

Interacciones en la alimentación de las larvas de dos especies de tritones. (*Triturus marmoratus* y *Triturus boscai*).

CARMEN DÍAZ-PANIAGUA

INTRODUCCIÓN

En las comunidades acuáticas temporales, donde no pueden sobrevivir los peces, las larvas de urodelos, junto con algunos insectos, podrían ser consideradas como los principales predadores que actúan sobre las poblaciones de invertebrados acuáticos. Su función de predador es considerada de gran importancia sobre las distintas especies de zooplancton con las que coexisten (DODSON, 1972; MENDELSSOHN, 1978).

Pocos estudios conocemos sobre alimentación de larvas de urodelos (HAMILTON, 1940; AVERY, 1968; ANDERSON, 1968; DODSON y DODSON, 1971; LICHT, 1975; BELL, 1975). Todos ellos, a pesar de abarcar familias diferente (salamánderidos y ambistómidos) muestran gran similitud en las dietas, coincidiendo sobre todo en la ingestión de crustáceos planctónicos y larvas de dípteros con mayor frecuencia que ningún otro tipo de presas.

Triturus marmoratus y *Triturus boscai* son dos especies de tritones que pueden reproducirse en los mismos cuerpos de agua y, durante su período larvario, la principal diferencia morfológica es el mayor tamaño que llega a alcanzar la primera. La alimentación de las larvas de estas dos especies sólo había sido esbozada en un trabajo sobre el reparto de recursos en el que se encontraban amplias diferencias en la utilización del espacio y del tiempo.

Por el contrario, en los recursos tróficos se encontró gran similitud en la dieta de las dos especies, si bien empleaban métodos de captura de alimento muy diferentes. (DÍAZ PANIAGUA, 1979).

MATERIAL Y MÉTODOS

Un total de 80 larvas de *T. marmoratus* y 10 de *T. boscai* fueron capturadas en trece pozas diferente en Gerena, en la provincia de Sevilla (37° 32' N, 2° 28' O). El lugar era un encinar adhesionado en el que antiguamente se explotaron canteras de granito. Estas canteras, en la actualidad abandonadas, al llenarse todos los años con el agua de lluvia, constituyen el medio en que estas dos especies se reproducen.

De tales pozas sólo tres mantienen agua durante todo el año, el resto son pozas temporales que se llenan con las lluvias de otoño y normalmente en Junio o Julio se secan por evaporación y/o filtración. Una descripción más detallada de estas pozas se puede encontrar en DÍAZ PANIAGUA (1979).

Se visitó periódicamente el área de estudio durante toda la fase acuática de los tritones, es decir, desde la entrada de los adultos en el agua, hasta que, tras la metamorfosis, no se observó ya la presencia de larvas en las pozas. Durante este tiempo las larvas fueron colectadas por medio de una manga de agua, inmediatamente después eran preservadas en alcohol+formol y posteriormente, en el laboratorio se las mediría y se analizaría su contenido estomacal.

Las larvas de *T. marmoratus* fueron encontradas en todas las pozas elegidas, sin embargo, sólo encontramos larvas de *T. boscai* en dos de estas pozas, que eran precisamente las de menores dimensiones, con mayor turbidez, con abundancia de basura y mayores oscilaciones de temperatura.

El número de larvas de *T. boscai* resultó ser, por consiguiente, mucho menor que el de larvas de *T. marmoratus*. Esto se debe no sólo a que existieran en sólo dos pozas, sino también a que los movimientos de las larvas de la primera especie son más sigilosos, ya que al moverse lentamente por el fondo la probabilidad de ser capturados con la manga se hacía menor que en el caso de *T. marmoratus*.

