

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA



FACULTAD DE CIENCIAS

MAESTRIA EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ARIDAS

**“ANALISIS DE INTERACCIONES DE ALTO ORDEN EN
COMUNIDADES ARTIFICIALES”**

**T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
PRESENTA:
MARIA EVARISTA ARELLANO GARCIA**

Ensenada, B. C., Marzo de 1997.


**UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS
MAESTRIA EN MANEJO DE ECOSISTEMAS DE ZONAS ARIDAS**

**ANALISIS DE INTERACCIONES DE ALTO ORDEN EN
COMUNIDADES ARTIFICIALES**


**TESIS
QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER
EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS
P R E S E N T A:**

MARIA EVARISTA ARELLANO GARCIA

Aprobada por:



**M.C. Rafael Solana Sansores
Presidente del Jurado**



**Dr. Victor Manuel Salceda Sacanelles
Secretario del Jurado**



**M.C. José de Jesús Lara Tejeda
Sinodal**



**M. C. Ignacio Méndez Gomez-Humarán
Sinodal**



**Dr. Roberto Martínez Gallardo
Sinodal**

Con dedicatodia especial

Para:

Pedro: mi amado esposo, con respeto y admiración por atreverse a luchar por nuestros sueños. Gracias Campeón.

Ana Erika: mi preciosa y adorada hija con toda la ternura que me inspira.

Profra. Juanita: La mamy mas linda del mundo. gracias por tu ejemplo.

A mis hermanos: Juan Carlos, Maye, Pepe, Blanca y Mercedes.

A todos mis ahijados y sobrinos, a quienes no he atendido ni visitado en estos años de estudio, con la promesa de recompensarlos por el abandono. Los recuerdo siempre con cariño.

INDICE

	Página
RESUMEN	v
AGRADECIMIENTOS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABLAS	viii
1. INTRODUCCION	1
2. ANTECEDENTES	4
3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	26
4. METODOS	29
5. RESULTADOS	39
6. DISCUSION	55
7. CONCLUSIONES	61
8. BIBLIOGRAFIA	63

RESUMEN

El fenómeno de interacciones de alto orden (IAO) se presenta en una comunidad, cuando una tercera especie modifica de la interacción directa entre otras dos especies. El conocimiento éstas y otras interacciones nos ayudan a interpretar los procesos crecimiento y regulación de las poblaciones, lo que constituye la base para establecer criterios de manejo y control de recursos naturales (Murdoch, 1994; Murdoch y Briggs, 1996; Simberloff, 1996).

El presente trabajo explora el efecto de las IAO sobre la dinámica del crecimiento poblacional de las especies de un sistema multiespecífico. Se utilizaron comunidades artificiales de especies del género *Drosophila*, para observar experimentalmente las consecuencias de las (IAO), con la finalidad de deducir sus implicaciones en el manejo de recursos naturales renovables, cuando se tienen asociaciones multiespecíficas (Simberloff, y Stiling, 1996).

Con el fin de determinar la presencia y magnitud de estas interacciones se realizó un experimento de laboratorio el cual consistió de siete tratamientos con tres réplicas cada uno. En los primeros tres tratamientos, se observó el crecimiento poblacional de la fracción adulta de cada una de las tres especies en viales por separado, a los cuales se les denominó "experimentos de las especies aisladas". Otros tres tratamientos se construyeron colocando en un mismo vial un par de especies, esto se repitió para cada uno de los posibles pares que resultaron de combinar las tres especies, denominándose a éstos "experimentos pares". El tratamiento denominado "experimento trio" se formó colocando en un vial las tres especies al mismo tiempo.

Se logró confirmar la presencia de (IAO) con el uso de los modelos lineales generalizados (GLM), aún cuando esto no fué posible mediante la prueba de confirmación de ANOVA; lo cual nos remite a proponer que los modelos lineales generalizados (GLM) son adecuados para la detección y confirmación de este tipo de interacciones; adecuados como técnica estadística para facilitar la toma de decisiones en la práctica del manejo de recursos.

Los escenarios experimentales estudiados resultaron ser adecuados para la detección de las (IAO), aún cuando solamente se estudió la fracción adulta de las poblaciones, los resultados obtenidos por lo tanto, solo son válidos para dicha fracción; no obstante debe ser interesante explorar la consistencia de los GLM cuando se considera la composición por edades de la población.

AGRADECIMIENTOS

- **A la Universidad Autónoma de Baja California, institución que ha sido mi segundo hogar, ya que en ella me he formado desde el bachillerato.**
- **Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme el apoyo económico para efectuar mis estudios de maestría.**
- **Al M.C. Rafael Solana Sansores por haber sido mi tutor, asesor y director de tesis durante mi estancia en el Programa de Maestría de la Facultad de Ciencias de la UABC. Gracias Maestro por su paciente guía y su amistad.**
- **Al Dr. Victor Manuel Salceda Sacanelles por ser mi Codirector en el desarrollo de mi trabajo de tesis. Gracias a su gran experiencia y conocimiento fué posible culminar a tiempo con éxito el trabajo de laboratorio.**
- **A todos los maestros del programa, especialmente ala Dra. Ileana Espejel a quien respeto y admiro por su sabiduría, experiencia, pero sobre todo por su modestia y sencillez.**
- **A las autoridades de la Facultad de Ciencias: M. C. Irma Rivera Garibaldi; M.C. Gloria Rubí y M.C. Miguel Carrillo Mendivil, por alentarme y apoyarme.**
- **Al personal administrativo de la Facultad de Ciencias de la UABC, especialmente a la Srita Blanca.**
- **A la Ing. Mercedes Arellano García, por facilitarme el equipo de cómputo.**
- **Al Dr. Roberto Martínez Gallardo, por su esmerada revisión de la parte escrita, así como al M.C. José de Jesús Lara Tejeda y M.C. Ignacio Gomez-Humarán, como parte del sínodo por su tiempo y sugerencias.**

LISTA DE FIGURAS

	Páginas
Figura 1. Diagrama que muestra la morfología de los organismos hembra y macho del género <i>Drosophila</i> .	23
Figura 2. Diagrama que muestra los diferentes estadios de desarrollo de organismos del género <i>Drosophila</i> .	24
Figura 3. Diagrama que muestra el ciclo vital de los organismos del género <i>Drosophila</i> .	25
Figura 4. El esquema muestra la disposición de los diferentes tratamientos que constituyeron el experimento de laboratorio	32
Figura 5. El esquema muestra el manejo en el laboratorio del material experimental.	34
Figura 6. Las gráficas indican el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie A, <i>Drosophila nebulosa</i> , en sus diferentes escenarios de competencia.	41
Figura 7. Las gráficas representan el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie B, <i>Drosophila simulans</i> , en sus diferentes escenarios de competencia.	43
Figura 8. Las gráficas representan el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie C, <i>Drosophila melanogaster</i> (cepa mutante ebony)	45
Figura 9. Las gráficas representan las curvas de crecimiento estimadas de las especies A, B y C en sus diferentes escenarios de competencia.	48

LISTA DE TABLAS

	Páginas
Tabla I. Muestra los parámetros poblacionales, tasa reproductiva per capita y capacidad de carga máxima evaluados a partir de los censos las poblaciones de las diferentes especies en los diversos escenarios de competencia.	47
Tabla II. indicando el resultado de la prueba de detección con base al estadístico t de student.	50
Tabla III. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie A con sus respectivas pruebas de significación	51
Tabla IV. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal A.	51
Tabla V. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie B con sus respectivas pruebas de significación.	52
Tabla VI. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal B.	52
Tabla VII. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie C con sus respectivas pruebas de significación.	53
Tabla VII. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal C.(pag. 54)	54

ANALISIS DE INTERACCIONES DE ALTO ORDEN EN COMUNIDADES ARTIFICIALES.

1. INTRODUCCION.

El fenómeno de interacciones de alto orden se presenta en una comunidad, cuando una tercera especie modifica la naturaleza de la interacción directa entre otras dos especies; sea ésta una interacción de competencia o una relación depredador-presa. Los efectos de las interacciones de alto orden en la composición específica de una comunidad varían desde cambios en las abundancias de las especies, en los coeficientes de competencia, en la intensidad de la presión de depredación, hasta casos de exclusión o coexistencia, entre otros. El conocimiento de estas y otras interacciones nos ayudan a interpretar los procesos de crecimiento y regulación de las poblaciones, lo que constituye la base para establecer criterios de manejo y control de recursos naturales (Murdoch, 1994; Murdoch y Briggs, 1996; Simberloff, 1996).

Las respuestas a las preguntas ¿porqué algunas especies tienen un patrón de distribución?; ¿porqué algunas especies son más comunes que otras? han llevado a analizar este fenómeno desde varios ángulos. Esto bajo diversos enfoques metodológicos o teóricos (Hutchinson, 1959; McArthur, 1972; Levin, 1976).

Actualmente, se presenta el reto de dar alternativas teóricamente consistentes, para orientar prácticas de manejo, protección y conservación de comunidades completas. Esto origina la necesidad de analizar al recurso en su totalidad y usar modelos predictivos basados en principios de la teoría ecológica desarrollada bajo esquemas no reduccionistas (Karlson y Buss, 1984; Kareiva, 1994). La estructura y función de una comunidad es el resultado de todas las relaciones bióticas y abióticas que la constituyen. Es por ello que se cometen errores al tratar de usar modelos para predecir la dinámica de la comunidad completa, con los resultados que se obtienen en subconjuntos de pares de especies (Ayala, 1969; Ayala et al., 1973; Kareiva, 1994; Billick y Case, 1994; Wootton, 1994).

El empleo de un enfoque holístico en los modelos empíricos que se usan para estudiar los fenómenos de interacción biológica son variados (Rubin, 1987; Overholtz y Tyler, 1986; Moloney y Wickens, 1985; Karlson y Buss, 1984;

Abrams,1984). Estos se basan en datos que se obtienen bajo condiciones naturales o en experimentos diseñados exprofeso. Para mantener la consistencia con éste enfoque no reduccionista, los modelos lineales generalizados (GLM) destacan como modelos estadísticos adecuados para analizar las relaciones interespecíficas en las comunidades, (Billick y Case,1994; Wootton,1991). Estos suponen que los errores aleatorios pueden distribuirse de acuerdo a cualquier función de probabilidad exponencial, por lo que relajan el supuesto de homogeneidad en las varianzas (McCullagh y Nelder, 1989).

El presente trabajo tiene la finalidad de utilizar modelos lineales generalizados para analizar el fenómeno de interacciones de alto orden, en condiciones experimentales.

II. ANTECEDENTES.

2.1 Generalidades sobre Interacciones de Alto Orden.

2.1.1 Efectos Directos

Desde los inicios del desarrollo de la teoría ecológica quedó demostrado que no únicamente los factores ambientales son los responsables de la estructura de la comunidad. Esta, entendida como diversidad, composición específica y relaciones energéticas (Tilman,1980; Dayton,1971; Fox,1977; Harper,1969; Hutchinson,1959). Una amplia evidencia experimental y observacional desde los años 60's privilegian a las interacciones entre especies como las responsables de la estructura de las comunidades, (Murdoch, 1996).

Connell (1978) y Connell y Slayter (1977) indican el papel de la competencia en los mecanismos de sucesión y su papel en la estabilidad de una comunidad de bosque tropical. Por otra parte, Dayton (1971), menciona la importancia de la competencia y la depredación en la estructura de una comunidad de entremareas, sometida a disturbios. DeWit, 1960; realiza una revisión del papel de la competencia en sistemas agrícolas. Harper (1969), por su parte, indica claramente el papel de la depredación en el mantenimiento de la diversidad de especies.

Las interacciones directas entre especies como la depredación, competencia, mutualismo, etc., se han estudiado ampliamente. Uno de los estudios clásicos fué el realizado por Gause (1932, citado por Krebs, 1978), en el cual propone el principio de exclusión competitiva. Posteriormente, Park (1948, citado por Krebs, 1978), explora la interacción competitiva entre dos especies de escarabajos de la harina; los resultados de sus experimentos relacionan las características de la natalidad y la mortalidad bajo condiciones de competencia.

Ya que la naturaleza es mucho más compleja que los ambientes de laboratorio, los estudios sobre interacciones biológicas en el campo, también fueron bastas e ilustrativas. En la naturaleza, el desplazamiento competitivo así como la coexistencia, no ocurre de manera clara como lo demuestra DeBach (1966). Por otra parte MacArthur (1972) exploró el principio de Gause con experimentos naturales. Schener (1974), compila datos de 81 estudios y menciona que en todos ellos puede probarse la teoría de la competencia.

