



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**Estrategias de la historia de vida del rotífero
Brachionus havanaensis Rousselet con relación a
Temperatura, Concentración de alimento y
Depredación.**

T E S I S

*Que para obtener el grado académico de
Doctor en Ciencias (Limnología)*

presenta:

Elvia Lucía Pavón Meza

Director de Tesis:
Dr. Singaraju Sri S. Sarma

Comité Tutorial:

Dra. Cecilia Vanegas Pérez
Dra. Ma. Del Rosario Sánchez Rodríguez
Dr. Javier Carmona Jiménez
Dr. Jorge Ciros Pérez
Dra. Maité Mascaró Miquelajauregui
Dr. Luis Zambrano González

México, D.F. 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

La parte experimental del presente trabajo se realizó en
el Laboratorio de Zoología Acuática, en la Unidad de Morfología de la F.E.S.

Iztacala, U.N.A.M.

Bajo la dirección del Dr. S.S.S. Sarma,
dentro del programa de Posgrado
en Ciencias del Mar y Limnología
y con la Beca de CONACyT 128436.

La culminación de este trabajo ha sido un proceso largo y difícil para mí; pero esto no hubiera sido posible sin el apoyo de dos grandes mujeres, muy diferentes entre sí, pero que con su amor incondicional han sabido guiarme (cada cual a su manera) para hacer de mí, más que una gran científica, una mejor persona.

Con todo mi cariño y admiración para mi mamá y la Dra. Nandini.

¡Mil gracias!

Agradecimientos

Ahora me encuentro frente al final de una etapa más del largo proceso de formación académica y aunque sé que el aprendizaje y la búsqueda del conocimiento son parte del día a día, siento que está terminando una etapa importante en mi vida profesional; pues es ahora cuando, oficialmente, podré intentar llevar a cabo ese cúmulo de ideas que se han ido almacenando en mi cabeza.

Obviamente, han sido muchas las personas que han aportado su granito de arena para que yo pudiera llegar hasta aquí y sería imposible nombrarlas a todas, pero me gustaría hacer un breve recuento de quienes han sido fundamentales para que yo pudiese alcanzar esta meta. Como punto de partida quiero agradecer, en primer lugar, a mi papá, quien en su profesión de pedagogo me dio la oportunidad de aprender y estudiar lo que yo quise. Desde pequeña me enseñó que un buen alumno no siempre es más aplicado, sino es aquel que, utilizando las herramientas que tiene a su alcance, busca, analiza y resuelve las dudas y complicaciones que se le van presentando diariamente. También me enseñó que un buen docente no es el que exige más, sino el que pone más herramientas al alcance de sus alumnos y reconoce sus logros. Y lo más importante, me enseñó a reconocer, sin lugar a dudas, a las personas que están dispuestas a apoyar cualquier proceso de enseñanza. Así, he tenido la fortuna de encontrar en mi camino a personas maravillosas, quienes han creído en mi manera de trabajar y me han dado la oportunidad de aprender y desarrollarme académicamente. Una de estas personas es el Dr. Sarma, a quien quiero agradecer, encarecidamente, por su valiosa amistad y por la enorme confianza que ha depositado en mí y en mi trabajo. Pero sobre todo, le agradezco que me haya brindado la oportunidad de conocer una manera diferente de ver y hacer ciencia.

Debo reconocer también, que todo este trabajo no hubiera sido posible si no hubiera sido aceptada como alumna en el Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología; por lo que agradezco al Dr. Merino todo el apoyo que me brindó durante su gestión como Coordinador. También agradezco el tiempo y las atenciones que la Dra. Vilaclara ha tenido a bien brindarme; gracias a ellas he podido darme cuenta de que, no importa cuán grandes sean las piedras que pongan en mi camino, yo cuento con el conocimiento y la fuerza necesaria para salir adelante.

De manera muy especial quiero agradecer a Lupita, Chantal y Normita (aunque ella ya no esté laborando en el Posgrado) por toda la paciencia y gran disposición que

siempre han mostrado para ayudarnos, a mí y a todos los alumnos, a que salgamos adelante en nuestros exámenes y trámites escolares.

Durante mi larga y tormentosa formación como Doctora en Ciencias, he contado con la participación de un Comité Tutorial, el cual ha estado formado desde un inicio, por la Dra. Maite Mascaró; a quien posteriormente acompañaron la Dra. Cecilia Vanegas y el Dr. Javier Carmona. Luego, por azares del destino, se integró el Dr. Jorge y ya, en la parte final del proceso, se unieron la Dra. Rosario Sánchez y el Dr. Luis Zambrano. A todos ellos, les agradezco sinceramente por todo el tiempo que han podido dedicar a la revisión de mi trabajo, tanto en su forma escrita, como en las presentaciones orales, de cada fin de semestre. Gracias a sus comentarios y aportaciones, pude mejorar y llevar a buen término lo que considero un gran trabajo de investigación. En especial, quiero dar las gracias a los Dres. Jorge y Rosario, quienes en su momento, tuvieron la gentileza de escucharme y ofrecerme el consuelo que necesitaba para reponerme de mis tropiezos y seguir adelante. De corazón: muchas gracias.

También quiero reconocer y agradecer sinceramente, la ayuda desinteresada que el Dr. Alfonso Lugo me brindó en todo momento. Pues sin ser parte de mi Comité Tutorial, siempre estuvo dispuesto a guiarme en la parte de Trabajo de Campo que, finalmente no se llevó a cabo. Y porque fue él quien, durante el proceso de mi examen de candidatura, me dio la clave para encontrar el eslabón que le hacía falta a mi trabajo y así pudiera desarrollarlo adecuadamente.

