	-	-	0,11	0,66	0,23	-	-	6,47	0,67	2 3	-	-	30,14	0,03	3,0 ⁻³	0,97	-	-	
x																	0,43	0,23	0,34	-	-	
R2																						
n	organismos consumidos					r_i					r_i/p_i					$\sum r_i / p_i$	a_i					
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	
1	7	11	-	-	-	0,39	0,61	-	-	-	22,94	0,62	-	-	-	23,56	0,97	0,026	-	-	-	
2	14	-	-	-	-	1	-	-	-	-	58,82	-	-	-	-	58,82	1	-	-	-	-	
3	1	16	-	-	-	0,06	0,94	-	-	-	3,53	0,96	-	-	-	4,49	0,78	0,21	-	-	-	
4	-	19	1	-	-	-	0,95	0,05	-	-	-	0,97	5 0	-	-	50,97	-	0,02	0,98	-	-	
5	2	25	-	-	-	0,07	0,93	-	-	-	4,12	0,95	-	-	-	5,07	0,81	0,19	-	-	-	
6	4	22	-	-	-	0,15	0,85	-	-	-	8,82	0,87	-	-	-	9,69	0,91	0,09	-	-	-	
7	-	62	1	-	-	-	0,99	0,01	-	-	-	1,01	1 0	-	-	11,01	0,01	1	-	-	-	
8	-	53	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-	
9	11	28	-	-	-	0,28	0,72	-	-	-	16,47	0,73	-	-	-	17,20	0,96	0,04	-	-	-	
10	6	25	-	-	-	0,20	0,80	-	-	-	11,76	0,82	-	-	-	12,58	0,93	0,06	-	-	-	
x																	0,64	0,27	0,1			

R3																					
organismos consumidos						<i>ri</i>					<i>ri/pi</i>					$\Sigma r_i / p_i$	<i>ai</i>				
n	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q
1	3	36	1	-	-	0,075	0,9	0,025	-	-	4,41	0,92	2,5	-	-	30,33	0,15	0,03	0,025	-	-
2	-	42	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-
3	13	8	1	-	-	0,59	0,36	0,04	-	-	34,71	0,37	4,0	-	-	65,08	0,46	0,005	0,04	-	-
4	-	17	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-
5	-	29	1	-	-	-	0,97	0,03	-	-	-	0,99	3,0	-	-	30,99	-	0,03	0,03	-	-
6	9	9	-	-	-	0,5	0,5	-	-	-	29,41	0,51	-	-	-	29,92	0,98	0,02	-	-	-
7	1	26	-	-	-	0,04	0,96	-	-	-	2,35	0,98	-	-	-	3,33	0,71	0,29	-	-	-
8	14	2	-	-	-	0,875	0,125	-	-	-	51,47	0,13	-	-	-	51,60	0,99	0,003	-	-	-
9	3	31	-	-	-	0,09	0,91	-	-	-	5,29	0,93	-	-	-	6,22	0,85	0,15	-	-	-
10	-	52	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1,02	-	-	-	1,02	-	1	-	-	-
x																	0,41	0,35	0,18		

TALLA 2

R1

n	organismos consumidos					ri					ri/pi					Σri/ pi	ai				
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q
1	11	1	2	-	2	0,69	0,06	0,125	-	0,12	3,13	0,09	1,92	-	5	10,14	0,31	8,9 ⁻³	0,19	-	0,5
2	7	-	1	-	1	0,77	-	0,11	-	0,11	3,5	-	1,69	-	4,58	9,77	0,36	-	0,17	-	0,47
3	9	-	1	-	1	0,82	-	0,09	-	0,09	3,73	-	1,38	-	3,75	8,86	0,42	-	0,15	-	0,42
4	13	1	1	-	-	0,87	0,07	0,07	-	-	3,95	0,11	1,07	-	-	5,13	0,77	0,02	0,21	-	-
5	8	1	2	1	1	0,62	0,07	0,15	0,07	0,07	2,82	0,11	2,3	1,62	2,9	9,75	0,29	0,01	0,24	0,17	0,3
6	5	-	3	-	-	0,45	-	0,38	-	-	2,0	-	5,8	-	-	7,8	0,26	-	0,74	-	-
7	10	-	2	-	2	0,71	-	0,14	-	0,14	3,23	-	2,15	-	5,8	11,18	0,29	-	0,19	-	0,52
8	8	-	1	-	5	0,57	-	0,07	-	0,36	2,59	-	1,07	-	1,5	18,66	0,14	-	0,06	-	0,8
9	9	1	1	1	1	0,7	0,07	0,07	0,07	0,07	5,77	0,11	1,07	1,62	2,9	11,47	0,5	0,009	0,09	0,14	0,25
10	11	-	1	-	1	0,84	-	0,08	-	0,08	3,82	-	1,23	-	3,3	8,35	0,46	-	0,15	-	0,4
x																0,38	0,004	0,22	0,03	0,41	