Los modelos de competencia descritos por Lotka y Volterra (1927, citado en Krebs, 1978) fueron ampliamente utilizados en la ecología experimental,

acumulándose evidencia en favor y en contra de dichas herramientas. Aunque en experimentos de laboratorio el modelo funciona para dos especies (Tilman, 1976; Leon y Tumpson 1975), los experimentos de campo mostraron la insuficiencia del modelo para explicar el porqué las especies coexisten en ambientes que fluctúan constantemente.

Dayton (1971), en uno de sus estudios, explora como el conjunto de las relaciones interespecíficas mantienen un equilibrio dinámico en la comunidad. No obstante, la teoría de las relaciones entre dos especies es insuficiente para explicar el fenómeno completo. Por otra parte, Connell y Slayter (1977) observan como los mecanismos de competencia y depredación estructuran el proceso de sucesión para lograr la estabilidad y la organización en la comunidad. Lubchenco (1978) en una comunidad intermareal, muestra como la herbivoría y la habilidad competitiva de las algas son los responsables de la diversidad de especies en dicha comunidad.

Actualmente, los ecólogos están seguros de que tratar de explicar a una comunidad completa con base en las expresiones de Lotka y Volterra (1927, citado en Krebs, 1978) es llegar a una simplificación, cuyo costo es la falta de realismo. Esto se observa cuando se involucran tres o más especies en el

sistema de Lotka y Volterra; en éste caso, el sistema no tiene una solución analítica (Berryman et al., 1995; Murdoch, 1996; McPeck, 1996).

2.1.2 Interacciones de Alto Orden y Efectos Indirectos.

Un gran número de trabajos demuestran que un sistema multiespecífico real no se puede explicar en términos de ecuaciones lineales simples, como es el caso de las ecuaciones de Lotka y Volterra (Hairston et al., 1968; Wilbur, 1972; Neil, 1974; Smith, 1968; Brenchley, 1979). La diferencia entre los modelos lineales aditivos y el comportamiento de los sistemas multiespecíficos sirve de base para una nueva conceptualización: existen otras interacciones, aparte de las conocidas de competencia, depredación, mutualismo (Brown y Weis, 1995; Worthwen y Moore, 1991; Bender y Case, 1981). Estas interacciones corresponden a dos conceptos que tienen una definición muy cercana: los efectos indirectos y las interacciones de alto orden (IAO). Indudablemente importantes desde el punto de vista teórico y empíricamente interesante. (Kareiva, et al. 1994).

Dado que las IAO y los efectos indirectos modifican a un sistema de relaciones entre especies, estos términos aunque diferentes continuamente aparecen en la literatura como sinónimos. Un efecto indirecto ocurre cuando el resultado final

de una interacción directa entre dos especies se altera por efecto de una tercera especie. Por ejemplo, un dominante competitivo, puede llegar a no serlo debido a la interferencia de un depredador que lo prefiere frente a las demás especies que compiten (Paine, 1966; Lubchenco, 1978; Morin et al., 1988, 1981; Miller, 1994; Brown y Weis, 1995). Por otra parte, una interacción de alto orden ocurre cuando una especie afecta la naturaleza de la interacción entre otras dos sin que se altere el resultado final de las primeras dos especies en términos de dominante competitivo, pero sí, en cuanto a sus abundancias (Abrahams, 1983; Worthen y Moore, 1991). Billick y Case (1994) explican que es por esta razón que estos dos términos se han utilizado indistintamente de una manera inadecuada, si bien, una interacción de alto orden modifica la intensidad de los coeficientes de competencia y/o depredación; los efectos indirectos alteran el resultado final de las relaciones. Una diferencia importante entre efectos indirectos e interacciones de alto orden, sin embargo, es que éstas últimas pueden actuar en varias direcciones, anulándose unas y otras haciendo parecer que las relaciones entre especies son directas, lo cual es conceptualmente falso, si es que solamente se observan las abundancias de los componentes de la comunidad (Worthen y Moore, 1991).

Las interacciones de alto orden están en desventaja en cuanto al número de estudios enfocados a explicarlas en comparación con los efectos indirectos que

cuentan con una basta producción de trabajos empíricos, experimentales y teóricos. Desde los años 70's y los 80's un buen número de investigaciones se enfocan a explicar cuales son los mecanismos que operan en los efectos indirectos, en que casos se presentan y como se pueden detectar; incluso se ha llegado a determinar que más de un 80% de la estructura de la comunidad es debida a este tipo de efectos (Kareiva 1994). Por lo anterior, las interacciones de alto orden son un fenómeno que ha pasado más inadvertido que las relaciones directas y los efectos indirectos, pues las confusiones de significado del concepto, de experimentación y de modelación matemática han sobrepasado los intentos de los ecólogos.

En la actualidad frente a la exigencia de administrar los recursos naturales bajo los principios de uso, protección y conservación es necesario proponer estrategias teóricamente consistentes y con un alto grado de realismo para que las decisiones de manejo puedan llevarse a cabo, garantizando la permanencia de los bienes de la naturaleza para futuras generaciones.

2.2 Los Modelos Para Probar las Interacciones de Alto Orden.

Con la finalidad de encontrar una expresión que generalice el fenómeno de interacciones de alto orden en sistemas multiespecíficos, a continuación se

presentan los diferentes modelos propuestos (Pomerantz, 1981; Bender et. al, 1984; Gilpin et. al, 1986; Morin et. al, 1988; Worthen and Moore, 1991 ; Schoener, 1993). Todos estos basados en modelos de crecimiento poblacional:

$$N_t = N_0 e^{-rt} (1 - N_t/k) \dots\dots\dots(1)$$

Según Billick y Case (1994), el término "interacciones de alto orden" se ha utilizado en tres sentidos distintos: El primero, se refiere a cualquier interacción no aditiva que tiene efectos en la tasa de incremento *per capita* de una especie (Vandermeer, 1969; Case y Bender, 1981; Roughgarden y Diamond, 1986).

El segundo, describe los cambios funcionales en la interacción de dos especies causado por una tercera especie, los cuales no pueden ser extrapolados de una sola especie o de dos especies aisladas a la comunidad completa (Wootton 1993).

Por último, el tercero que describe como las especies interactúan en pares a través de observaciones empíricas, y al no poder predecir la trayectoria de la comunidad completa, con base a dichas observaciones, se toma como

evidencia de interacciones de alto orden. (Levine, 1976; MacArthur, 1972; Abrams, 1986; Morin et al., 1988 y Wilbur y Fauth, 1990).

2.2.1 Modelo Aditivo

El modelo de Case y Bender (1981) es completamente general, ya que no hace supuestos acerca de las interacciones intra e interespecíficas que afectan el crecimiento, excepto al decir que la adición de especies afecta la tasa de crecimiento *per capita*. No obstante, uno puede imaginar situaciones, especialmente en poblaciones abiertas, en las que los procesos de crecimiento se reflejan directamente en la tasa *per capita*. El número de individuos que inmigran a una población local no tiene relación alguna en el contexto de interacciones con el número que existía antes. En otras palabras, lo que surge como interacción de alto orden en el modelo de Case y Bender puede no serlo si modela con base a la tasa de crecimiento *per capita* independientemente de la densidad poblacional. Esta densodependencia del modelo puede mantenerse bajo control si al diseñar el experimento, se toman las debidas precauciones; como mantener las poblaciones cerradas a la migración y evitando la falta de alimento (Salceda y Gallo, 1984).

El modelo propuesto por Case y Bender (1981) y Rougharden y Diamond (1986) el cual parte de una expresión para el crecimiento poblacional de las especies en una comunidad cerrada a la inmigración y emigración se representa como sigue:

$$DN_1(N_1, N_2, N_3)/N_1 = f_1(N_1) + g_1(N_2) + h_1(N_3) \quad (2)$$

$$DN_2(N_1, N_2, N_3)/N_2 = f_2(N_1) + g_2(N_2) + h_2(N_3) \quad (3)$$

$$DN_3(N_1, N_2, N_3)/N_3 = f_3(N_1) + g_3(N_2) + h_3(N_3) \quad (4)$$

Donde:

N_i = tamaño de la población de la i -ésima especie

DN = Diferencial en tiempo dN/dt

f_i , g_i , h_i , denotan que las funciones son dependientes del tamaño de las poblaciones dentro de los paréntesis.

Este primer modelo de interacciones de alto orden implica que las densidades de cada especie en la comunidad tienen efectos independientes sobre cada una de las tasas de crecimiento *per capita* de las otras. Así, esos efectos separados, representados por las funciones f , g , y h son aditivas; el efecto total de todas las especies sobre la tasa de crecimiento *per capita* de una especie particular puede ser descompuesta en la suma de términos separados de especies solas, como en las expresiones 2 a 4.

Otros como Vandermeer (1969), Levine (1976), y Pometrantz (1981) utilizaron el mismo concepto, pero definieron las interacciones de alto orden explícitamente a partir de términos de Volterra-Lotka las cuales son un subconjunto de expresiones que tienen la forma de las ecuaciones 2,3,4.

2.2.2 Modelo multiplicativo.

Este modelo fué usado por Wootton (1993, 1994) para detectar interacciones de alto orden, involucrando densidades finales multiplicativas en lugar de aditivas. La igualdad que se usa es:

$$N_{if}(a,b,c) \cdot [N_{if}(a,0,0)] = [N_{if}(a,b,0)] \cdot [N_{if}(a,0,c)] \quad (5)$$

Donde:

N_{if} = Densidad de la especie 1 en algún momento final f.

a,b,c = indican la presencia de la especie de la cual depende la especie focal.

En el contexto usado por Wootton (1993), una interacción de alto orden es aquella que ocurre siempre que una especie afecta la naturaleza de una interacción directa entre otras dos especies. Esta concepción está

restringida a interacciones que envuelven al menos tres especies. Wootton, (1993) etiqueta este fenómeno como una "modificación de la interacción". Entonces, la competencia de interferencia y la depredación son interacciones directas, en tanto que la competencia de explotación no lo es.

Las modificaciones a las interacciones tienen varias implicaciones importantes para entender la dinámica de la comunidad. Por definición, la presencia de modificaciones en las interacciones, los coeficientes utilizados para medir la interacción, en experimentos que involucran un conjunto de especies, no podrían cambiar cuando se adiciona una especie. Entonces, las observaciones basadas entre pares de especies son insuficientes para predecir la dinámica de la trayectoria de la comunidad. También, una comunidad que presenta modificadores de las interacciones se puede modelar con términos matemáticos que involucren tres especies de una manera no aditiva. Entonces, una modificación en las interacciones necesariamente implica términos no aditivos en tales interacciones *per capita* que deben considerarse cuando la comunidad se modela.

2.3 Pruebas para detectar las IAO.

Consideremos una comunidad con tres especies, aunque el análisis se

puede ser generalizar a una comunidad de n especies.

En una comunidad de tres especies donde las interacciones de alto orden no estan presentes la tasa instantánea de cambio *per capita* para una especie focal se puede modelar como en las ecuaciones 2-4. Case y Bender (1981) muestran que si las ecuaciones 2-4 se cumplen, no existen interacciones de alto orden.

Debido a que la prueba esta expresada en tasa de crecimiento en lugar de densidades en equilibrio, esta prueba no requiere que la dinámica de la comunidad se establezca o se aproxime al equilibrio.

Para detectar las interacciones de alto orden que involucran a las tres especies, se mide experimentalmente la tasa de crecimiento per capita de una especie focal. Si tal interacción de alto orden esta presente, entonces el sistema se puede modelar como sigue:

$$DN_1/N_1 = f_1(N_1) + g_1(N_1, N_2) + h_1(N_1, N_3) \quad (6)$$

$$DN_2/N_2 = f_2(N_2) + g_2(N_1, N_2) + h_1(N_1, N_3) \quad (7)$$

$$DN_3/N_3 = f_3(N_3) + g_3(N_1, N_3) + h_3(N_2, N_3) \quad (8)$$

Donde:

N_i = tamaño de la población de la i -ésima especie

DN = Diferencial en tiempo dN/dt

f_i , g_i , h_i , denotan que las funciones son dependientes del tamaño de las poblaciones dentro de los paréntesis.

Un diseño que combina las ecuaciones 6-8 predice que en ausencia de interacciones de alto orden la tasa de cambio de la especie 1 se expresa como:

$$DN_1(a,0,0)/a + DN_1(a,b,c)/a = DN_1(a,b,0)/a + DN_1(a,0,c)/a \quad (9)$$

Este procedimiento debe aplicarse para cada especie focal. Si la igualdad en la ecuación (9) (o igualdades correspondientes a las otras especies) no se cumplen estadísticamente, se interpreta como la presencia de interacciones de alto orden involucrando tres especies. Esta lógica puede extenderse a comunidades con "n" especies. Si están presentes interacciones de alto orden involucrando dos o más especies, podemos distinguir entre cuales pares está la interacción de alto orden, al basar el análisis en la igualdad que no se cumplió.