En el laboratorio se tomaron diversas medidas de las larvas, de las que para este estudio se consideraron sólo longitud cabeza-ano, longitud cabeza, alto de cabeza y ancho de cabeza. Después se extraía el estómago y, sobre un portaobjetos, se troceaba con cuidado para facilitar la salida de las presas. El material resultante se fijaba con solución de Hertwigz (BAUMGARTNER y MARTIN, 1939), y se calentaba ligeramente con objeto de destruir los tejidos y conseguir así mejor visibilidad. A continuación, con ayuda de un cubreobjetos, el material era golpeado y aplastado suavemente. Después de esto, con la ayuda del microscopio se hacía la identificación y conteo de las presas. Con las pequeñas presas, como los crustáceos del zooplancton, sólo se pretendió clasificarlas hasta conocer el orden a que pertenecían, para lo que utilizamos las claves de BASSEDAS (1947) y MARGALEF (1953); con mayores presas, como los insectos se siguió principalmente el criterio de MACAN (1975).

La longitud de las presas fue medida por medio de un ocular micrométrico, aunque las mayores se midieron directamente con calibrador.

RESULTADOS

Contenidos estomacales. Descripción general de la alimentación.

Las larvas de *T. marmoratus* y *T. boscai*, como las larvas de otras especies de tritones europeos (AVERY, 1968; BELL y LAWTON, 1975) son netamente carnívoros. Su dieta, representada en el cuadro 1, se compone principalmente de crustáceos planctónicos (copépodos, ostrácodos, cladóceros) y, en menor proporción de larvas de insectos (Dípteros, coleópteros, efémeras, hemípteros, etc.) y otros artrópodos.

Las presas identificadas de la dieta de *T. marmoratus* pertenecen en total a 12 órdenes distintos (cuadro 1). De ellas un 85,6% son crustáceos del zooplancton, y el resto (14,2%) son en su mayoría larvas de insectos y algunos adultos de insectos y arañas acuáticos.

Cuadro 1

Composición de las dietas de *T. marmoratus* y *T. boscai* expresada en número de presas (entre paréntesis: porcentajes).

	<i>T. marmoratus</i>	<i>T. boscai</i>
MOLLUSCA		
Gasteropoda	0	3 (0,57)
CRUSTÁCEA		
Cladocera	2.487 (57,73)	257 (49,05)
Ostracoda	623 (14,46)	171 (32,63)
Copepoda	578 (13,42)	15 (2,86)
INSECTA		
Ephemeroptera (larvas)	31 (0,72)	0
Coleoptera (larvas)	33 (0,77)	9 (1,72)
Coleoptera (adultos)	2 (0,04)	0
Hemiptera (larvas)	14 (0,32)	0
Odonata (larvas)	2 (0,04)	0
Lepidoptera (larvas)	1 (0,02)	0
Diptera (pupas)	13 (0,30)	2 (0,38)
Diptera (larvas)	504 (11,70)	62 (11,83)
Insectos indeterminados	14 (0,32)	5 (0,95)
ARACHNIDA		
Araneida	6 (0,14)	0
Semillas indeterminadas	2	0
TOTAL DE PRESAS	4.308	524
N.º de ejemplares examinados	80	10
Diversidad (H)	1,822	1,781

En uno de los estómagos examinados de esta especie se dió, junto con otras presas, la presencia de dos semillas, las cuales pudieron ser ingeridas casualmente por el tritón.

En *T. boscai*, la dieta también se distribuye principalmente sobre los crustáceos del zooplankton (84,5 %), el 14,9 % son larvas de insectos y aparece también un pequeño porcentaje de gasterópodos (0,6 %).

Como se deduce del cuadro 1, las dietas de las dos especies son muy parecidas, si bien existe pequeñas diferencias que pueden llegar a tener un gran significado una vez conocido el método de caza de cada especie. Estas diferencias consisten en que en *T. boscai* el contenido estomacal estaba siempre mezclado con restos de algas y barro, y en la presencia de presas de movimientos lentos (Ancillydae) en su dieta. Esto es posiblemente consecuencia de que esta especie suele caza lentamente mediante acecho en el fondo de las pozas, mientras que *T. marmoratus* suele cazar persiguiéndolas al ser atraídas por su movimiento, en la columna de agua (DÍAZ PANIAGUA, 1979).