R2

n	organismos consumidos					ri					ri/pi					Σri/ pi	ai				
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q
1	4	1	1	-	-	0,67	0,17	0,17	-	-	3,05	0,26	2,61	-	-	5,92	0,52	0,04	0,44	-	-
2	9	1	-	-	-	0,9	0,1	-	-	-	4,1	0,15	-	-	-	4,35	0,9	0,03	-	-	-
3	7	1	1	-	-	0,78	0,11	0,11	-	-	3,5	0,17	1,69	-	-	5,36	0,65	0,03	0,3	-	-
4	6	-	1	1	1	0,67	-	0,11	0,11	0,11	3,05	1,03	1,69	2,56	4,6	12,93	0,24	0,08	0,13	0,19	0,36
5	7	-	-	-	-	1	-	-	-	-	4,5	1,54	-	-	-	6,04	0,75	0,25	-	-	-
6	5	1	-	1	1	0,63	0,13	-	0,13	0,13	2,86	0,97	-	3,02	5,4	12,25	0,23	0,08	-	0,25	0,44
7	4	1	-	-	-	0,8	0,2	-	-	-	3,64	1,23	-	-	-	4,87	0,75	0,25	-	-	-
8	6	1	1	-	1	0,67	0,11	0,11	-	0,11	3,05	1,03	1,69	-	4,6	10,37	0,29	0,1	0,16	-	0,44
9	11	-	1	-	1	0,85	-	0,08	-	0,08	3,86	1,3	1,23	-	3,3	9,69	0,4	0,13	0,13	-	0,34
10	9	-	-	-	1	0,9	-	-	-	0,1	4,1	1,4	-	-	4,17	9,67	0,42	0,14	-	-	0,43
x																0,52	0,11	0,12	0,04	0,4	

R3																					
n	organismos consumidos					<i>ri</i>					<i>ri/pi</i>					$\Sigma r_i / p_i$	<i>ai</i>				
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q
1	7	-	-	-	-	1	-	-	-	-	4, 5	-	-	-	-	4, 5	1	-	-	-	-
2	10	-	1	-	1	0,83	-	0,08	-	3, 3	3, 8	-	1,23	-	3, 3	8,33	0,45	-	0,15	-	0, 4
3	8	-	1	-	1	0, 8	-	0,1	-	4, 2	3, 6	-	1,53	-	4, 2	9,33	0,39	-	0,16	-	0,45
4	12	-	1	-	-	0,92	-	0,77	-	-	4, 2	-	11,8	-	-	16,0	0,26	-	0,74	-	-
5	16	1	-	-	1	0,88	0,06	-	-	2, 5	4, 4	10,8	-	-	2, 5	17,7	0,24	0, 6	-	-	0,14
6	11	-	3	-	2	0,68	-	0,19	-	5, 4	3, 1	-	2, 9	-	5, 4	11,4	0,27	-	0,25	-	0,47
7	-	-	-	-	4	-	-	-	-	41,6	-	-	-	-	41,6	41,6	-	-	-	-	1
8	12	1	-	-	3	0,75	0,06	-	-	7, 9	3, 4	0, 1	-	-	7, 9	11,4	0, 3	0,08	-	-	0, 7
9	13	-	4	-	2	0,68	-	0,21	-	4, 2	3, 1	-	3, 2	-	4, 2	10,5	0, 3	-	0, 3	-	0, 4
10	9	1	2	-	1	0,69	0,08	0,15	-	3, 3	3, 1	0,12	2, 3	-	3, 3	8,82	0,35	0,01	0,26	-	0, 4
x																	0,36	0,07	0,19	-	0, 4

TALLA 3

R1																						
n	organismos consumidos					ri					ri/pi					Σri/ pi	ai					
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	
1	9	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
2	12	-	1	-	-	0,93	-	0,07	-	-	10,33	-	20	-	-	30,33	0,34	-	0,66	-	-	
3	11	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
4	21	-	1	-	-	0,95	-	0,05	-	-	10,55	-	14,2	-	-	24,75	0,43	-	0,57	-	-	
5	13	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
6	8	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
7	14	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
8	19	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
9	11	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
10	5	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
x																	0,87	-	0,12			
R2																						
n	organismos consumidos					ri					ri/pi					Σri/ pi	ai					
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	
1	17	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
2	8	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
3	27	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
4	3	-	1	-	1	0,6	-	57,14	-	37,34	6,66	-	-	-	-	101,54	0,066	-	0,56	-	0,37	
5	12	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
6	16	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
7	3	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
8	26	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
9	9	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
10	31	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-	
x																	0,91	-	0,06	-	0,04	