Wootton (1993;1994) usó una prueba para interacciones de alto orden que involucra densidades finales multiplicativas en lugar de tasas instantaneas de crecimiento aditivas. La igualdad que él usa es la siguiente:

$$[N_{1f}(a,b,c)].[N_{1f}(a,0,0)]=[N_{1f}(a,b,0)].[N_{1f}(a,0,c)] \quad (10)$$

Donde:

N_{1f} = indica la densidad de la especie 1 en algún tiempo final f.

Aquí se puede notar que los dos miembros de la expresión 10 no indican una relación, entre la tasa de crecimiento *per capita* de la especie 1 a varias configuraciones de densidad de las otras especies, sino una relación entre el tamaño de la población en un tiempo t. El modelo nulo para que no se presenten interacciones de alto orden en la ecuación 10 es una expresión multiplicativa en lugar de una expresión aditiva.

No obstante, Billick y Case, (1994) muestran que la prueba propuesta por la expresión 10 de Wootton es equivalente a la prueba de Case y Bender donde la tasa de crecimiento *per capita* es aditiva, derivando que el resultado para el sistema de las tres especies puede ser generalizado a una comunidad de "n" especies. Si no se encuentran presentes interacciones de

alto orden entre las tres especies, la tasa de crecimiento *per capita* de la especie focal puede ser escrita como en la ecuación 5:

$$DN_1/N_1 = f_1(N_1) + g_1(N_1, N_2) + h_1(N_1, N_3) \quad (11)$$

Donde:

N_i = tamaño de la población de la i -ésima especie

DN = Diferencial en tiempo dN/dt

f_i , g_i , h_i , denotan que las funciones son dependientes del tamaño de las poblaciones dentro de los paréntesis.

Las estimaciones de las tasas de crecimiento *per capita* se realizan con base a la densidad de una especie antes y después de un período de tiempo. Consideramos que el intervalo de tiempo sobre el cual se estima la tasa de crecimiento *per capita* tal que $f(N_1)$, $g(N_1, N_2)$ y $h(N_1, N_3)$ son constantes:

$$d_1 = f(N_1) \quad (12)$$

$$d_2 = g(N_1, N_2) \quad (13)$$

$$d_3 = h(N_1, N_3) \quad (14)$$

$g(N_1, N_2)$ y $h(N_1, N_3)$ serán constantes si las funciones son insensibles a cambios en las densidades poblacionales sobre el rango experimentado, o si las densidades de las especies 2 y 3 son constantes y no hay interacciones de alto orden presentes.

Al integrar la ecuación 11 y después de hacer las substituciones de las ecuaciones 12-14, nos queda como:

$$N_{1,f}(N_1, N_2, N_3) / N_{1,0}(N_1, N_2, N_3) = \exp[(d_1 + d_2 + d_3)(t_0 - t_f), \quad (15)$$

donde:

$N_{1,0}(N_1, N_2, N_3)$ y $N_{1,f}(N_1, N_2, N_3)$ representan las densidades de la especie 1, al inicio y al final del experimento respectivamente, en presencia de la especie 2 y 3 a un $\Delta t = (t_0 - t_f)$. Si la especie 2 esta ausente entonces tenemos:

$$d_2 = f_2(N_{1,0}) = 0$$

y subsecuentemente:

$$N_{1,f}(N_1, 0, N_3) / N_{1,0}(N_1, 0, N_3) = \exp[(d_1 + d_3)(t_0 - t_f),$$

del mismo modo, en ausencia de la especie 3

$$N_{1,f}(N_1, N_2, 0) / N_{1,0}(N_1, N_2, 0) = \exp[(d_1 + d_2)(t_0 - t_f)],$$

Ahora, en ausencia de las especies 2 y 3 tenemos:

$$N_{1,f}(N_{1,0,0}) / N_{1,0}(N_{1,0,0}) = \exp[(d_1)(t_0 - t_f)],$$

Por lo que directamente expresamos la ecuacion 15 como:

$$\begin{aligned} & [N_{1,f}(N_1, N_2, 0) / N_{1,0}(N_1, N_2, N_3)] \cdot [N_{1,f}(N_{1,0,0}) / N_{1,0}(N_{1,0,0})] = \\ & [N_{1,f}(N_1, 0, N_3) / N_{1,0}(N_1, 0, N_3)] \cdot [N_{1,f}(N_1, N_2, 0) / N_{1,0}(N_1, N_2, 0)] \quad (16) \end{aligned}$$

Si se supone que la densidad inicial de la especie 1 es la misma en todos los tratamientos, entonces la ecuación 16 se reduce a la ecuación 17:

$$[N_{1f}(N_1, N_2, N_3)] \cdot [N_{1f}(N_{1,0,0})] = [N_{1f}(N_1, 0, N_3)] \cdot [N_{1f}(N_1, N_2, 0)] \quad \dots (17)$$

Debido a que las tasas instantáneas de crecimiento se pueden estimar a partir de las densidades, el modelo de Case y Bender se aplica

apropiadamente cuando los logaritmos naturales de las densidades se estructuran de una manera aditiva. Dado que:

$dN_i/Nd_t = d \ln N/d_t$, y como el $\ln(AB) = \ln(A) + \ln(B)$; entonces:

$$\ln\left\{\frac{N_{1r}(N_1, N_2, N_3)}{N_{1,o}(N_1, N_2, N_3)}\right\} + \ln\left\{\frac{N_{1r}(N_1, 0, 0)}{N_{1,o}(N_1, 0, 0)}\right\} =$$

$$\ln\left\{\left[\frac{N_{1r}(N_1, 0, N_3)}{N_{1,o}(N_1, 0, N_3)}\right] + \ln\left\{\left[\frac{N_{1r}(N_1, N_2, 0)}{N_{1,o}(N_1, N_2, 0)}\right]\right\} \dots (18)$$

Estas dos pruebas son los dos lados de la misma moneda cuando el modelo dinámico tiene una tasa constante de crecimiento *per capita* en el intervalo de tiempo. El efecto total de la especie 2 o la especie 3 sobre la especie focal puede ser constante sobre un intervalo de tiempo en el que se hacen las medidas. Si esta suposición no se inválida, no solo las pruebas son equivalentes, sino que cualquiera de las dos se puede utilizar una en lugar de la otra.

2.4 Antecedentes del Uso Género *Drosophila* en interacciones de especies

La exploración experimental de aspectos de la dinámica poblacional de las especies, tales como las interacciones de alto orden, puede realizarse con comunidades que permitan la observación de varias generaciones en corto tiempo. Tal es el caso de los sistemas multiespecíficos del género *Drosophila* (Worthen y Moore, 1991; Getz, 1996).

El género *Drosophila* contiene alrededor 2000 especies diferentes de las cuales solo seis se han reportado u observado en el municipio de Ensenada (Salceda, Comunicación Personal).

Los organismos del género *Drosophila* (figura 1) presentan un ciclo vital con duración de nueve a diez días bajo condiciones óptimas de laboratorio a 25 grados centígrados. A lo largo del ciclo se distinguen 4 etapas: huevo, larva, pupa y adulto o imago (figura 2). Una vez que la hembra ha depositado sus huevos en el medio, toma lugar el desarrollo embrionario, finalizando 24 horas más tarde. Después de la etapa de huevo, emerge la larva, la cual se alimenta vorazmente. Esta sufre dos mudas, lo que la hace pasar por tres estadios, terminando esta etapa 4 o 5 días después con la formación de la pupa. La metamorfosis ocurre durante la etapa de pupa, en tres o cuatro días (figura 3). Posteriormente, emerge el imago o adulto, cuya diferenciación sexual puede realizarse con relativa facilidad (Salceda y Gallo 1984).

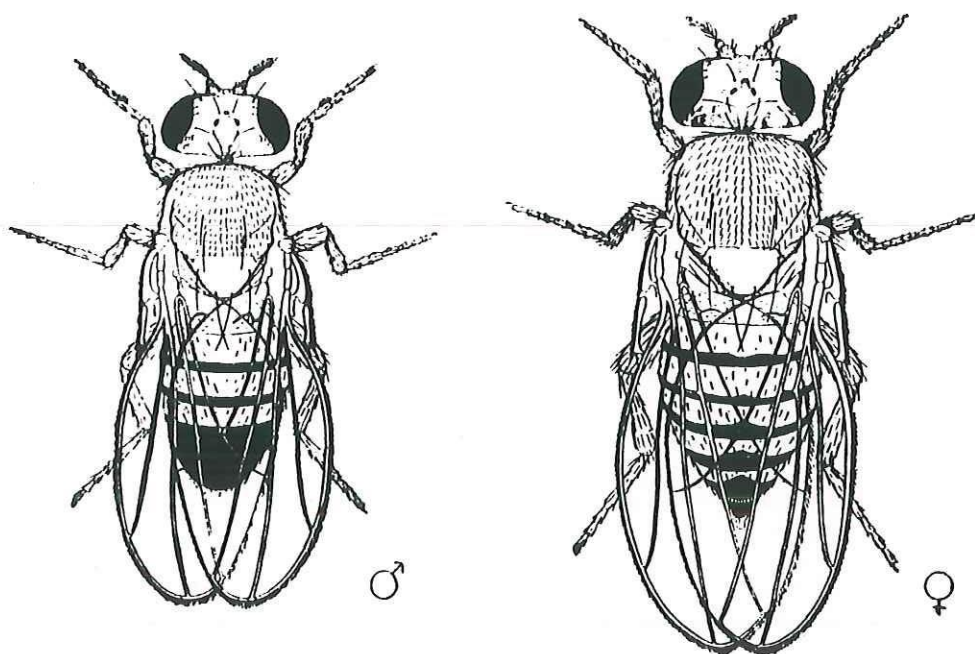


Figura 1. Diagrama que muestra la morfología de los organismos hembra y macho del género *Drosophila*

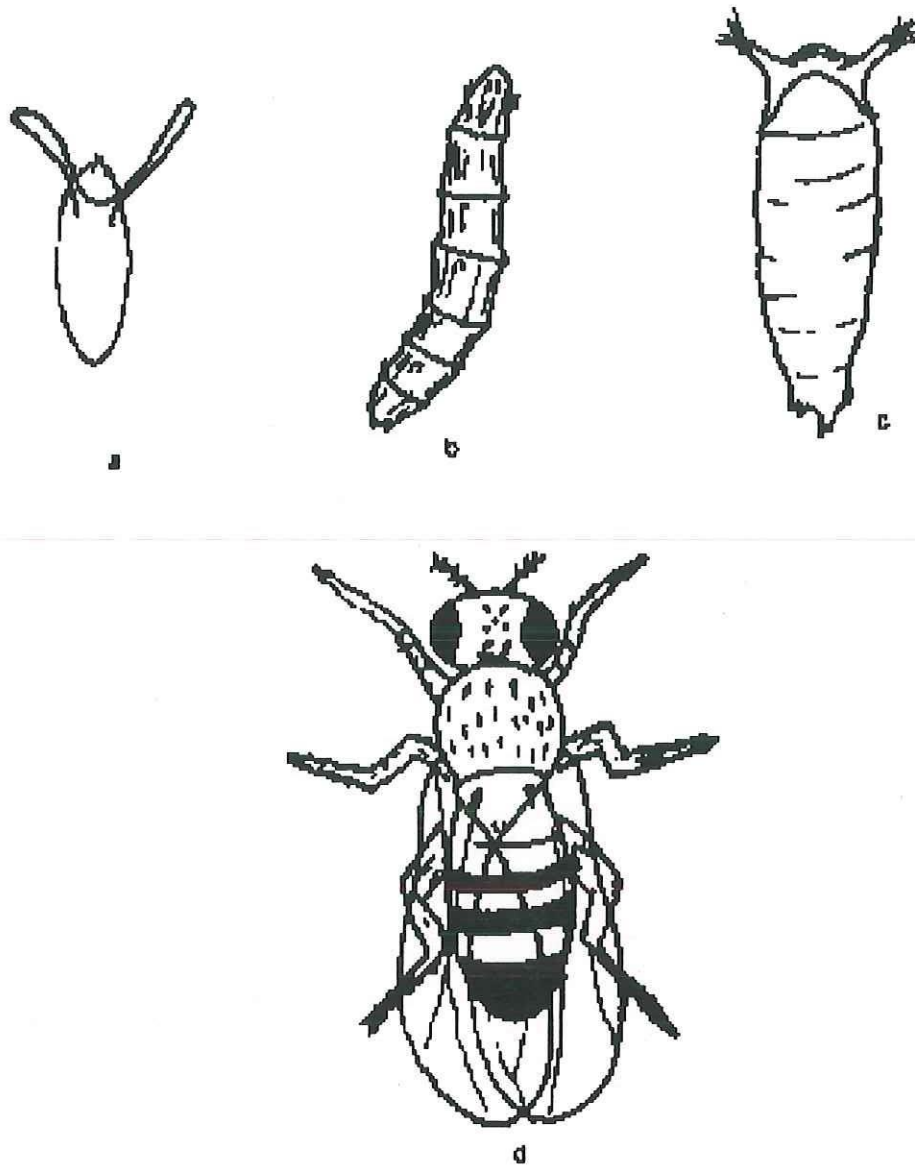


Figura 2. Diagrama que muestra los diferentes estadios de desarrollo de organismos del género *Drosophila*.