Se ha calculado para las dos especies la diversidad de alimento según la fórmula de Shannon (H), y no parece existir gran diferencia entre ellas (cuadro 1); sin embargo es de apreciar la mayor variedad de alimento que utiliza *T. marmoratus*, que preda sobre 12 órdenes distintos, mientras que *T. boscai* sólo lo hace sobre 7.

Selección del alimento

Se ha relacionado el tamaño de las presas ingeridas con el tamaño del predador. Para ello se consideraron, además de la longitud de las larvas de tritones, los tamaños medio, mayor y menor de las presas de cada estómago. En *T. marmoratus* la correlación resultó positiva entre la longitud del predador y el tamaño mayor y medio de la presa ($p < 0,05$), sin embargo no resultó significativa la correlación con el tamaño menor de las presas (Cuadro 2).

Cuadro 2

Valores del coeficiente de correlación (r) obtenidos para las relaciones entre el tamaño de los predadores (tm: *T. marmoratus*; tb: *T. boscai*) y los tamaños mayor (MAX), menor (MIN) y medio (MED) de las presas. (*: $p < 0,05$).

	MAX	MIN	MED
r (tm)	0,738 *	0,135	0,606 *
r (tb)	0,405	0,577	0,779 *

Para *T. boscai*, sin embargo, resultó positiva la correlación con los tamaños medio y mínimo de presas (cuadro 2), mientras que no lo fue para el tamaño mayor de presas, lo cual puede ser consecuencia del pequeño número de datos que tenemos sobre esta especie.

Las presas de menor longitud son precisamente los crustáceos del zooplancton, que ocupan los mayores porcentajes de las dietas de las dos especies (los menores ingeridos fueron cladóceros de 0,2 mm), mientras que los mayores corresponden a larvas de insectos (la mayor ingerida por *T. marmoratus* fue una larva de díptero de 12,4 mm y por *T. boscai* otra de 11,0 mm).

De esta forma, en *T. marmoratus* se observa en los individuos de menor tamaño (hasta 15 mm. aproximadamente) que la dieta se compone básicamente de cuatro categorías de presas: copépodos, ostrácodos, cladóceros y pequeñas larvas de dípteros; las larvas de mayor longitud comen, sin embargo, mayores presas utilizando asimismo mayor variabilidad de alimento.

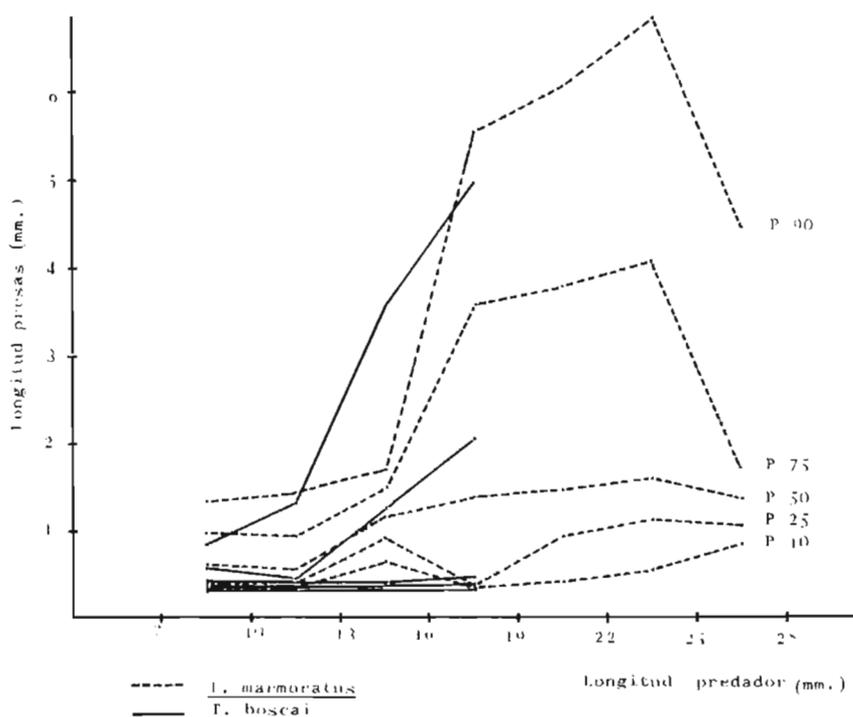


Fig. 1. Representación de los percentiles, P10, P25, P50, P75 y P90 de la distribución de las longitudes de presas en relación con los distintos tamaños de los predadores. (Figura realizada según WILSON, 1975).