Quiero dar un enorme agradecimiento, a mis hermanos y a toda mi familia, por todo el cariño y el apoyo que siempre me han dado. Saber que cuento con ellos y que formo parte de un núcleo de gente con un corazón de oro, me da la energía necesaria para seguir adelante en mi crecimiento como ser humano. Finalmente, pero no por ello menos importante, agradezco a todas las amigas y amigos que he podido hacer a lo largo de este camino; todos ellos, personas fabulosas con quienes he podido reír y llorar, pero sobre todo, con quienes he podido compartir los momentos inolvidables que definen quien soy.

Índice.

•	Introducción general4
•	Capítulo I	
	1. Aislamiento y cultivo de <i>B. havanaensis</i>11
•	Capítulo II (Crecimiento poblacional)	
	1. Introducción 15
	2. Materiales y método.....	18
	3. Resultados	22
	4. Análisis de resultados	36
	5. Conclusiones	42
•	Capítulo III (Morfometría)	
	1. Introducción	43
	2. Materiales y método.....	48
	3. Resultados	50
	4. Análisis de resultados	57
	5. Conclusiones	61
•	Capítulo IV (Depredación)	
	1. Introducción	62
	2. Materiales y método.....	66
	3. Resultados	71
	4. Análisis de resultados	86
	5. Conclusiones	91
	• Conclusión general	92
	• Literatura citada	98
	• Apéndice 1	115
	• Apéndice 2	119
	• Apéndice 3	121
	• Apéndice 4	131
	• Apéndice 5	134

Introducción General.

Cuando se habla sobre la historia de vida de un organismo, se hace referencia a diferentes atributos: edad, patrón de crecimiento, diferenciación, madurez y reproducción y la teoría de historia de vida permite entender cómo se relacionan éstos atributos entre sí (Begon y Mortimer, 1986; Futuyma, 1986; Roff, 1992; Stearns, 1992; Krohne, 1998). Considerando que las fases de crecimiento y diferenciación, antes de la etapa de reproducción, son diferentes para cada organismo; que la reproducción misma puede ocurrir solo una vez o varias veces a lo largo de su vida y ésta coincidir o no con la parte final del crecimiento, se puede decir que cada historia de vida refleja el genotipo de la población y su interacción con el ambiente (Begon *et al.*, 1990). Por lo que el estudio de las historias de vida de los organismos, permite describir cuatro aspectos fundamentales a lo largo de su ciclo de vida: tamaño, patrón de desarrollo, senescencia y reproducción (Krohne, 1998); los cuales están íntimamente ligados mediante disyuntivas (“trade-offs”), que se deben al hecho de que un individuo que invierte mayor energía para alguna función (supervivencia, reproducción, crecimiento, etc.) debe pagarlo dedicando menos energía en alguna otra. Estas idisyuntivas resultan de las limitaciones fisiológicas de los organismos y pueden darse, por ejemplo, entre reproducción actual y supervivencia; entre reproducción actual y reproducción futura; entre el número, tamaño y sexo de las crías o entre crecimiento y reproducción, etc. (Begon y Mortimer, 1986; Stearns, 1992; Lesica y Shelly, 1995). Estas disyuntivas se presentan en los organismos, como una estrategia para maximizar su adecuación o eficiencia biológica (“fitness”) ante diversas presiones ambientales. Por lo que, la capacidad de modificar los atributos de su historia de vida en relación con los cambios ambientales, se atribuye directamente a su plasticidad fenotípica; y los fenotipos que pierden esta capacidad son eliminados rápidamente por la selección natural (Roff, 1992; Yoshinaga *et al.*, 2000).

El término de estrategia de historia de vida puede definirse como: 1) el resultado de los atributos de historia de vida que permiten maximizar la eficiencia biológica de los organismos en un ambiente particular (Lesica y Shelly, 1995); 1) como una adaptación compleja (“complex adaptation”), que se refiere a la evolución coordinada de todos los atributos de historia de vida (Stearns, 1992); c) o como un patrón de respuesta hacia el ambiente (Caswell, 1989; Walz, 1993). Por lo que, mediante el estudio de las estrategias de la historia de vida de una población, es posible conocer los patrones de

desarrollo y reproducción que, evolutivamente, se adaptaron en un ambiente particular y gradualmente llegaron a predominar en la población (Krohne, 1998). De ahí la importancia de llevar a cabo estudios, ya sea en campo o en laboratorio, que permitan conocer la interacción que cada especie tiene con su ambiente y que, en términos ecológicos, se conoce como autecología (Ruttner-Kolisko, 1974, Nogrady *et al.*, 1993).

Como lo señala Stelzer (2005), haciendo una comparación general con otros grupos de organismos, los rotíferos muestran cierta uniformidad en relación con sus historias de vida (son pequeños, de vida corta y de rápida reproducción); sin embargo, dentro del phylum Rotifera existe una gran variación de historias de vida, considerando, por ejemplo, el tamaño del cuerpo, el cual varía ampliamente entre las diferentes especies. Y esa gran variedad de historias de vida pueden valorarse a diferentes niveles: a) a nivel de individuos, con base en la plasticidad fenotípica que presentan; pues hembras provenientes de un mismo clon pueden mostrar variación entre algunos de los atributos de historia de vida dependiendo del ambiente en el que se desarrollan; b) a nivel de genética poblacional (microevolutivo), en el cual se comparan diferentes clones de la misma especie en un ambiente estandarizado, considerando que las diferencias entre esos clones tienen bases genéticas como una respuesta a la selección; y c) en un análisis comparativo entre los miembros de diferente organización filogenética (p. ej. entre monogonontes y bdelloideos).