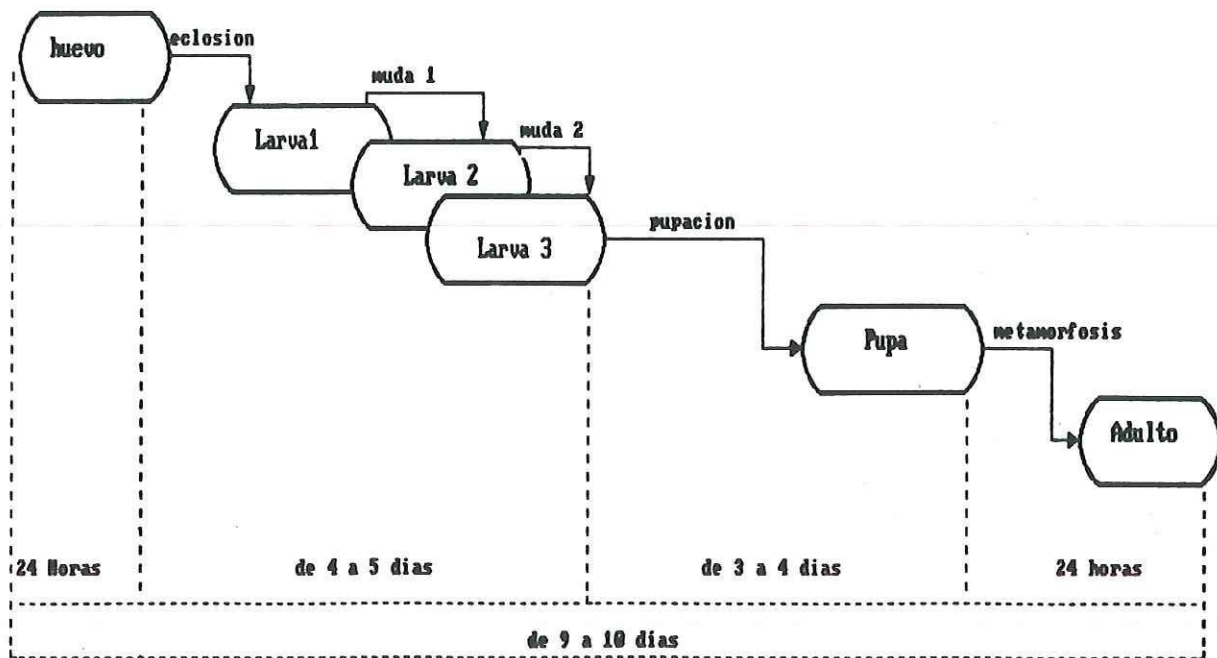


Figura 3. Diagrama que muestra el ciclo vital de los organismos del género *Drosophila*.

III. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

Con base a lo anteriormente señalado, el presente trabajo se enfoca a partir de las preguntas que se exponen a continuación:

- 1.- ¿Cuáles características de los modelos usados para detectar interacciones de alto orden se deben estimar?
- 2.- ¿Cual es la variable o variables de respuesta que deben medirse experimentalmente, para que los modelos usados en la detección de interacciones de alto orden, sean biológicamente válidos?
- 3.- ¿Qué escenarios experimentales son los adecuados para evaluar las interacciones de alto orden?
- 4.- ¿Qué tipo de pruebas estadísticas son adecuadas para resolver la significancia de las interacciones de alto orden?

El presente trabajo se propone explorar el efecto de las interacciones de alto orden sobre la dinámica del crecimiento poblacional de las especies de un

sistema multiespecífico. Para ello, se utilizaron comunidades artificiales formadas por especies del género *Drosophila*, para observar experimentalmente las consecuencias teórico-prácticas de el fenómeno conocido como interacciones de alto orden, con la finalidad de deducir sus implicaciones en el manejo de recursos naturales renovables, cuando se tienen asociaciones multiespecíficas (Simberloff, y Stiling, 1996).

3.1 Objetivos.

3.1.1 Objetivo General.

Analizar el efecto de las interacciones de alto orden sobre la dinámica del crecimiento poblacional de las especies de un sistema multiespecífico, para proponer modelos de detección que faciliten la toma de decisiones en prácticas de manejo.

3.1.2 Objetivos Específicos.

1.- Definir un modelo experimental para describir la dinámica del crecimiento en poblaciones de sistemas multiespecíficos.

2.- Describir el crecimiento poblacional de las especies en un sistema multiespecífico.

3.- Comparar el crecimiento de las poblaciones bajo la presencia de competidores en un sistema multiespecífico.

4.- Medir los cambios en los parámetros de crecimiento poblacional bajo diferentes escenarios de competencia.

5.- Usar los modelos estadísticos de detección de las interacciones de alto orden en una comunidad artificial

3.2 Hipótesis.

La presencia de interacciones de alto orden entre los componentes de un sistema multiespecífico del género *Drosophila* producen efectos multiplicativos sobre la dinámica del crecimiento poblacional de las especies de la comunidad.

IV. METODOS.

Los métodos que se utilizaron en el desarrollo de este trabajo, los cuales serán descritos en las secciones siguientes se dividen en dos fases principales: la primera comprende todo lo relacionado a los experimentos de laboratorio y la segunda involucra la caracterización del crecimiento poblacional utilizando modelos lineales generalizados (McCullagh y Nelder, 1989) como estrategia estadística para probar las interacciones de alto orden.

4.1 Experimentos de laboratorio.

Para obtener evidencia experimental de las interacciones de alto orden, se observó el desarrollo de una comunidad artificial compuesta por tres especies del género *Drosophila*: *Drosophila simulans*, *D. melanogaster* (cepa mutante *ebony*) y *D. nebulosa*, a través de censos semanales de la fracción adulta. Estas especies fueron elegidas con base a la similitud de sus ciclos vitales y a la relativa facilidad de distinguir las entre sí.

Con el fin de determinar la presencia y magnitud de estas interacciones se realizó un experimento de laboratorio el cual consistió de siete tratamientos con tres réplicas cada uno. En los primeros tres tratamientos, se observó el

crecimiento poblacional de la fracción adulta de cada una de las tres especies en viales por separado, a los cuales se les denominó "experimentos de las especies aisladas". Otros tres tratamientos se construyeron colocando en un mismo vial un par de especies, esto se repitió para cada uno de los posibles pares que resultaron de combinar las tres especies, denominándose a éstos "experimentos pares". El tratamiento denominado "experimento trio" se formó colocando en un vial las tres especies al mismo tiempo.

Con el fin de tener condiciones iniciales iguales en cuanto a densidad de individuos y proporción de sexos en todos los tratamientos, se prepararon de tal modo que se tuvieron siete tratamientos distintos, cada uno con tres réplicas, conteniendo 60 individuos en total y 50% de machos con 50% de hembras por vial al momento de iniciar el experimento.

En los experimentos de las especies "aisladas" colocaron las tres especies por separado, 30 machos y 30 hembras, en viales de cultivo de *Drosophila* con alimento estándar (Fórmula 24 de Carolina Biological Supply). De igual manera, para los "experimentos pares" se prepararon viales conteniendo todos los pares posibles de especies, con 15 hembras y 15 machos de cada especie en cada caso. Por último, para los "experimentos trios" prepararon viales con las tres especies a la vez, 10 hembras y 10 machos de

cada especie, de modo que en todos los tratamientos la densidad fué 60 individuos y la proporción de sexos de 50/50 al momento de iniciar el experimento. (figura 4) .

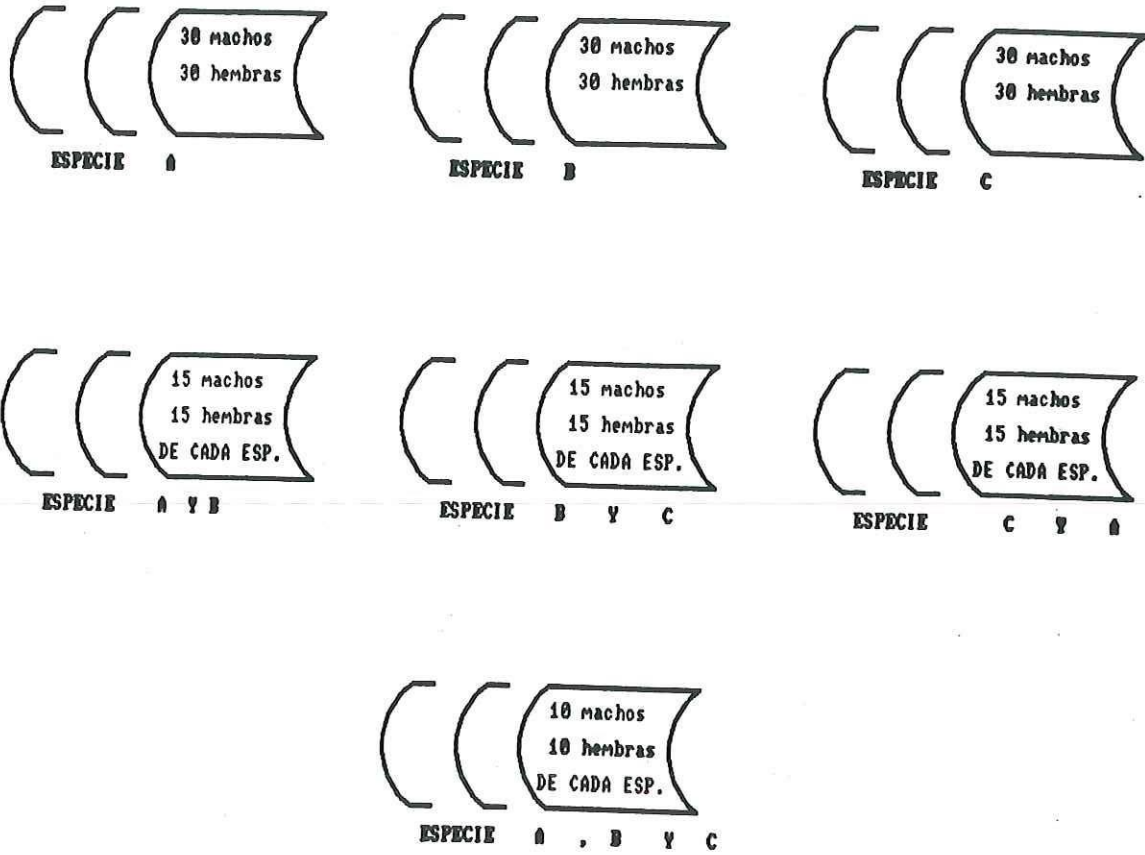


Figura 4. El esquema muestra la disposición de los diferentes tratamientos que constituyeron el experimento de laboratorio

A los siete días de iniciado el experimento, una vez que las moscas realizaron sus primeras puestas de huevos, se registró el número total de individuos adultos de cada especie en cada vial, colocando estos en un nuevo vial con alimento fresco. Siete días más tarde al emerger los individuos en los primeros viales se censaron, y se juntaron con los individuos adultos del primer vial llevándose a un nuevo tubo con alimento fresco, técnica conocida con el nombre de transferencia seriada. Este procedimiento se efectuó con todos los tratamientos y en todas las réplicas durante 10 semanas aproximadamente (figura 5).

La temperatura se mantuvo aproximadamente a 25 grados centígrados con la ayuda de un radiador eléctrico de calor tipo doméstico, llevándose un control diario de la misma por medio de un termómetro reversible.

El procedimiento anterior fué propuesto, con el fin de satisfacer tres requerimientos: mantener las condiciones ambientales físicas tan constantes como fuera posible; minimizar e igualar el manejo de los individuos en cada condición experimental y anular cualquier riesgo de pseudoreplicación (Hurlbert, 1984; Heffner et al., 1996).