R3																					
n	organismos consumidos					<i>ri</i>					<i>ri/pi</i>					$\Sigma r_i / p_i$	<i>ai</i>				
	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q	Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q		Clado	Cope	LM1°	LM4°	L Q
1	30	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
2	33	-	1	-	-	0,97	-	0,03	-	-	10,77	-	-	-	-	19,34	0,56	-	0,44	-	-
3	3	-	2	-	1	0,5	-	0,33	-	0,16	5,55	-	8,57	-	-	130,01	0,04	-	0,72	-	0,23
4	11	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	94,28	-	30,18	11,11	1	-	-	-	-
5	19	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
6	37	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
7	21	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
8	20	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
9	39	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
10	17	-	-	-	-	1	-	-	-	-	11,11	-	-	-	-	11,11	1	-	-	-	-
x																	0,86	-	0,12	-	0,02

ANEXO IX

Tabla del análisis *a posteriori* (test Fisher LSD o de mínimas diferencias significativas) de las comparaciones de todos los ítems entre sí y entre cada talla. Se resaltan en negrita las diferencias que son significativas al nivel 0,05 de confianza. Cladó.= cladóceros, Copé.= copépodos, Lar. Mos. 1er est.= larvas mosquito 1er. estadio, Lar. Mos. 4º est.=larvas mosquito 4º estadio, Lar. quiron.= larvas de quironómido.

		Clase de Talla 1					Clase de Talla 2					Clase de Talla 3				
		Cladó.	Copé.	Lar. Mos. 1er est.	Lar. Mos. 4º est.	Lar quiron.	Cladó.	Copé.	Lar. Mos. 1er est.	Lar. Mos. 4º est.	Lar quiron.	Cladó.	Copé.	Lar. Mos. 1er est.	Lar. Mos. 4º est.	Lar quiron.
Clase de Talla	Item															
	1	Cladóceros	-													
	Copépodos	0,3707	-													
	Lar. Mos. 1er est.	0,0000	0,0000	-												
	Lar. Mos. 4º est.	0,0000	0,0000	0,0004	-											
	Lar quiron.	0,0000	0,0000	0,0004	1,0000	-										
2	Cladóceros	0,0043	0,0488	0,0000	0,0000	0,0000	-									
	Copépodos	0,0003	0,0000	0,0708	0,0000	0,0000	0,0000	-								
	Lar. Mos. 1er est.	0,2795	0,0485	0,0000	0,0000	0,0000	0,0001	0,0119	-							
	Lar. Mos. 4º est.	0,0000	0,0000	0,0355	0,1364	0,1364	0,0000	0,0001	0,0000	-						
	Lar quiron.	0,7587	0,2295	0,0000	0,0000	0,0000	0,0016	0,0010	0,4386	0,0000	-					
3	Cladóceros	0,0000	0,0004	0,0000	0,0000	0,0000	0,1045	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	-				
	Copépodos	0,0000	0,0000	0,0004	1,0000	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1364	0,0000	0,0000	-			
	Lar. Mos. 1er est.	0,0000	0,0000	0,1475	0,0321	0,0321	0,0000	0,0012	0,0000	0,5112	0,0000	0,0000	0,0321	-		
	Lar. Mos. 4º est.	0,0000	0,0000	0,0004	1,0000	1,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,1364	0,0000	0,0000	1,0000	0,0321	-	
	Lar quiron.	0,0000	0,0000	0,0052	0,4295	0,4295	0,0000	0,0000	0,0000	0,4834	0,0000	0,0000	0,4295	0,1749	0,4295	-

ANEXO X

Valores de las tasas de consumo de **A)** cladóceros y **B)** larvas de mosquito obtenidos en los experimentos para determinación de tasas de consumo. Experiencias realizadas con datos expresados en organismos consumidos por ejemplar ($\text{per cápita} \cdot \text{h}^{-1}$) y masa de pez por unidad de tiempo ($\text{g} \cdot \text{h}^{-1}$). t_i es el número de organismos (presas) presentes al inicio, y t_f es el número de presas al final de la experiencia. *Consumo* es el número absoluto de presas consumidas y *per cápita* el promedio consumido por pez. R1, R2 y R3 son las réplicas (acuarios), C1 y C2 son los controles (acuarios sin peces).

A) Tasa consumo Daphnia (tamiz 0,8 mm)

	ti	tf	consumo	per cápita	per cápita/h	por peso (g)	g pez/h
R1	3000	1614	1386	462	19,25	1228,72	51,2
R2	3000	1407	1593	531	22,13	1812,29	75,51
R3	3000	1965	1035	345	14,38	821,43	34,22
C1	3000	3000					
C2	3000	3000					
media			1338	446	18,59	1287,48	53,64
d std			282,08	94,03	3,92	498,04	20,75

B) Tasa consumo larvas mosquito de 3° estadio

	ti	tf		consumo	per cápita	per cápita/h	por peso (g)	g pez/h
		vivas	muerdas*					
R1	300	14	12	274	91	3,79	242,02	10,08
R2	300	29	3	268	89	3,71	303,75	12,66
R3	300	47	17	236	79	3,29	187,3	7,84
C1	300	300	0					
C2	300	300	0					
media				271	90	3,60	272,885	10,19
d std				4,24	1,41	0,27	43,65	2,41

*las larvas muertas se consideran dentro de las consumidas y representan el 3.95% del total consumido