En la figura 1 se observa este gradiente. En ella se han representado los distintos percentiles de la distribución de los tamaños de presas de acuerdo con su predador. A medida que aumenta el tamaño del predador se observa mayor amplitud del campo de variación de las longitudes de presas en la gráfica. Es decir, los individuos más pequeños solo se alimentan de las presas pequeñas (crustáceos planctónicos), al aumentar el tamaño de las larvas su

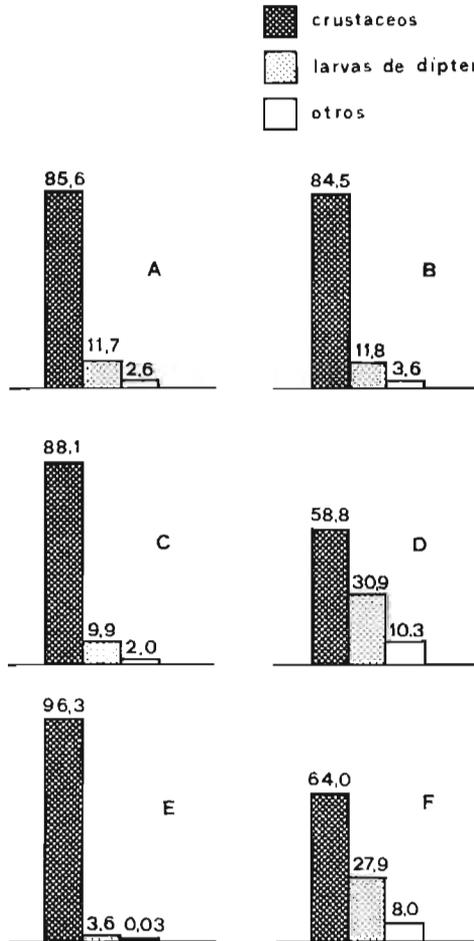


Fig. 2. Composición de la dieta de A) todas las larvas de *T. marmoratus*; B) Todas las larvas de *T. boscai*; C) Larvas de *T. marmoratus* que no coexistían con *T. boscai*; D) larvas de *T. marmoratus* que coexistían con *T. boscai*; E) larvas de *T. marmoratus* menores de 15 mm. y F) larvas de *T. marmoratus* mayores de 15 mm.

alimentación va incluyendo presas mayores, aunque siguen comiendo las pequeñas, de manera que hay mayor diversidad en cuanto al tamaño de las presas.

Para las mayores larvas de *T. marmoratus* (mayores de 25,1 mm.) en la figura se observa un descenso en el campo de variación de los tamaños de presas, cuya explicación parece ser el pequeño número de larvas capturadas de este tamaño (sólo 3).

En la figura 2 se han clasificado los datos de forma muy simple, agrupándolos en sólo tres categorías generales: pequeños crustáceos, larvas de dípteros y otros organismos, pues parece ser que son estas tres la categorías que principalmente diferencian las larvas de tritones. Como MAIORANA (1978) señala, es necesario intentar considerar las presas no taxonómicamente, sino intentando aproximarnos a la forma en que los ve el predador mismo, es decir, teniendo en cuenta su abundancia, cómo se mueven, el tamaño, etc.

En dicha figura, a simple vista se observa el parecido que existe entre todas las distribuciones. A pesar de ello, hemos calculado estadísticamente las posible diferencias (test de X^2 y la similitud (coeficiente $A(i,j)$ de SCHOENER (1968) expresado en %). (cuadro 3).