Al igual que en todos los organismos acuáticos, la fisiología de los rotíferos (véase Apéndice 1) se modifica por los factores ambientales que, a su vez, controlan la dinámica de las comunidades y que limitan el tipo de hábitat particular que cada especie puede ocupar. Estos factores involucran una variedad de cambios ambientales físicos, químicos y bióticos que se dan a lo largo del año. Algunos de esos cambios pueden ser relativamente menores y los organismos se pueden ajustar a ellos por aclimatación; modificando su posición en la columna de agua o cambiando su comportamiento. Pero cambios ambientales más severos, conllevan a cambios en la estructura ecológica y, a veces, genética de la población (Nogrady *et al.*, 1993; King y Serra, 1998).

En diversos estudios sobre rotíferos se menciona que, la presencia de variaciones intraespecíficas en relación con factores ecológicos, normalmente involucran el fenómeno de ciclomorfosis (Serra, *et al.* 1997), el cual se define como los cambios morfológicos, cíclicos y temporales (estacionales o no), que ocurren en una población planctónica (Black y Slobodkin, 1987). Esta variación fenotípica, que es inducida por el ambiente, también es parte integral de la historia de vida de la población

(Roff, 1992). Pero, entre los rotíferos, puede confundirse con la presencia de variaciones temporales en la frecuencia de linajes morfológica y genéticamente diferentes o con la presencia de complejos de especies gemelas que no están reconocidas y que se pueden presentar en sucesión estacional (King, 1980; King y Miracle, 1980; Ciro-Pérez, 2001).

Cuando los datos sobre variaciones morfológicas en alguna especie de rotífero, se basa únicamente en mediciones de organismos provenientes de poblaciones naturales, sin incluir el soporte adecuado de análisis en laboratorio (cultivo de clones o estudios electroforéticos) que permita dilucidar si esos cambios morfológicos están dados por factores ambientales o por variaciones genéticas en la población, se puede llevar a la confusión de especies (Black y Slobodkin, 1987, Serra *et al.*, 1997). Pues se ha encontrado que, debido a que el reconocimiento para el apareamiento entre los rotíferos se basa principalmente en características químicas (Nogrady *et al.*, 1993), la especiación se da sin divergencia morfológica, lo cual lleva a una especiación críptica (Gómez y Snell, 1996). Y es debido al hecho de que algunas especies se han definido como complejos de especies gemelas, que el número de especies de rotíferos monogonontes se ha incrementado en los últimos años (Serra, *et al.* 1997). En consecuencia, las investigaciones actuales sobre ecología de especies de rotíferos, involucran el estudio de la morfología, junto con la fisiología y las características de desarrollo de los organismos, con el fin de definir las adaptaciones que presentan hacia el ambiente (Ciros-Pérez, 2001).

Aún cuando la teoría de historia de vida en rotíferos ha tenido un gran progreso en los últimos años, todavía queda mucho trabajo por hacer, pues resulta obvio decir que la observación en el campo, por sí sola, no puede revelar la complejidad en la dinámica poblacional de los rotíferos en un cuerpo de agua y aunque ya se han estudiado diversas especies de rotíferos en cuerpos de agua naturales, principalmente *Brachionus* y *Asplanchna* (Nogrady *et al.*, 1993; Ooms-Wilms, 1998; Stelzer, 2005), es mejor obtener estos datos a través de un enfoque experimental, con el fin de separar y cuantificar la contribución relativa de la reproducción y la mortalidad en la población que se está estudiando. Nogrady *et al.*, (1993) mencionan que existen tres técnicas ampliamente utilizadas en el estudio de la dinámica de poblaciones en rotíferos: 1) experimentos de tabla de vida, que son registros de la edad específica de reproducción y mortalidad que ocurre en una población en un período de tiempo específico; 2) medición del número de huevos amícticos por hembra ("Edmonson's egg ratio") que

permite conocer y predecir los patrones del crecimiento poblacional en rotíferos planctónicos bajo condiciones de campo y 3) analizar la composición genética de la población en su medio natural mediante el uso de métodos bioquímicos. Sin embargo, dada la poca información que se puede obtener mediante la segunda técnica y las limitaciones “materiales” que se tienen para utilizar la tercera, la técnica más factible de utilizar, con poblaciones que se mantienen en laboratorio, es la primera.

El análisis de las tablas de vida demográficas permite obtener el máximo aprovechamiento de los estudios de dinámica poblacional, pues a partir del registro específico de la mortalidad y reproducción que ocurre en una población se pueden calcular la supervivencia y los valores de la frecuencia y cantidad de reproducción que, junto con las características de crecimiento poblacional y morfología, reflejan las estrategias de la historia de vida que una población presenta como respuesta a los factores bióticos y abióticos del medio en que se desarrolla (Begon *et al.*, 1990).