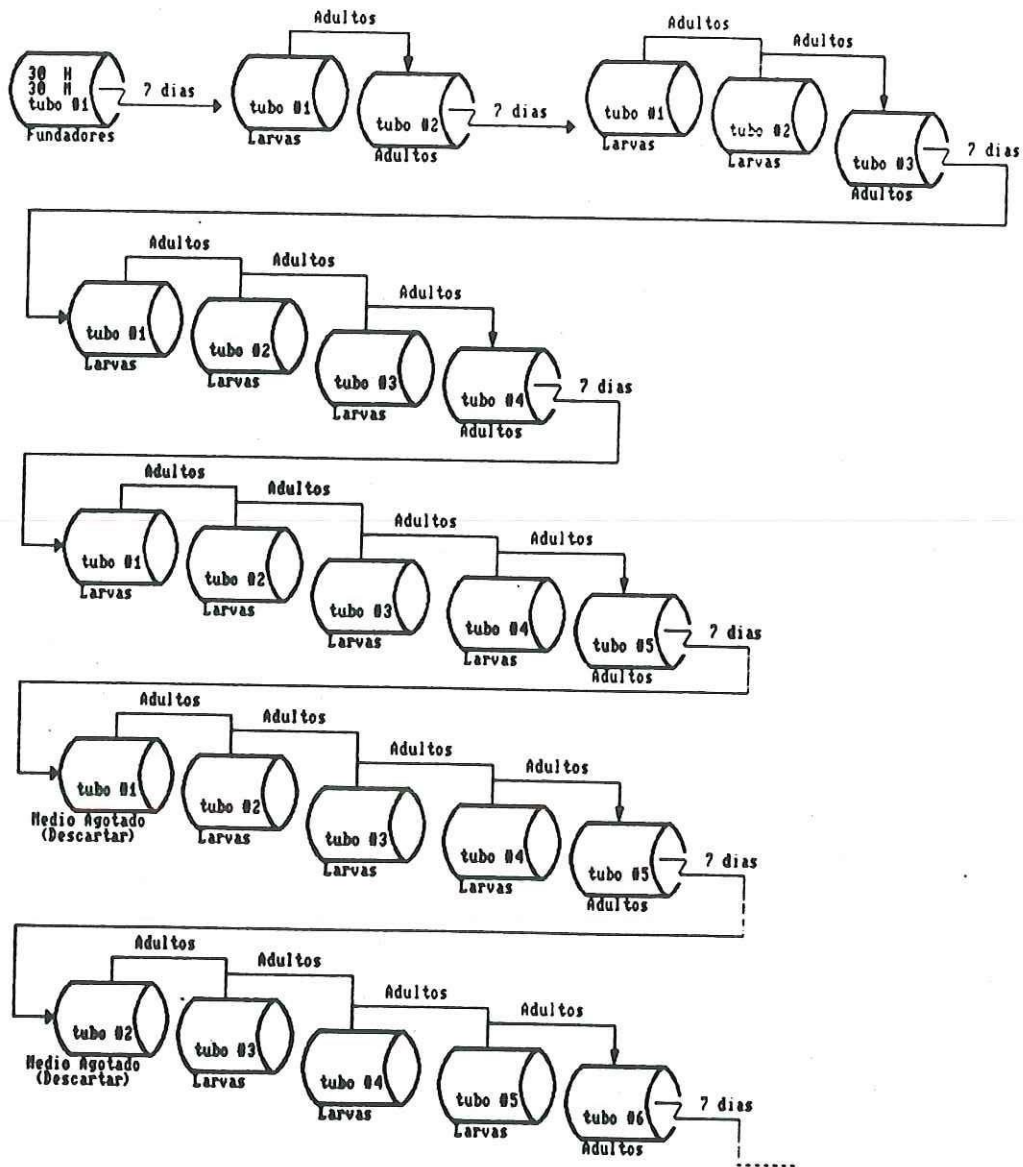


Figura 5. El esquema muestra el manejo en el laboratorio del material experimental.

4.1.1 Variables de respuesta.

La medición experimental de las variables de respuesta se llevó a cabo directamente de los censos semanales en los diferentes tratamientos. Para tal efecto, los individuos se anestesiaron con eter para posteriormente colocarlos en el microscopio estereoscópico y realizar los conteos, donde se obtuvieron las siguientes mediciones:

- a) $[n_{ijmt}]$ Número de individuos de la i -ésima especie en el j -ésimo estadio, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .
- b) $[N_{imt}]$ Número de individuos en la población de la i -ésima especie, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .
- c) $[p_{aijmt}]$ Proporción de individuos machos de la i -ésima especie en el j -ésimo estadio, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .
- d) $[p_{bijmt}]$ Proporción de individuos hembra de la i -ésima especie en el j -ésimo estadio, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .

e) $[p_{bimt}]$ Número de individuos producidos por individuo de la i -ésima especie, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .

f) $[d_{imt}]$ Número de individuos muertos de la i -ésima especie, bajo la m -ésima condición de competencia en el tiempo t .

4.2.3 Pruebas de Significación para Interacciones de Alto Orden.

Algunos autores (Morin et al., 1988; Wilbur y Fauth, 1990; Worthen y Moore, 1991) prefieren usar el análisis de varianza (ANOVA) para analizar sus datos, cuando usan la tasa de crecimiento *per capita* como variable de respuesta.

Las igualdades en las ecuaciones para probar interacciones de alto orden se contrastan usando un estadístico t . En esta prueba, la suma de las medias de los tratamientos son aditivas como en la expresión 19, suponiendo que no hay correlación entre la variable de respuesta en los tratamientos y que las varianzas son aditivas tenemos:

$$[(Y_1 + Y_{123}) - (Y_{12} + Y_{13})] / [1/n(s^2_1 + s^2_{123} + s^2_{12} + s^2_{13})] \dots\dots\dots (19)$$

Donde:

Y_1 , Y_{123} , Y_{12} , Y_{13} ; representan las medias de las tasas de crecimiento *per capita* de la especie focal bajo el tratamiento, incluyendo solamente las especies focales (especie 1) la especie 1 y 2, la especie 1 y 3 y las especies 1,2 y 3 juntas respectivamente; s^2 representa la varianza.

Cuando se analizan tales datos usando ANOVA, se aplica un ANOVA de dos vías para determinar si la interacción es significativa entre los dos tratamientos (dos especies) sobre la variable control (la tasa de crecimiento *per capita* de la especie focal a una densidad dada). Como es bien conocido, una prueba *t* para probar diferencias significativas entre dos medias, es equivalente a un ANOVA de una vía con un grado de libertad (Sokal y Rohlf, 1981). Esto también puede mostrar que la prueba *t* de la ecuación (9) es equivalente a un ANOVA de dos vías con un grado de libertad.

Se aplicó la técnica de modelos lineales generalizados para probar las interacciones directas, así como las interacciones de alto orden entre las especies utilizadas en el experimento. Para esto, se calcularon las tasas reproductivas y la capacidad de carga máxima de cada especie en cada escenario de competencia y para cada réplica, usando el logaritmo natural de la

densidad poblacional como variable dependiente, contra el tiempo en semanas como la variable independiente (Rabinovich, 1980).

Una vez determinados los parámetros poblacionales para cada especie y para cada escenario de competencia, se identificó como variable de respuesta la tasa reproductiva de cada especie y como variable explicatoria las condiciones experimentales, también denominado "escenario de competencia" el cual se caracterizó como una variable "dummy" (Everitt y Dunn, 1991).

Con los datos arriba indicados, se calcularon los parámetros de los modelos lineales generalizados para cada especie focal, usando el paquete de computo S-Plus (versión 3.3).

V. RESULTADOS

Para una mejor comprensión de los resultados que se muestran a continuación, la presente sección se dividió en dos partes. La primera contiene todo lo referente al análisis exploratorio de datos; la segunda corresponde al análisis confirmatorio, donde se presentan los resultados de los modelos para detectar las interacciones de alto orden, en el multiplicativo, y con los modelos lineales generalizados.

Con la finalidad de facilitar la interpretación de la información, en los resultados que a continuación se presentan, en lo sucesivo, la especie *Drosophila nebulosa* se identificará con la letra "A"; *Drosophila simulans* con "B" y *Drosophila melanogaster* (cepa mutante ebony) con "C".

5.1 Análisis Exploratorio.

Como se aprecia en la figura 6, la especie A alcanza densidades de 800 individuos en solo ocho semanas, cuando se encuentra sin presión de competencia (6a); en cambio, cuando está compitiendo en pares sencillos, logra crecer hasta 100-150 individuos en 5 semanas en competencia con *D. melanogaster* (cepa mutante ebony) y, solamente entre 50 y 70 individuos

cuando compite con *D.simulans*; después de transcurridas ocho semanas ha sucumbido en los dos escenarios. Cuando se encuentra compitiendo con las dos especies a la vez, (6d) *Drosophila nebulosa* no se desarrolla más allá de 10 a 15 individuos. desapareciendo casi totalmente después de ocho semanas.

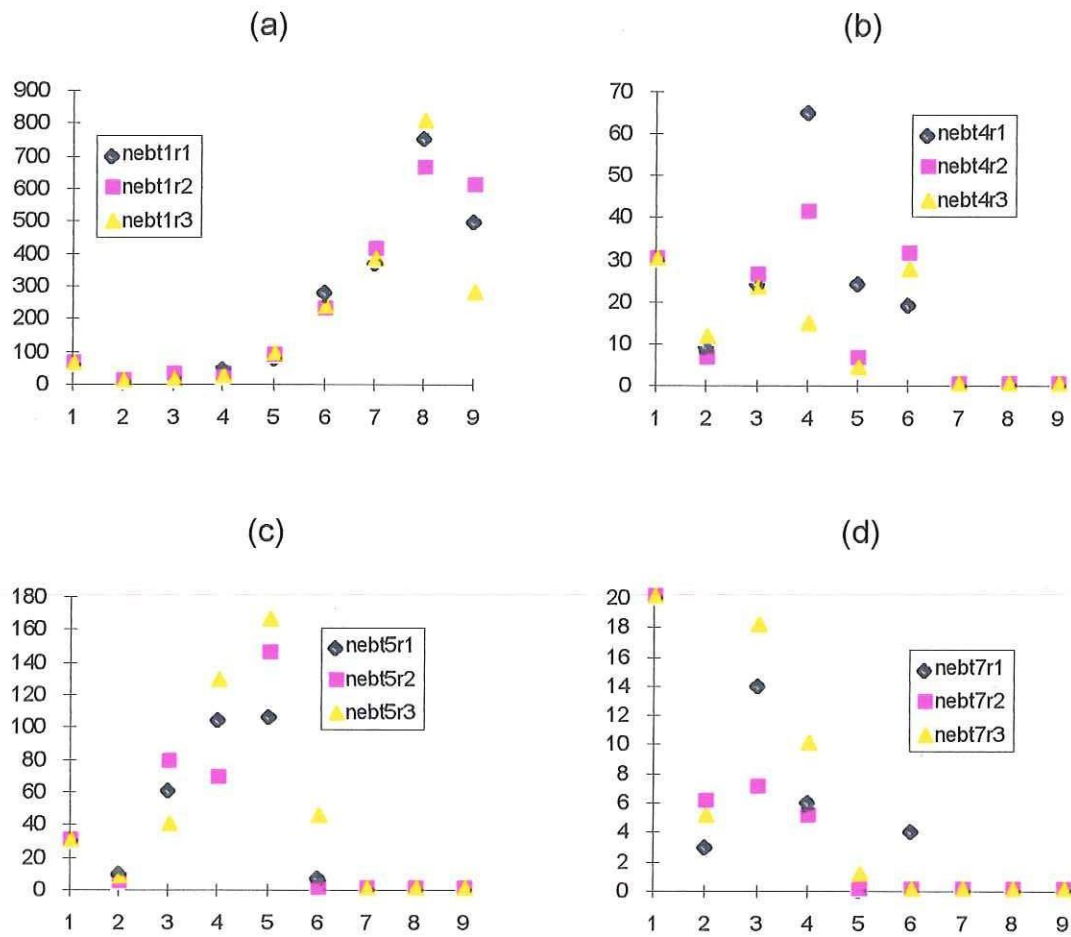


Figura 6. Las gráficas indican en el eje vertical el número de individuos y en el horizontal el tiempo en semanas, y representan el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie A, *Drosophila nebulosa*, en sus diferentes escenarios de competencia, (a)cultivo puro, (b)con *D.simulans*, (c)con *D. melanogaster*(cepa mutante ebony); (d)con *D.simulans* y *D. melanogaster*(cepa mutante ebony). Cada color corresponde a una réplica.

En lo que respecta a *D.simulans*, (figura 7), en los cultivos donde se encuentra sin presión de competencia, para la séptima semana ya están a densidades de 400 a 700 individuos. En los escenarios de competencia pares, su desempeño no se observa diferente (7b y 7c), del mismo modo, en el escenario donde se encuentran las tres especies juntas, el crecimiento de las tres réplicas de *D.simulans* (7d), no se percibe distinto al crecimiento en los cultivos puros.