Las distribuciones generales de las dos especies son realmente muy parecidas, pues no han resultado estadísticamente diferentes, el grado de similitud encontrado entre ambos es también muy alto: 98,9 %. Excepto en uno de los casos, que trataremos más adelante, la superposición entre las distribuciones es bastante elevada, si bien parecen existir pequeñas diferencias entre ellas. La menor superposición encontrada es la que se da entre las distribuciones de *T.*

Cuadro 3

Coeficientes de similaridad, $A(i,j)$ y valores de X^2 obtenidos entre las distintas distribuciones. (TM: *T. marmoratus*; TB: *T. boscai*; TM+TB: *T. marmoratus* coexistiendo con *T. boscai*; TM—TB: *T. marmoratus* en ausencia de *T. boscai*; TM<15: *T. marmoratus* menores de 15 mm.; *T. marmoratus* mayores de 15 mm.; *: $p<0,05$).

$A(i,j)X^2$	TM	TB	TM+TB	TM—TB	TM<15	TM>15
TM	—	1,55	180,63 *	11,73	221,32 *	318,65 *
TB	98,93	—	74,41 *	9,91	165,08 *	283,07 *
TM+TB	73,20	74,26	—	—	—	3,91
TM—TB	97,50	96,44	70,71	—	—	412,80 *
TM<15	89,25	88,19	62,45	91,74	—	827,74 *
TM>15	78,40	79,46	94,79	75,91	67,66	—

marmoratus según su tamaño, es decir, la que enfrenta a las pequeñas larvas de esta especie contra las mayores, cuyas diferencias han sido ya descritas. Sin embargo hay que destacar que precisamente la distribución de las larvas mayores de *T. marmoratus* es similar a la distribución del total de larvas de esta especie (94,9%) que convivían con *T. boscai*. La distribución de estas larvas es asimismo estadísticamente diferente a todas las demás, aunque los coeficientes de similitud siguen siendo relativamente altos.

DISCUSIÓN

Las larvas de las dos especies estudiadas, *T. marmoratus* y *T. boscai*, se comportan en su alimentación como las demás larvas de urodelos conocidas (HAMILTON, 1940; AVERY, 1968; ANDERSON, 1968; DODSON y DODSON, 1971; LICHT, 1975; BELL, 1975). Es de destacar este parecido en cuanto a composición de la dieta de todos ellos, lo cual refleja el carácter oportunista de estos predadores, cuya alimentación está relacionada con la abundancia de la fauna de invertebrados disponibles en el medio. Estudios que corroboran esta teoría son los realizados por HAMILTON (1940) y DODSON y DODSON (1971), los cuales encontraron altas correlaciones entre muestreos del plancton y la dieta de las larvas que estudiaban.

Nuestras dos especies son predadores de un amplio número de presas, cuya mayor o menor frecuencia depende básicamente de su abundancia en el medio. Se utilizaron 14 taxones distintos de presas en total; sin embargo, la alimentación de estos tritones se distribuye principalmente entre los cuatro taxones que probablemente fueran los más abundantes: cladóceros, copépodos, ostrápodos y larvas de dípteros.

Las dietas de las dos especies no mostraron diferencias significativas, a pesar de que eran especies simpátridas, que al ser de morfología muy parecida hacen pensar en la posibilidad de competencia entre ellas. Por el conocido principio de exclusión competitiva (HARDIN, 1960) se acepta normalmente que no pueden coexistir establemente especies de requerimientos parecidos en un mismo medio. SZYMURA (1974), basándose en la similitud en cuanto a la alimentación encontrada por AVERY (1968) entre las larvas de cuatro especies de tritones europeos, describe las siguientes condiciones que permitirían la coexistencia de éstos: 1) Desarrollo de las larvas en intervalos desfasados en el tiempo; 2) diferencias en la tasa de crecimiento; 3) diferencias en la diversidad de alimento; 4) diferencias en la distribución espacial de las especies.