Los rotíferos presentan características biológicas particulares (ver Apéndice 1) y diversas investigaciones han señalado que los factores abióticos tienen una marcada influencia sobre muchas de sus funciones metabólicas. Se ha encontrado que factores como la temperatura, las condiciones osmóticas, la concentración de oxígeno y el pH son algunos de los factores abióticos que más influyen sobre la estructura de las comunidades de rotíferos (Nogrady *et al.*, 1993; Walz, 1993; Devetter, 1998; Peredo-Álvarez *et al.*, 2003). Respecto a los factores bióticos que determinan la estructura de las comunidades de rotíferos, las investigaciones más detalladas han sido en aspectos relacionados con depredación y concentración de alimento. Dichos trabajos han mostrado que, al igual que otros organismos, los rotíferos con baja demanda energética tienen ventaja para desarrollarse en ambientes con baja disponibilidad de alimento, pero están más expuestos al control por depredación (control descendente o “top-down”). En contraste, los organismos con elevado requerimiento metabólico requieren de mayor cantidad de alimento en el medio, por lo que son desplazados en ambientes con baja disponibilidad de comida (control ascendente o “bottom-up”); pero gracias a la alta capacidad cinética de su metabolismo, tienen la capacidad de evadir el control descendente de la depredación (Stemberger y Gilbert, 1985; Walz, 1993).

Actualmente, hay una tendencia creciente a considerar el significado adaptativo de los patrones de historia de vida de los rotíferos y relacionarlo con la presión selectiva a la que estos organismos están expuestos en sus hábitats naturales. Un principio central de la teoría es que las características de historia de vida están sujetas a

restricciones (constrains) y disyuntivas (trade-offs) (Begon, *et al.* 1990; Stearns, 1992;). Stelzer (2005) señala que entre los rotíferos existen dos restricciones filogenéticas importantes: a) la eutelia, pues al tener un número fijo de células se determina el tamaño máximo que alcanza cada individuo (ya que las células no pueden crecer indefinidamente) o el número de crías que cada hembra puede tener (pues el número de oocitos es fijo desde el nacimiento) y b) el tamaño de la puesta o “clutch size” es de un solo huevo, lo cual complica el análisis de la disyuntiva entre número y tamaño de los huevos.

Aún cuando Osorio Tafall (1942) señala a *Brachionus havanaensis* como la especie de más amplia distribución en México, existe muy poca información concerniente a su ecología. Una de las características morfológicas que se tiene registrada a nivel de especie, es la variabilidad fenotípica en el desarrollo y orientación de las espinas, tanto posteriores como de las anteriores, que se presenta en diferentes poblaciones del continente americano (Ahlstrom, 1940; Osorio Tafall, 1942). Se sabe que *B. havanaensis* está presente durante todo el año en los canales de Xochimilco, siendo los meses cálidos (de mayo a julio) cuando la población es más abundante (400 ind.l⁻¹, aprox.) (Nandini *et al.*, 2005). En el canal Xaltocan, se ha encontrado que la longitud de las espinas en organismos de esta especie está estrechamente relacionada con la abundancia de depredadores del género *Asplanchna* (Garza-Mouriño *et al.*, 2005), por lo que, puede considerarse como un eslabón importante en la transmisión de energía de un nivel a otro, a través de las cadenas tróficas que existen en los cuerpos de agua de México; pues al ser una especie planctónica, *B. havanaensis* puede constituir el alimento natural de especies nativas de interés comercial y/o ecológico, no solo de invertebrados sino también de peces, ya que en recientes experimentos se ha encontrado que las crías del pez *Barbus conchionus* presentan una selección positiva hacia *B. havanaensis* durante las primeras semanas de desarrollo (Pavón-Meza, observación personal).

El hecho de que se registre la presencia de *B. havanaensis* a lo largo del tiempo en un cuerpo de agua como los canales de Xochimilco, es un punto importante para establecer estudios a largo plazo sobre la ecología de esta especie, pues se ha comprobado que gracias a los ciclos de reproducción sexual que se presenta en los organismos del género *Brachionus*, la información genética de la especie permanece en el cuerpo de agua debido a la formación de los huevos de resistencia (Brendonck y De Meester, 2003). Aunque se ha confirmado la existencia de complejos de especies

gemelas que pueden habitar sucesivamente en un mismo cuerpo de agua (King, 1980; Serra *et al.*, 1997; Ciro-pérez, 2001), Gilbert (1987) y Stelzer (2005) consideran que el cultivo de una cepa clonal puede proveer un excelente modelo para el estudio de aspectos ecológicos y evolutivos sobre la plasticidad fenotípica de una población. Por lo que, a pesar de que no es correcto extrapolar los resultados obtenidos a partir de experimentos con poblaciones clonales a la especie presente a lo largo del año, dichos resultados sí pueden considerarse representativos de la población presente en el momento en que se colectó la muestra y sentar las bases para futuros estudios.

Debido a la factibilidad de su cultivo, mantener una población clonal de *Brachionus havanaensis* bajo condiciones controladas de laboratorio, con el fin de obtener un mayor conocimiento sobre los factores ambientales más importantes que influyen en su historia de vida, puede ser la base para llegar a considerarla una cepa de bioensayo para estudios de ecotoxicología en México y para el desarrollo de trabajos ecológicos posteriores, tanto en campo como en laboratorio.

La teoría de historias de vida predice que, con ciertas limitaciones, los individuos deben actuar para maximizar su eficiencia biológica (Roff, 1992; Stearn, 1992). Y dado que la temperatura es uno de los factores abióticos con más influencia sobre la distribución y abundancia de las poblaciones de rotíferos; que el recurso alimenticio como fuente de energía, juega un papel predominante en las disyuntivas de cada individuo y que un depredador, como causa importante de mortalidad, también puede influir en la historia de vida de su presa. Entonces, es posible predecir que la influencia del depredador (en este caso *Asplanchna girodi*) sobre la historia de vida de su presa (*Brachionus havanaensis*), dependerá de las condiciones ambientales (temperatura y disponibilidad de alimento) bajo las cuales se encuentre la población. Es por ello que, tomando como base las metodologías utilizadas en laboratorio con otras especies de rotíferos, el **objetivo general** del presente estudio es:

Generar, a través de experimentos en laboratorio, conocimiento básico sobre la ecología de una población clonal de *Brachionus havanaensis* aislada del Canal Nacional de Xochimilco, Cd. de México, mediante el estudio de las estrategias de historia de vida que presenta este rotífero en relación con diferentes valores de temperatura, disponibilidad de alimento y depredación.