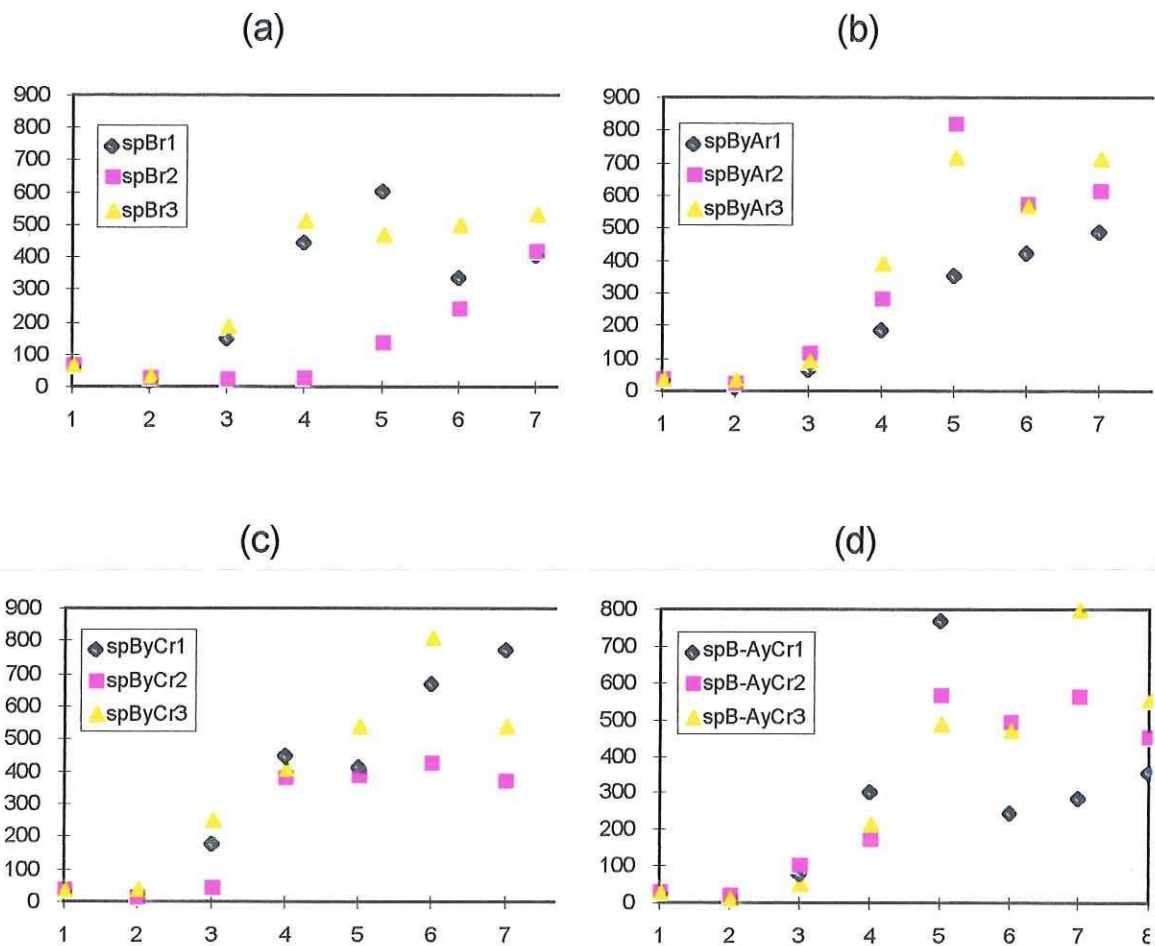


Figura 7. Las gráficas indican en el eje vertical el número de individuos y en el horizontal el tiempo en semanas, y representan el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie B, *Drosophila simulans*, en sus diferentes escenarios de competencia, (a)cultivo puro, (b)con *D. nebulosa*, (c)con *D. melanogaster*(cepa mutante ebony); (d)con *D. nebulosa* y *D. melanogaster*(cepa mutante ebony). Cada color corresponde a una réplica.

Con relación a *D. melanogaster* (cepa mutante ebony), (figura 8), se puede apreciar que en los cultivos puros (8a), las tres réplicas alcanzan densidades de 700 a 1000 individuos en las primeras seis semanas del experimento. Cuando se encuentra en situación de competencia con *D. nebulosa*, (8b), no se observa cambio notable en la gráfica de crecimiento, no obstante, cuando compite con *D. simulans*, sus densidades no rebasan los 350 individuos (8c) y a la séptima semana sus densidades son tan bajas como 50 individuos en algunas réplicas. Cuando se encuentra compitiendo con las dos especies a la vez (8d), la gráfica de crecimiento de *D. melanogaster* alcanza cerca de 800 individuos en la réplica 3 no obstante las otras dos réplicas se mantienen a densidades de 100 individuos para la séptima semana.

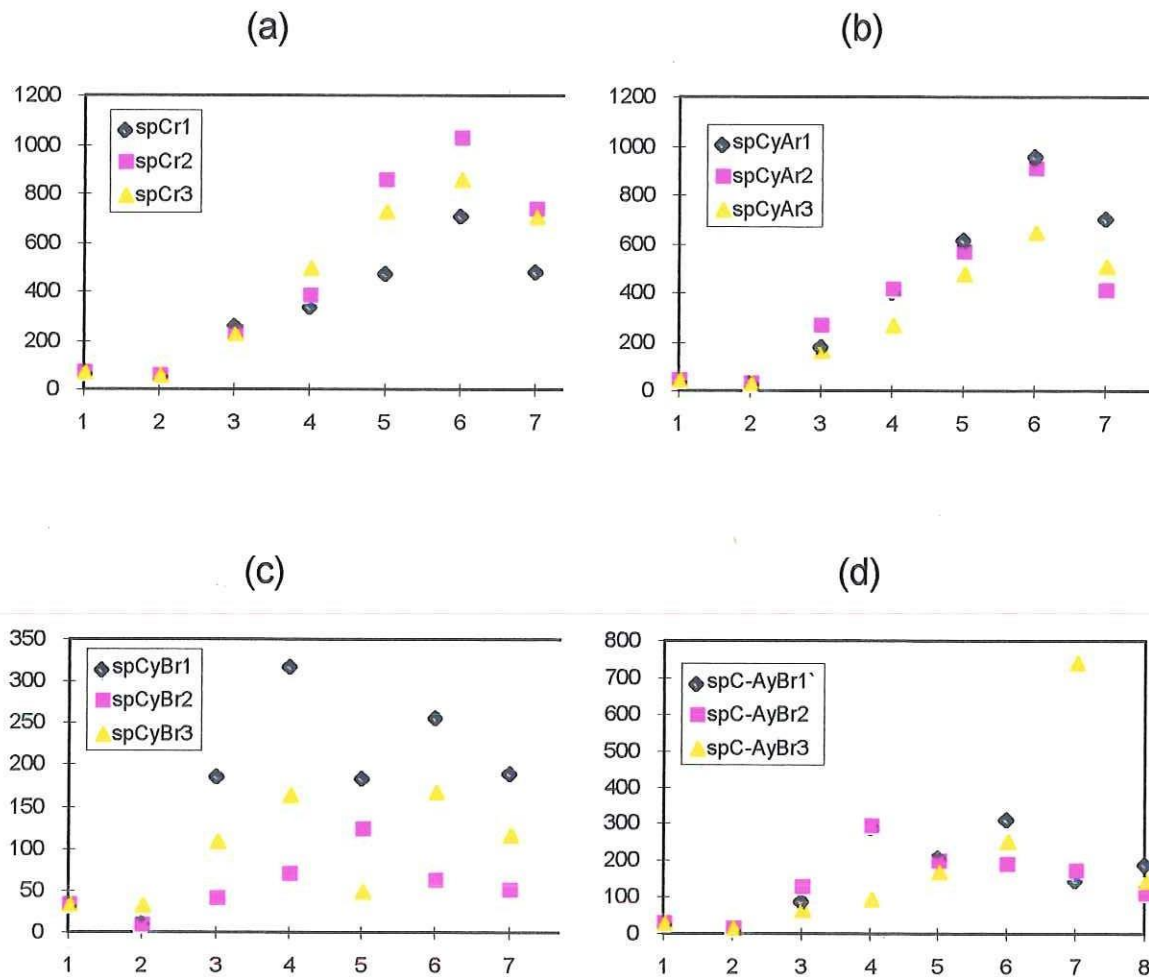


Figura 8. Las gráficas indican en el eje vertical el número de individuos y en el horizontal el tiempo en semanas, y representan el desarrollo de las tres réplicas de las poblaciones de la especie *C. Drosophila melanogaster* (cepa mutante ebony)(cepa mutante ebony), en sus diferentes escenarios de competencia, (a)cultivo puro, (b)con *D. nebulosa*, (c)con *D.simulans* ; (d)con *D. nebulosa* y *D.simulans*. Cada color corresponde a una réplica.

Para determinar los parámetros poblacionales en los diferentes escenarios de competencia para cada especie, se realizaron una serie de análisis de regresión lineal usando como variable de respuesta el logaritmo natural de las densidades de la fase de crecimiento rápido, de la segunda a la séptima semanas, y como variable explicatoria al tiempo en semanas, siguiendo la teoría de Peal-Verhust. Dichos parámetros se concentran en la tabla 1. En ella puede notarse que la especie con una capacidad de carga más grande es *Drosophila melanogaster* (cepa mutante ebony), siguiéndole *D. nebulosa* y por último *D.simulans*:

$$K_C > K_A > K_B$$

En lo que respecta a la tasa de crecimiento de las especies en cultivos puros, es *D. nebulosa* quien tiene una tasa de crecimiento mayor, le sigue *D. melanogaster* (cepa mutante ebony) y por último *D.simulans*.

$$r_A > r_C > r_B$$

En los escenarios pares y en los tríos, en general la relación que se aprecia en cuanto a las tasas de crecimiento per capita es:

$$r_B > r_C > r_A$$

Con estos mismos parámetros se estimaron las curvas de crecimiento que se presentan en las gráficas de la figura 9.

Tabla I. Muestra los parámetros poblacionales, tasa reproductiva per capita y capacidad de carga máxima evaluados a partir de los censos las poblaciones de las diferentes especies en los diversos escenarios de competencia.

Especie	Cap. de Carga K	r (aislada)	r (par)	r (par)	r (trio)
A	605	solo A 2.645	con B -0.613	con C -0.328	con B y C 0.781
B	562	solo B 1.647	con A 2.002	con C 1.597	con A y C 1.681
C	726	solo C 1.810	con A 1.850	con B 0.703	con A y B 0.925