En las dos especies que estudiamos se encuentra una gran similitud en cuanto a la utilización del recurso trófico, mientras que existen importantes diferencias en el uso del espacio y cierto desfase en el crecimiento de las larvas. Asimismo, aunque la composición de las dietas sea similar, los métodos de captura de presas son diferentes; *T. marmoratus* caza "persiguiendo a su presa", método basado en la localización visual de la presa y en un rápido ataque, mientras que *T. boscai* es un cazador por "acecho", que se dirige lentamente andando hasta su presa. La principal diferencia entre ellos estriba en que el primero suele cazar en la columna de agua, mientras que el segundo lo hace preferentemente en el fondo. (DÍAZ PANIAGUA, 1979).

La superposición que se da entre las dietas es muy elevada al considerar el total de individuos (93,9%), sin embargo al considerar sólo los de distinta especie que coexistían en las mismas pozas, la dieta de *T. marmoratus* se modifica, disminuyendo considerablemente la superposición con *T. boscai* (74,3%). Este pequeño desplazamiento observado podría ser causa de la interacción entre las dos especies. Considerando el hábitat de las larvas destaca una importante característica: las pozas en que sólo se encuentra una especie (*T. marmoratus*) mantienen el agua clara, mientras que en las que coexisten el medio mantuvo gran turbidez durante todo el período de estudio (DÍAZ PANIAGUA, 1979). La mayor complejidad y heterogeneidad de un ecosistema incrementa la diversidad al proveer de mayor número de refugios (MACARTHUR, 1972; REED, 1978, ...). En este caso, en los medios más estables la competencia pudiera haber llegado a causar la desaparición de *T. boscai*, mientras que sólo se presentan las dos especies en pocas charcas donde, quizás a causa de su mayor complejidad, fuera posible la coexistencia.

La diferencia entre las dietas de las larvas de *T. marmoratus* según coexisten o no con *T. boscai*, es esencialmente la disminución de la proporción de presas pequeñas (crustáceos) y aumento en las larvas de dípteros cuando las dos especies coexisten (dieta similar a la de las larvas mayores de *T. marmoratus*). Teniendo en cuenta la forma de cazar de estas larvas, estimulada por el movimiento de la presa, es posible que a través de un medio más turbio tuvieran mayor dificultad en percibir las presas de pequeño tamaño, lo que disminuye la superposición en cuanto a la dieta de las dos especies.

Para ambas especies se ha observado un cambio en la dieta correlacionado con el tamaño de los individuos; es decir, los individuos menores, no sólo comen las presas menores, sino que además utilizan poca variabilidad de alimento. Principalmente se alimentan de cladóceros, copépodos y ostrácodos. Al

ir considerándose larvas de mayor tamaño va aumentando el número de categorías de presas y el tamaño de éstas. Cuando *T. marmoratus* alcanza mayores tamaños que los que puede alcanzar *T. boscai*, la alimentación se presenta realmente diferente, lo que contribuye a disminuir las interacciones entre las dos especies, a lo que se suma el hecho de que exista además un desplazamiento en cuanto al desarrollo de cada especie, de manera que no suelen coincidir las máximas frecuencias de un mismo tamaño de larvas de distinta especie.

AGRADECIMIENTOS

A Carlos M. Herrera, director de mis trabajos; Carlos Montes, que me ayudó en la identificación de presas; Ramón C. Soriger, que me ilustró en las técnicas de preparaciones y a Rafael y Chunga por su compañía.

RESUMEN

Las dietas de las larvas de *Triturus marmoratus* y *Triturus boscai* son, en general, muy parecidas. Los mayores porcentajes los constituyen los crustáceos planctónicos, seguidos de larvas de dípteros. También se presentan otras larvas de insectos y otros artrópodos en pequeñas proporciones.

La similitud encontrada entre las dos especies es muy elevada, excepto en el caso en que se encontraban coexistiendo en las mismas pozas. En tales condiciones, existe un pequeño desplazamiento en la dieta de *T. marmoratus*, de manera que su alimentación se compone de mayores presas, disminuyendo asimismo la proporción de crustáceos ingeridos.

Existe para las dos especies correlación positiva entre el tamaño de los predadores y el de las presas ingeridas, de manera que con la longitud de la larvas va aumentando la longitud de sus presas utilizando además mayor diversidad de alimento.