Para lograr éste objetivo el presente trabajo se desarrolló en el Laboratorio de Zoología Acuática, en la Unidad de Morfofisiología de la F.E.S. Iztacala, U.N.A.M. y se dividió en cuatro etapas diferentes:

- Aislamiento y conservación de la cepa clonal de *Brachionus havanaensis* y del depredador *Asplanchna girodi* (Capítulo I).
- Con la finalidad de conocer la dinámica poblacional que presenta la población clonal de *B. havanaensis*, en relación con la interacción de temperatura y disponibilidad de alimento, se definieron tres valores para cada uno de estos factores y se realizaron los experimentos correspondientes de crecimiento poblacional y tabla de vida demográfica (Capítulo II). Trabajo publicado en: *Journal of Freshwater Ecology* (2004)-19 (4) y *Hydrobiologia* (2005)-546 (para ver artículos completos, ir al Apéndice 5).
- Conociendo las variaciones morfológicas que puede presentar *B. havanaensis* en la naturaleza, en esta etapa se hizo el experimento correspondiente para cuantificar los posibles cambios morfológicos que se presentan en la población clonal de *B. havanaensis* por efecto de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador (Capítulo III). Trabajo en revisión para ser publicado en la revista *Hydrobiologia* (para ver artículo completo, ir al Apéndice 5).
- Conociendo los patrones de respuesta en la dinámica poblacional de *B. havanaensis* en laboratorio, en relación con la temperatura y disponibilidad de alimento (obtenidos en el Capítulo II), en esta última etapa del trabajo se analizó el efecto de la presencia del depredador *Asplanchna girodi*, sobre el crecimiento poblacional y tabla de vida demográfica de *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura y disponibilidad de alimento (Capítulo IV).
- Finalmente se llevó a cabo la discusión general de los resultados y se obtuvieron las conclusiones del trabajo (Capítulo V).

Resumen

Con el fin de conocer el efecto conjunto de tres factores ambientales sobre la historia de vida del rotífero *Brachionus havanaensis*, se aisló una cepa clonal del Canal Nacional de Xochimilco, D.F. Mediante experimentos de crecimiento poblacional y tabla de vida demográfica, se determinó la dinámica poblacional y cambios morfológicos del rotífero en relación con tres valores de temperatura (15, 20 y 25 °C), disponibilidad de alimento (0.5, 1.0 y 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris*) y presencia del rotífero depredador *Asplanchna girodi*.

La mayor fecundidad de *B. havanaensis* se encontró en los tratamientos con temperatura y disponibilidad de alimento elevadas, por lo que, en su hábitat, es en verano cuando se puede esperar mayor número de individuos pertenecientes a esta población. La presencia de *A. girodi* indujo en *B. havanaensis*, el desarrollo de la forma °exuberante°, de mayor tamaño y espinas posteriores más largas; pero a cambio se disminuyó significativamente su reproducción. Así, cuando el crecimiento poblacional de la presa estuvo limitado por temperatura o disponibilidad de alimento, la presencia del depredador eliminó la población; pero cuando las condiciones ambientales fueron favorables para el crecimiento poblacional de la presa, se comprobó la utilidad de las defensas inducidas, ya que la población de *B. havanaensis* pudo contrarrestar la presión por depredación y continuar su crecimiento.

Las estrategias de reproducción y formación de defensas inducidas que presenta la población de *B.havanaensis* en estudio, le dan la posibilidad de coexistir con el depredador y estar presente a lo largo del año en el cuerpo de agua.

Palabras clave: historia de vida, demografía, rotífero, *Brachionus*, crecimiento poblacional, temperatura, alimento, depredación.

Abstract

Brachionus havanaensis is a common rotifer in the Canal Nacional of Xochimilco, México city. To understand the population dynamics and morphological changes of this species in relation to food level (*Chlorella vulgaris* at 0.5, 1.0 and 2.0 X10⁶ cells.ml⁻¹), temperature (15, 20 and 25 °C) and predator's presence (*Asplanchna girodi*), population growth and life table experiments were separately conducted. At any given food level, rotifers cultured at 15 °C showed extended but low offspring production. Higher densities of *Chlorella* and at 25 °C resulted in higher offspring production. This suggests that *B. havanaensis* can be more abundant in summer months.

The presence of *A. girodi* resulted in large-bodied *B. havanaensis* with longer posterior spines. However, however, the reproductive output of *B. havanaensis* was significantly reduced compared to the prey in the absence of the predator. In addition, when the population of *B. havanaensis* was limited by food or temperature, *A. girodi* eliminated its prey from the test jars. On the other hand, under favourable levels of temperature and food availability, induced defenses of prey were helpful to resist extermination by the predator.

Due to its reproductive strategies and being armed with induced defenses, *B. havanaensis* is capable of coexisting with its predator in nature.

Key words: life history, demography, rotifer, *Brachionus*, population growth, temperature, food, depredation.