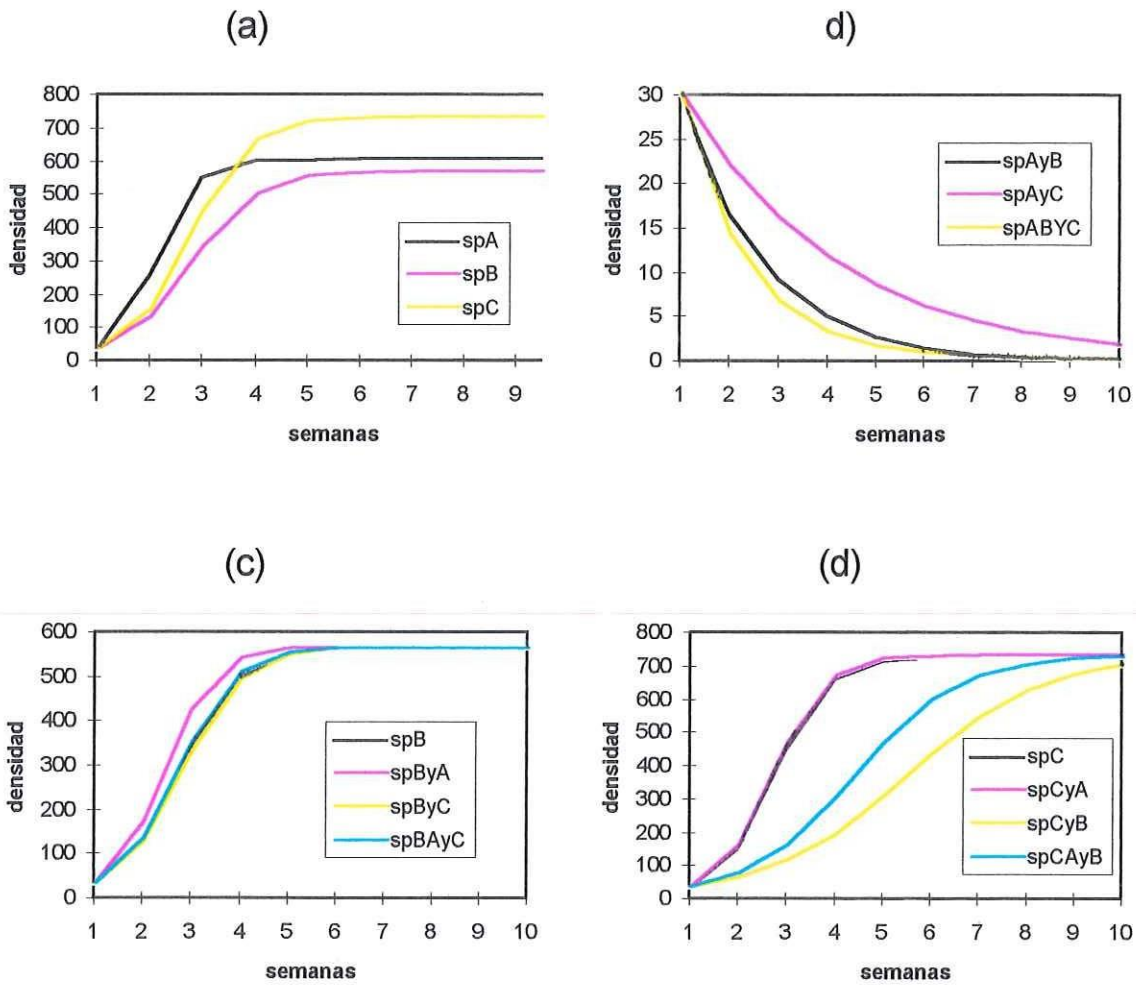


Figura 9. Las gráficas indican en el eje vertical el número de individuos y en el horizontal el tiempo en semanas, y representan las curvas de crecimiento estimadas a partir de los parámetros de la tabla 1. (Ia) curvas de crecimiento de las especies A, B y C en cultivos puros. (Ib) curvas de crecimiento en los diferentes escenarios de competencia para la especie A. (Ic) curvas de crecimiento de la especie B en los diferentes escenarios de competencia. (Id) curvas de crecimiento de la especie C en sus diferentes escenarios de competencia.

4.2 Análisis Confirmatorio.

4.2.1 Modelo Multiplicativo:

El modelo descrito por Case y Bender (1981), simplificado por Adler y Morris (1994), puede expresarse como:

$$\begin{array}{l} \text{(Tasa de} \\ \text{crecimiento} \\ \text{de la} \\ \text{especie A en} \\ \text{competencia} \\ \text{con B y C)} \end{array} = \begin{array}{l} \text{(Tasa de} \\ \text{crecimiento} \\ \text{de la} \\ \text{especie A en} \\ \text{competencia} \\ \text{con B)} \end{array} + \begin{array}{l} \text{(Tasa de} \\ \text{crecimiento} \\ \text{de la} \\ \text{especie A en} \\ \text{competencia} \\ \text{con C)} \end{array} - \begin{array}{l} \text{(Tasa de} \\ \text{crecimiento} \\ \text{de la} \\ \text{especie A sin} \\ \text{competencia)} \end{array}$$

Bajo el supuesto de que la diferencia significativa mediante la prueba t de student de ambos lados de la igualdad anterior es una evidencia de la presencia de interacciones de alto orden, a continuación se presentan los resultados obtenidos mediante esta prueba usando las tres réplicas del experimento:

Tabla II. indicando el resultado de la prueba de detección con base al estadístico t de student.

Espece Focal	Promedio del lado izquierdo	Promedio del lado derecho	Estadistico de prueba tc	Resultado de la prueba
A	-2.07023	0.191112	-5.06184	con diferencias significativas
B	1.68168	1.30032	1.4482	sin diferencias significativas
C	2.76464	3.21725	-0.8225967	sin diferencias significativas

La tabla nos indica que existen interacciones de alto orden que afectan a la especie focal A; además muestra que no existen interacciones de alto orden sobre la especie B, ni sobre la especie C.

4.2.2 Modelos Lineales Generalizados:

El modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento per capita para la especie A es:

$$r_A = 2.64 - 3.09_{\text{efectoB}} - 2.97_{\text{efectoC}} - 3.27_{\text{efectoByC}}$$

Tabla II. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie A con sus respectivas pruebas de significación

Intercepto	Valor	Error de Estimación	Valor de t
Aislada	2.64	0.23	11.23
efecto B	-3.09	0.33	-9.26
efecto C	-2.97	0.33	-8.92
efecto ByC	-3.27	0.33	-9.83

Deviance nula = 23.28 con 11 grados de libertad

Deviance Residual = 1.34 con 8 grados de libertad

Tabla III. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal A.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	Cuadros medios	F calculado	F en tablas	Significancia
efecto de sp. B	2.27	1	2.27	13.25	7.57	**
efecto de sp. C	3.56	1	3.56	20.94	7.57	***
efecto de sp ByC	16.10	1	16.10	94.71	7.57	*****
Residual	1.33	8	0.17			

La tasa de crecimiento de la especie A disminuye 3.09 unidades de tasa reproductiva al interactuar con la especie B; 2.97 unidades al interactuar con la especie C y 3.27 unidades al interactuar con la especie B y C al mismo tiempo, siendo todos estos efectos significativos según se muestra en la tabla III; de donde se desprende que la competencia directa de la especie B y C sobre la especie A son significativas, además, existe una interacción de alto orden de las especies B y C sobre la especie focal A.

El modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento per capita para la especie B es:

$$r_B = 1.64 + 0.36_{\text{efectoA}} - 0.056_{\text{efectoC}} + 0.036_{\text{efectoAyC}}$$

Tabla IV. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie B con sus respectivas pruebas de significación

Intercepto	Valor	Error de Estimación	Valor de t
Aislada	1.64	0.13	12.7
efecto A	0.36	0.18	1.98
efecto C	-0.06	0.18	-0.31
efecto AyC	0.036	0.18	0.20

Deviance nula = 0.7144 con 11 grados de libertad
 Deviance Residual = 0.3986 con 8 grados de libertad

Tabla V. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal B.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	Cuadros medios	F calculado	F en tablas	Significancia
efecto de sp. A	0.30	1	0.30	6.03	7.57	n.s.
efecto de sp. C	0.01	1	0.01	0.2004	7.57	n.s.
efecto de sp AyC	0.002	1	0.002	0.04	7.57	n.s.
Residual	0.398	8	0.049			

El modelo indica que la tasa de crecimiento de la especie B aumenta 0.36 unidades al interactuar con la especie A; disminuye 0.06 unidades al interactuar con la especie C y aumenta 0.36 unidades al interactuar con la especie B y C al mismo tiempo. aunque, según se muestra en la tabla V, estos efectos directos y su correspondiente interacción de alto orden, no son significativos.

El modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento per capita para la especie C es:

$$r_C = 1.81 + 0.04_{\text{efectoA}} - 1.11_{\text{efectoB}} - 0.89_{\text{efectoAyB}}$$

Tabla VI. Valores de los parámetros del modelo lineal generalizado para la tasa de crecimiento de la especie C con sus respectivas pruebas de significación.

Intercepto	Valor	Error de Estimación	Valor de t
Aislada	1.81	0.0799	22.06
efecto A	0.04	0.1129	0.35
efecto B	-1.11	0.1129	-9.82
efecto AyB	-0.89	0.1129	-7.85

Deviance nula = 3.34 con 11 grados de libertad
 Deviance Residual = 0.15 con 8 grados de libertad

Tabla VII. Significación para los diferentes fuentes de variación experimental para la especie focal C.

Fuentes de variación	Suma de cuadrados	grados de libertad	Cuadros medios	F calculado	F en tablas	Significancia
efecto de sp. A	1.12	1	1.12	58.95	7.57	***
efecto de sp. B	0.89	1	0.89	46.84	7.57	**
efecto de sp AyB	1.18	1	1.18	62.11	7.57	****
Residual	0.15	8	0.019			

El modelo indica que la tasa de crecimiento de la especie C aumenta 0.04 unidades al interaccionar con la especie A; disminuye 1.11 unidades al interaccionar con la especie B y disminuye 0.89 unidades al interaccionar con la especie B y A al mismo tiempo; y según se muestra en la tabla VII, estos efectos directos y su correspondiente interacción de alto orden, son significativos.

VI DISCUSION

Para interpretar el efecto de las interacciones de alto orden sobre la dinámica del crecimiento poblacional de las especies del sistema multiespecífico estudiado, a continuación se exponen las características del desarrollo de las poblaciones en los diferentes escenarios experimentales.

El crecimiento poblacional de las tres especies aisladas se pudo modelar a través de una función logística. Los parámetros de r y K fueron similares a los reportados por Gilpin et al. (1986), para dos de las especies: *D. melanogaster* y *D. nebulosa*. *D. simulans*, mostró capacidad de carga (K), así como tasa de crecimiento poblacional (r) menor que *D. nebulosa* y *D. melanogaster*.

De lo anterior se interpreta que *D. simulans* presenta un mayor tamaño corporal en comparación con las otras dos especies; esto explica que exhiba una estrategia de competencia K , la cual es efectiva cuando el espacio está limitado, como ocurre en el presente experimento, es por esto que puede notarse que *D. simulans* es aparentemente la especie dominante en todos los escenarios experimentales.

En el caso de *D. melanogaster*, ésta especie queda en una situación intermedia, lo cual puede deberse a que su tamaño corporal es pequeño comparado con las otras dos especies; tiene una tasa reproductiva mayor que *D. simulans* aunque menor que *D. nebulosa* lo que la hace perder en situación competitiva con *D. simulans* y dominar frente a *D. nebulosa*. Y, ya que la estrategia de competencia que en apariencia es la más probable en el presente experimento, es la estrategiala K debido a lo limitado del espacio, se puede explicar la ventaja de *D. simulans* frente a *D. melanogaster*, pero no así la ventaja competitiva de *D. melanogaster* frente a *D. nebulosa*; esto solamente se explica si consideramos que ésta última es una especie oportunista, en los términos expresados por McArthur y Wilson, (1972) y Pianka, (1974), quienes indican claramente el significado de una tasa reproductiva alta en la teoría de la competencia.

En los escenarios pares *D. simulans* fué la dominante cuando estuvo presente; asimismo, *D. melanogaster* dominó sobre *D. nebulosa*. Esto coincide con lo expresado por Krebs (1978), Rabinovich (1980) y Mueller (1988), quienes indican que la dominancia se debe a la proporción que guardan las tasas de reproducción per capita con relación a la capacidad de carga máxima en cada una de los 3 diferentes combinaciones estudiadas, de donde se desprende que

en interacciones directas entre dos especies es posible predecir el resultado final de la interacción con la inspección de la tasa reproductiva y la capacidad de carga máxima, como recientemente lo expone Trepl (1994).

La introducción de una tercera especie produjo efectos diferentes, según la especie focal. No se observan efectos indirectos, tales como cambios del dominante competitivo, ya que *D. simulans* fué la especie dominante siempre que estuvo presente, pero sí se detectan IAO en dos de los tres casos:

D. nebulosa se extingue más rápidamente cuando las otras dos especies están presentes, lo cual se puede explicar como una contribución negativa de forma no aditiva que *D. simulans* imprime en la interacción directa de *D. melanogaster* sobre *D. nebulosa*, patrón similar al observado por Worthen y Moore (1991), y Werner (1992).

D. simulans no mostró cambios en el desarrollo de su curva de crecimiento por la presencia de *D. melanogaster* y *D. simulans* al mismo tiempo, lo cual indica que posiblemente no estuvieron presentes efectos multiplicativos en el caso de este dominante competitivo, esto coincide con lo determinado por Worthen y Moore (1991), quienes no detectaron efectos no aditivos, explicándo

que esto se debe al uso de la tasa de crecimiento per capita como variable de respuesta.

En el caso de *D. melanogaster* se nota una contribución positiva de forma no aditiva que *D. nebulosa* ejerce sobre la interacción de *D. simulans* y *D. melanogaster*, donde esta última se ve favorecida al establecerse más rápidamente su densidad en equilibrio, patrón similar al planteado por Paige (1992) y Ferguson y Stiling (1996).

La elección de la técnica de detección juega un papel primordial en las intracciones de alto orden. La situación de conflicto en uso de los modelos de Case y Bender(1981) de las tasas reproductivas aditivas, así como el modelo multiplicativo de las abundancias de Wootton (1993), es que al tratar de probar la significancia de los efectos de las interacciones de la especie focal con las otras especies en la comunidad, usan un ANOVA o una prueba t de student, que son pruebas de significación para relaciones aditivas, no para relaciones multiplicativas.