SUMMARY

FEEDING RELATIONS AMONG THE LARVAE OF TWO SPECIES OF NEWTS (*T. marmoratus* and *T. boscai*).

Food taken by larvae of *Triturus marmoratus* and *Triturus boscai* is essentially similar. They feed principally on planctonic crustaceans and on larvae of diptera, eating also other insect larvae and arthropods in lower quantities.

The overlap found between both species is high, except when they coexist in the same ponds. In case of coexistence, there is a small shift in the diet of *T. marmoratus*, changing to larger prey and taking smaller amounts of crustaceans.

Positive correlations between predator and prey size were found for both species; so, as the newt larvae grow, they tend to feed on larger prey and to diversify their diet.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, J. D. (1968): A comparison of the food habits of *Ambystoma macrodactylum sigillatum*, *Ambystoma macrodactylum croceum*, and *Ambystoma tigrinum californiense*. *Herpetológica*, 24: 273-284.
- AVERY, R. A. (1968): Food and feeding relations of three species of *Triturus* (Amphibia, Urodela) during the aquatic phases. *Oikos*, 19: 408-413.
- BASSEDAS, M. (1947): *Clasificación de los crustáceos*. Inst. Biol. Aplicada. C.S.I.C. Barcelona.
- BAUMGARTNER, L. L. y A. C. MARTIN (1939): Plant histology as an aid in squirrel food habits studies. *J. Wildlife Management*, 3: 266-268.
- BELL, G. (1975): The diet and dentition of Smooth newt larvae (*Triturus vulgaris*). *J. Zoology, Lond.*, 176: 411-424.
- y J. H. LAWTON (1975): The ecology of the eggs and larvae of the Smooth newt (*Triturus vulgaris* (LINN)). *J. Animal Ecology*, 44: 393-423.
- DÍAZ PANIAGUA, C. (1979): Estudio de las interacciones entre *Triturus marmoratus* y *Triturus boscai* (Amphibia: Caudata) durante su período larvario. *Doñana Acta Vertebrata*, VI: 19-53.
- DODSON, S. I. (1972): Mortality in a population of *Daphnia rosea*. *Ecology*, 53: 1.011-1.023.
- y V. E. DODSON (197): The diet of *Ambystoma tigrinum* larvae from Western Colorado. *Copeia*, 1971: 614-624.
- HAMILTON, W. J., Jr. (1940): The feeding habits of larval newts with reference to availability and predilection of food items. *Ecology*, 21: 351-356.
- HARDING, G. (1960): The competitive exclusion principle. *Science*, 131: 1.292-1.297.
- MACAN, T. T. (1975): *Guía de animales invertebrados de agua dulce*. EUNSA. Pamplona.
- MACARTHUR, R. H. (1972). *Geographical Ecology*. Mac Graw Hill. New York.
- MAIORANA, V. C. (1978): Behaviour of an unobservable species: Diet selection by a salamander. *Copeia*, 1978: 664-672.
- MARGALEF, R. (1953): *Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas*. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- MENDELSSOHN, H. (1977): Winter rain pools in Israel. *Israel J. Zoology*, 26: 254-255.
- REED, C. (1978): Species diversity in aquatic microecosystems. *Ecology*, 59: 481-488.
- SCHOENER, T. W. (1968): The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49: 704-726.
- SZYMURA, J. M. (1974): A competitive situation in the larvae of four cypatric species of newts (*Triturus cristatus*, *Triturus alpestris*, *Triturus montandoni* and *Triturus vulgaris*) living in Poland. *Acta Biologica Cracoviense*, XVII: 238-262.
- WILSON, D. S. (1975): The adequacy of body size as a niche difference. *The American Naturalist*, 109: 769-784.

(Recibido 4 feb. 80)

CARMEN DÍAZ PANIAGUA
Estación Biológica de Doñana
c/Paraguay n.º 1 y 2
SEVILLA-12 (España)

Doñana, Acta Vertebrata, 7 (1), 1980.