Capítulo I

Aislamiento y cultivo de *Brachionus havanaensis*.

De las aproximadamente 248 especies de rotíferos que se han encontrado en México (Sarma, 1999), son varios y diversos los cuerpos de agua en los que se registra la presencia de *Brachionus havanaensis* (Fig. 1). En el estudio sobre los rotíferos planctónicos de México, Osorio-Tafall (1942) menciona que es una de las especies de más amplia distribución dentro de la República Mexicana y que en determinadas épocas del año se llega a encontrar en número muy elevado en algunas localidades. Él registra la presencia de ésta especie en el Río Salto (Valles, S.L.P.), todos los canales y lagos de Xochimilco, el Lago de Pátzcuaro, el Lago de Chapultepec y diversas secciones del Río Papaloapan (entre Oaxaca y Veracruz).

Ahlstrom (1940), al igual que Osorio-Tafall (1942) señala que *B. havanaensis* presenta una lóriga firme y generalmente lisa, comprimida dorsoventralmente y que a su vez se divide en placas dorsal y ventral; en el margen antero-dorsal presenta seis espinas, entre las cuales, las laterales son más largas, las de posición media más o menos cortas y las intermedias muy cortas; la lóriga se angosta en la parte posterior y termina en dos espinas muy juntas en la base. También señalan que su variabilidad es considerable, ya que se presentan diferencias notables en la forma de la lóriga y una variación muy marcada en la longitud y orientación de sus espinas, tanto anteriores como posteriores (en las que lo más frecuente es encontrar que la espina derecha es más larga que la izquierda). Se considera una especie planctónica, cálido-estenotérmica, cuyo tamaño se señala entre los 150 y 350 μm (Ruttner-Kolisko, 1974) y su distribución se limita principalmente al continente Americano (Koste, 1978; De Ridder, 1981).



Fig. 1. Hembras amícticas de *Brachionus havanaensis* Rousselet de la cepa en cultivo en el Laboratorio de Zoología Acuática (F.E.S.I).

Rico-Martínez y Silva-Briano (1993) registran la presencia de esta especie en el Lago de Chapala, uno de los lagos de mayor extensión en el país (>100 Ha.), además de la Piscifactoría Teapa en Tabasco, un cuerpo de agua somero y turbio con 3,000 m² de extensión. También se registra como especie rara en la comunidad planctónica de la Laguna de Zempoala (Edo. de Mex. y Morelos), cuerpo de agua que se clasifica como cálido monomítico subtropical de segundo orden, con pH básico (> 7.5), transparencia alta y temperaturas que oscilan entre 15° y 22 °C (Flores-Burgos, 1997).

Según Torres-Orozco y Zanatta (1998), el Lago de Catemaco es tropical de aguas alcalinas (pH> 8.2) y eutrófico, con temperaturas que fluctúan entre los 21.5 y 30.5 °C, donde *B. havanaensis* es la especie dominante a lo largo del año y presenta las mayores densidades en los meses cálidos. Por otra parte, Sarma y Elías-Gutiérrez (1999) registran la presencia de esta especie en cuatro de los doce cuerpos de agua estudiados entre los meses de marzo y mayo de 1997 en la región centro-sur del estado de Quintana Roo. Las localidades fueron Puente Sorpresas, con temperatura de 23.7 °C; La Esperanza, con temperatura de 31 °C; Calakmul, con 26.4 °C y Kana con 31.2 °C. Por último, *B. havanaensis* se registra también en la laguna salobre de Mecoacán, Tabasco, donde la salinidad es mayor a 5 partes por mil y la temperatura promedio es de 25 °C (Sarma *et al.*, 2000).

B. havanaensis se ha registrado en el Canal Nacional de Xochimilco (Flores-Burgos *et al.*, 1998; Garza-Mouriño *et al.*, 2003), el cual se encuentra muy cercano a la zona ecológica de Xochimilco y tiene aproximadamente 20 m de ancho y de 2 a 2.5 m de profundidad. Según el trabajo realizado por Arcos Ramos, *et al.* (1995) se ha encontrado que el pH oscila entre 7.4 en primavera y 7.8 en otoño, mientras la temperatura del agua puede variar entre 17.7 °C y 22.1 °C. Pero estos valores pueden variar entre 15° y 25.0 °C dependiendo de las condiciones ambientales en el período del muestreo (Ramírez-García, Com. Per.).

Dado que el presente trabajo es el primero que se realiza en México sobre la ecología de *Brachionus havanaensis* y con el fin de evitar futuras dificultades, como las diversas controversias que se han generado debido a la carencia de material tipo disponible que permita clasificar cepas que aparentemente son muy semejantes como los morfotipos de *B. plicatilis* y *B. rotundiformis* (Ciros-pérez, 2001), se considera importante señalar que la cepa que se utilizó para la realización del presente estudio, se aisló a mediados de abril, del Canal Nacional de Xochimilco, Cd. de México (aproximadamente 6 meses previos al inicio de los experimentos).