Cuando *D. simulans* y *D. melanogaster* son la especie focal, las interacciones de alto orden resultaron no significativas cuando se usó únicamente el análisis de varianza basado en el estadístico t; lo cual coincide

con lo observado por Worthen y Moore (1991), quienes al usar abundancias como variable de respuesta, no logran confirmar las IAO estadísticamente en su experimento, finalmente las explican sólo de manera diagramática.

Una técnica más consistente y poderosa la constituye el uso de los modelos lineales generalizados, que según lo señalan Everitt y Dunn (1991) así como Crawley (1993), son una herramienta para la construcción de modelos al encontrar relaciones entre descripciones geométricas o matemáticas de la estructura de los valores de la variable de respuesta como es el caso de las tasas reproductivas de las especies analizadas en este trabajo.

El esquema experimental basado en la tasa de crecimiento per capita como variable de respuesta, que se utilizó es consistente con el fenómeno de interacciones de alto orden, ya que éstas se pudieron detectar con el uso de la técnica de modelos lineales generalizados.

Cuando *D. nebulosa* y *D. melanogaster* son la especie focal, el modelo lineal generalizado correspondiente a cada caso, confirma la presencia de interacciones de alto orden, en cambio, cuando *D. simulans* es la especie focal, el modelo lineal generalizado no muestra la ocurrencia de algún tipo de interacción de alto orden.

Se percibe que la dificultad metodológica no sólo radica en el esquema experimental y en la elección de la variable de respuesta como lo señala Billick y Case (1994), sino también en la designación de la prueba estadística confirmatoria.

Es por esto que los modelos lineales generalizados son una herramienta valiosa para detectar, analizar y confirmar la presencia de interacciones de alto orden, de donde se deduce su aplicación en la formulación de criterios en las prácticas de manejo y conservación de recursos.

VII CONCLUSIONES

En el presente experimento, se logró confirmar la presencia de interacciones de alto orden con el uso de los modelos lineales generalizados, aún cuando ésto no fué posible mediante la prueba de confirmación de ANOVA; lo cual nos remite a proponer que los modelos lineales generalizados (GLM) son adecuados para la detección y confirmación de este tipo de interacciones; lo que los hace sumamente valiosos como técnica estadística para facilitar la toma de decisiones en la práctica del manejo de recursos.

Los escenarios experimentales estudiados resultaron ser adecuados para la detección de las interacciones de alto orden, aún cuando solamente se estudió la fracción adulta de las poblaciones, los resultados obtenidos por lo tanto, solo son válidos para dicha fracción; no obstante debe ser interesante explorar la consistencia de los GLM cuando se considera la composición por edades de la población.

La tasa de crecimiento poblacional es una variable de respuesta adecuada para detectar los efectos significativos de las interacciones de alto orden.

Por todo lo anterior, se puede concluir puntualmente que:

- 1.- El crecimiento poblacional de las tres especies aisladas se modela a través de una función logística.
- 2.- El análisis de los parámetros r y K de las especies aisladas muestra que *D.simulans* es el dominante competitivo.
- 3.- Se observó experimentalmente que *D.simulans* es el dominante competitivo cuando estuvo presente en los escenarios pares.
- 4.- Se observó experimentalmente que *D. melanogaster* domina a *D. nebulosa* en su respectivo escenario par.
- 5.- No se observan efectos indirectos, tales como cambios en la especie dominante por efectos una tercera especie sobre las otras dos.

6.- El ANOVA no detectó la ocurrencia de IAO cuando *D. melanogaster* es la especie focal.

7.- Los modelos lineales generalizados detectaron la ocurrencia de IAO cuando *D. nebulosa* o *D. melanogaster* fueron la especie focal.

VIII BIBLIOGRAFIA

ABRAMS, P.A., (1983). Arguments in favor of higher order interactions. *American Naturalist*, 121:887-891.

_____, (1984). Strengths of indirect effects generated by optimal foraging. *Oikos*, 62:167-176.

ADLER F.R. AND F.W. MORRIS, (1994). A general test for interaction modification. *Ecology*. 75(6),1552-1559.

AYALA, F.J.,(1969). Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224:1076-1097.

AYALA, F.J., M.G. GILPIN AND G.J. EHRENFELD, (1973). Competition between species : theoretical models and experimental results. *Theoretical Population*

Biology, 4:331-356.

BARRYMAN, A.A., J. MICHALANSKI, A.P. GUTIERREZ AND R.A. ARDITI, (1995). Logistic theory of food dynamics. *eCOLOGY*, 76(2):336-343.

BENDER E. A., T.J. CASE AND M.E. GILPIN , (1984). Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. *Ecology* 65:1-13.

BILLICK , I. AND T.J. CASE (1994). Higher order interactions in ecological communities: what are they and how can they be detected?. *Ecology*, 75(6), 1529-1543.

BRENCHLEY, (1979). Community matrix models: inconsistent results using Vandermeer's data. *American Naturalist*, 113:456-459.

BROWN,D.G. and E.A.,WEIS, (1995). Direct and indirect effects of prior grazing of goldenrod upon the performance of a leaf beetle. *Ecology*, 76(2):426-436.

CASE, T.J. AND E.A., BENDER, (1981). Testing for higher order interactions. *American Naturalist*, 118:920-929.

CONNEL, J.H., (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310.

CONNELL, J.H. AND R.O. SLATYER, (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, 111:119-144.

CRAWLEY, M.J., (1993). *GLIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications, 379 pp.

- DAYTON, P.K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of sapce in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41:351-389.
- DeBach, P., (1966). The competitive displacement and coexistence principles. *Ann. Rev. Entomol.* 11:183-212.
- DeWIT, C.T., (1960). On competition. *Agricultural Research Reports*, 66.8, Wageningen, The Netherlands. 88 pp.
- DIAMOND, J.H., (1986). Overview: laboratory experiments, field experiments and nature experiments.- in: Diamond, J. H. and Case, T.J. (eds). *Community ecology*. Harper & Row, New York, p 3-22.
- EVERRIT B.S. and G. DUNN, (1991) *Applied multivariate analysis*. Haisted Press. John Willwy and Sons Inc. 304 pp.
- FOX, J.F., (1977), Alternation and coexistence of tree species. *American Naturalist*, 111:69-89.
- FERGUSON, K.L. AND P. STILING., (1996). Non-aditive effects of multiple natural enemies on aphid populations. *Oecologia*, 108:375-379.
- GILPIN, M.E., M.P. CARPENTER and M.J. POMERANTZ, (1986). The assembly of a laboratory community: multispecies competition in *Drosophila*. In: Diamond and Case, T.J. (eds). *Community ecology*. Harper & Row, New York, p 3-22.

- HAIRSTON, N.G.; J.D. ALLEN; R.K. COLWELL; D.J. FUTUYAMA; J. HOWELL; M.D. LUBIN; J. MATHIAS and J.H. VANDERMEER, (1968). The relationship between species diversity and stability: an experimental approach with protozoa and bacteria. *Ecology*, 49:1091-1101.
- HARPER, J.L.,(1969). The role of predation in vegetational diversity. in: *Diversity and Stability in Ecological Systems*, Brookhaven Symposium in Biology 22:45-62.
- HEFFNER, R.A., M.J. BUTLER and C.K. REILLY, (1996). Pseudoreplication revisited. *Ecology*, 77(8):2558-2562.
- HURLBERT, S.H.,(1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54:187-211.
- HUTCHINSON, G.E., (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist* 93:145-159.
- KAREIVA, P., (1994). Higher order interactions as a foil to reductionist ecology. *Ecology*, 75(6):1529-1530.
- KARSON, R.H., and I.W. BUSS, (1984). Competition, disturbance and local diversity patterns of substratum-bound organisms: a simulation. *Ecological Modeling*, 23(3):243-255.
- LEON, J. AND D. TUMPSON, (1975). Competition between two species for two

complementary or substitutable resources. *Journal of Theoretical Biology*, 50:185-201.

LEVINE, S., (1976). Competitive interactions in ecosystems. *American Naturalist*, 110: 903-910.

LUBCHENCO, J., (1978). Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, 112:23-39.

MacARTHUR, R.H., (1972). *Geographical ecology*. Harper & Row, New York, New York, U.S.A.

MALONEY, C.L. and P.A. WICKENS, (1985). A simulation investigation of coexistence and species replacement between two competitors with common predators. *South African Journal of Science*, 81(11):703-704.

MILLER, T.E. AND W.C., KERFOOT, (1994). Redefining indirect effects . In: KERFOOT AND SIH, EDITORS, *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England. Hanover, New Hampshire, USA.

McCULLAGH, P. AND J.A. NELDER (1989). *Generalized linear models*. Chapman & Hall, 511 pp.

McPEEK, M.A.,(1996). Linking local species interactions to rates of speciation in communities. *Ecology* 77:1355-1366.

MORIN, P.J. , S.P LAWLOR AND E.A. JOHNSON, (1988). Competition between

acuatic insects and vertebrates: experimental measures of interaction strenght anf higher order interactions. Ecology 69:1401-1409.

MORIN, P.J., S.P. LAWLOR and E.A. JOHNSON, (1988). competition between acuatic insects and vertebrates: experimental measures of interaction strenght and higher order interactions. Ecology, 69: 1401-1409.

MULLER, D.L.,(1988). Density dependent population growth an natural selection in food-limited environments. The *Drosophila* model. American Naturalist. 132:786-809.

MURDOCH, W.W., (1994). Population regulation in theory and practice. Ecology, 75(2):271-287.

MURDOCH,W.W. AND C.J. BRIGGS, (1996). Theory of biological control: recent evelopments. Ecology, 77(7):2001-2013.

NEIL, W., (1974). The community matrix and interdependence of the competition coefficients. American Naturalist 108:399-408.

OVERLHOLTZ, W. J. and A.V. TYLER, (1986). An exploratory simulatio model of competition and predation in demersal fish assemblage on George Banck. Translactions of American Fishery Society, 115(6):805-817.

PAIGE, N.K., (1992). Overcompensation in resopnse to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. Ecolog, 73(6):2076-2085.

PAINE, R.T., (1966). Food web complexity and species diversity. American Naturalist, 100:65-75.

PIANKA, R.E., (1974). Evolutionary ecology. Harper & Row. New York, USA.

POMERANTZ, M.J.,(1981). Do "higher order interactions" in competition systems really exists?. American Naturalist, 117:583-591.

RABINOVICH, J., (1980). Ecología y dinámica de poblaciones animales. Editorial CECSA, México. 322 pp.

ROUGHGARDEN, J. AND J.M., DIAMOND, (1986). Overview: the role of species interactions. in: Diamond, J. H. and Case, T.J. (eds). Community ecology. Harper & Row, New York, p 3-22.

RUBIN, J.A., (1987). Growth and refuge location in continuous modular organisms: experimental and computer simulation studies. Oecologia 72(1):46-51.

SALCEDA, S.V., Y A.S. GALLO, (1984). Genética de *Drosophila*. Editorial LIMUSA., México, 99 pp.

SIMBERLOFF, D. AND P., STILING.(1996). How risky is biological control?. Ecology, 77(7):1965-1974.

SCHOENER, T. W., (1974). Some methods for calculating competition coefficients using resource utilization spectra. American Naturalist, 108:332-340.

SCHOENER, T. W., (1993). On relative importance of direct versus indirect

effects in ecological communities. In: H. KAWANABI, J. COHEN AND I. IWASAKI, EDITORS. Mutualism and community organization. Oxford University Press, Oxford, England.

SMITH, C.C., (1968). The adaptative nature of social organization in the genus of tree squirrels *Tamiasciurus*. Ecological Monographs, 40:349-371.

SOKAL, R.R. AND F.J. ROHLF, (1981). Biometry. W.H. Freeman, New York, New York, USA.

TILMAN, D., (1980). Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. American Naturalist, 116:362-393.

VANDERMEER, J.H.,(1969). The competitive structure of communities: an experimental approach with protozoans. Ecology, 50:362-371.

WILBUR, H.M.,(1972). Competition predation and community structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community. Ecology, 57:3-21.

WILBUR , H.M. AND J.E. FAUTH, (1990). Experimental aquatic food webs: interactions by two predators and two prey. American Naturalist, 135:176-204.

WOOTON, J.T., (1993). Indirect effects and habitat use in an intertidal community: interactions chains and interactions modifications. American Naturalist, 141:71-89.

WOOTTON, J.T., (1994). Putting the pices together: testing the independence of

interactions among organisms. *Ecology*, 75:1544-1551.

WORTHEN, W.B. AND J.L., MOORE, (1991). Higher order interactions and indirect effects: a resolution using laboratory *Drosophila* communities. *American Naturalist*, 138:1092-1104.