La población de *B. havanaensis* en estudio se obtuvo a partir del aislamiento monoclonal de uno de los individuos encontrados en una muestra de 100 ml de agua del Canal Nacional, la cual se obtuvo filtrando 10 L de agua a través de una malla de 50 μm de apertura y concentrando el filtrado. La muestra se trasladó al laboratorio donde se aislaron 7 individuos de *B. havanaensis* y se colocaron separadamente en recipientes conteniendo 25ml de Medio EPA y 1.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *Chlorella vulgaris* como alimento. Diariamente se observó y cuantificó el número de individuos en cada una de las poblaciones que se lograron desarrollar a partir de la reproducción partenogénica de los rotíferos y al cabo de 10 días se eligió la población que había alcanzado el mayor número de individuos. Desde entonces, esta cepa se ha mantenido en el laboratorio en recipientes de vidrio con capacidad de 1L, conteniendo 600 ml de medio EPA, temperatura ambiente (de $22 \pm 2^\circ\text{C}$) e iluminación constante. Como alimento se ha utilizado la microalga *C. vulgaris* en concentración aproximada de 1.0×10^6 cel.ml⁻¹ adicionada cada tercer día. Con el fin de evitar la contaminación de la cepa, también cada tercer día se realiza el cambio total del medio con ayuda de una red de 50 μm de apertura.

Al ser el alimento una parte fundamental para el mantenimiento de cultivos de zooplankton, es importante señalar que el empleo de la cepa de *C. vulgaris* con registro No. CL-V-3 en el Departamento de cultivo de algas del CICESE (en Ensenada, Baja California Norte) como alimento de *B. havanaensis* se debe principalmente a las características favorables de forma y tamaño que presenta la microalga (Vega Quintero, 1996). Así mismo, se conoce que su valor nutrimental es adecuado para el cultivo de rotíferos (Isik *et al.*, 1999) y ha sido ampliamente utilizada en experimentos de crecimiento poblacional con otras especies del mismo género (Sarma y Rao, 1990; Rico-Martínez y Dodson, 1992; Pavón-Meza, 2000).

El cultivo de *C. vulgaris* se realiza continuamente en el laboratorio, utilizando para ello botellas plásticas de 2 L de capacidad conteniendo 1.5 L de Medio Bold (Borowitzka y Borowitzka, 1988) enriquecido con bicarbonato de sodio (Sarma, 1996) y se mantienen a $22 \pm 1^\circ\text{C}$, con aireación y luz difusa en forma continua. La microalga se deja crecer hasta su fase exponencial (aproximadamente 7 días) para garantizar una gran cantidad de células (aprox. 1.5×10^3 cels.ml⁻¹) y su buen estado nutricional (Larios Jurado, 1999). Entonces, se retira la aireación y las botellas se guardan en refrigeración durante cuatro días, lo que permite la sedimentación de las células para poder

decantarlas; con lo que se eliminan las toxinas u otros microorganismos presentes en el sobrenadante que pudieran ser dañinos para los rotíferos. Para hacer las diluciones correspondientes y obtener la densidad de alimento requerida en cada tratamiento, se utilizó medio EPA y para determinar la concentración del alga se hicieron los conteos de las células mediante una cámara de Neubauer (hematocitómetro) bajo el microscopio óptico (Umebayashy, 1973).

Capítulo II.

Efecto de la temperatura y la disponibilidad el alimento sobre la dinámica poblacional de *B. havanaensis*.

Introducción.

En todos los cuerpos de agua, la densidad y diversidad del zooplancton es el resultado de la influencia de numerosos factores, tanto abióticos (p. ej. temperatura y salinidad) como bióticos (p. ej. disponibilidad de alimento, competencia y depredación). La temperatura es un factor importante dentro de los ecosistemas acuáticos porque además de establecer la estratificación del agua, regula las tasas de reacción química y procesos biológicos (Lampert y Sommer, 1997). En México, donde la mayoría de los cuerpos de agua son someros (De la Lanza Espino y García Calderón, 2002), las fluctuaciones de temperatura y alimento pueden llegar a ser muy amplias y durante largos períodos de tiempo, influenciando de manera importante los ciclos de vida de las especies de rotíferos que los habitan (Ruttner-Kolisko, 1975; Roberton y Salt, 198; Merriman y Kirk, 2000).

Estudios en laboratorio han demostrado que en los organismos ectotermos, la adquisición de recursos, su absorción y transformación en crecimiento y reproducción, cambia de manera predecible con la temperatura (Ritchie, 1996). Entre los rotíferos, se ha encontrado por ejemplo, que a baja temperatura se prolonga la supervivencia y la fecundidad, mientras que a alta temperatura, se reduce la fecundidad, la supervivencia y el tiempo generacional (Hirayama y Kusano, 1972; Sarma y Rao, 1991), debido a que este factor influye directamente sobre el desarrollo embriológico (Walz, 1993). Lo cual se ha confirmado para especies como *B. calyciflorus* (Nogrady, *et al.* 1993), *B. patulus* (Sarma y Rao, 1990) y *Filinia terminalis* (Sanoamuang, 1993), mediante experimentos que se han llevado a cabo a intervalos de temperatura entre 15 y 25 °C.

Por otro lado, se conoce que los rotíferos planctónicos obtienen su alimento mediante la creación de corrientes, las cuales les permiten atraer pequeñas partículas (diámetro no mayor a 10 μ) hacia la región bucal (Wallace y Snell, 1991), por lo que la

densidad de partículas alimenticias de tamaño adecuado, es esencial para determinar la abundancia de especies filtradoras en el medio (Rothhaupt, 1990 y Rothhaupt y Lampert, 1992). Esta correlación positiva con la productividad primaria se conoce como el control ascendente "bottom-up" (Barnes y Hughes, 1999). Sin embargo, cuando la densidad de partículas alimenticias en el medio sobrepasa la tasa de filtración de los rotíferos (volumen de agua que filtra un animal para la obtención del alimento, en un tiempo determinado) se puede obstruir su sistema de filtración, disminuyendo así la tasa de ingestión (cantidad de biomasa o número de células consumidas por un animal en un tiempo determinado). Por eso, diversos estudios se han encaminado a cuantificar la máxima densidad de alimento, en la cual, la tasa de ingestión es directamente proporcional a la concentración de células en el medio (que se denomina concentración crítica), encontrado que a una temperatura aproximada de 20 °C y utilizando *Chlorella* como alimento, dicha concentración es de 5×10^5 cels.ml⁻¹ para *B. calyciflorus* y de 3×10^6 cels.ml⁻¹ para *B. rubens* (Starkweather, 1980).

En algunos trabajos se ha encontrado que la interacción entre temperatura y concentración de alimento afecta la tasa de consumo de alimento por los rotíferos; ya que mientras la temperatura altera indirectamente la viscosidad y difusión de partículas en el medio, la concentración de partículas alimenticias determina la tasa a la cual el consumidor encuentra su alimento (Montagnes *et al.*, 2001). Sarma y Rao (1991) analizaron el efecto combinado de temperatura y concentración de alimento sobre la historia de vida del rotífero *Brachionus patulus* y encontraron que el patrón reproductivo era una función directa de la cantidad de alimento, pero la magnitud del efecto del alimento, fue dependiente de la temperatura.

La correlación entre estrategias de historia de vida y el hábitat de los organismos es muy clara (Begon *et al.*, 1997; Lesica y Shelly, 1995) pues se ha visto que la madurez temprana se ve favorecida en ambientes donde la mortalidad de los adultos es relativamente alta o muy variable. Mientras algunos ambientes favorecen lento crecimiento, mayor edad de primera reproducción, baja tasa de reproducción y mayor tiempo de vida, otros seleccionan promedios de vida cortos, madurez temprana, alta fecundidad y mayor tasa reproductiva. Tanto Edmonson (1957) en estudios de campo como Halbach-Keup (1974) en estudios de laboratorio, han demostrado que la disponibilidad de alimento y la temperatura interactúan de tal manera que pueden estimular diversos procesos biológicos o causar rápidas disminuciones en muchas de las variables de la historia de vida de los rotíferos. Por ejemplo, tanto una baja

temperatura y alta disponibilidad de alimento, como una temperatura elevada y baja disponibilidad de alimento, pueden reducir la tasa de crecimiento del rotífero *Brachionus patulus*; mientras que una alta concentración de alimento y temperatura elevada, pueden permitir a la población de este rotífero, sobrevivir a través de prolongados períodos de tiempo (Sarma y Rao, 1990; 1991).

Conocer el efecto de diferentes factores ambientales sobre el crecimiento, fecundidad y madurez de los organismos, permite conocer la velocidad o la forma en que se da el flujo genético en una población; y con ello tener una medida de su eficiencia biológica “fitness” (Stearns, 1992). Pues en las poblaciones donde el crecimiento poblacional es independiente del número de individuos que las conforman, el valor de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional “ r ” es una medida conveniente de su eficiencia biológica; pero en poblaciones donde el crecimiento disminuye conforme aumenta el número de individuos que las forman, o que por algún factor, ese crecimiento se mantiene estable (r muy cercana a cero), la capacidad de carga (K) y/o la tasa reproductiva neta (R_0) pueden considerarse como una medida apropiada de su eficiencia biológica (Roff, 1992).

Dado que la abundancia de individuos en una población es un indicador importante de la relación que existe entre la población y el ambiente en que se desarrolla (Rabinovich, 1980), la demografía resulta ser la clave para la teoría de historia de vida. Es por ello que en el desarrollo del presente capítulo se tuvo como **objetivo particular**:

Evaluar el efecto combinado de temperatura y disponibilidad de alimento sobre el crecimiento poblacional y demografía de *B. havanaensis*, utilizando para ello, valores de temperatura y diferentes niveles de disponibilidad de alimento (*Chlorella vulgaris*), dentro del intervalo que se registra en su ambiente natural y que también han sido utilizados en experimentos con otras especies del mismo género.

Hipótesis:

Considerando que la temperatura y disponibilidad de alimento son factores ambientales que influyen de manera importante sobre la disyuntiva (“trade-off”) entre los atributos de historia de vida de los rotíferos (tales como supervivencia y reproducción), se espera que la interacción entre ambos factores tenga un efecto determinante sobre la dinámica poblacional de *B. havanaensis*.

Materiales y método.

Aunque se sabe que las poblaciones de rotíferos pueden responder rápidamente a los cambios de temperatura (Ruttner-Kolisko, 1975) e incluso continuar el crecimiento poblacional después de cambiar la temperatura en condiciones de laboratorio (Sarma y Rao, 1990), para evitar que variaciones en la temperatura, previas a los experimentos, pudieran afectar los resultados, durante 10 días antes del establecimiento del experimento, la población de *B. havanaensis* se aclimató a la temperatura correspondiente de cada tratamiento utilizado. Este periodo de aclimatación se ha utilizado con otras especies de rotíferos y garantiza que al menos 5 generaciones hayan nacido bajo las condiciones de temperatura establecidas (Hirayama y Kusano, 1972; Gilbert, 1996).

Los valores de temperatura utilizados fueron 15, 20 y 25 °C (± 1 °C), los cuales se mantuvieron estables mediante cámaras de incubación para D.B.O. (1-800-Lab-Line, Ambi-Hi-Lo-Chamber de Lab. Line Instruments, Inc.) y como alimento se utilizó *Chlorella vulgaris* en concentraciones de 0.5, 1.0 y 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹. Cabe señalar que en términos de contenido de carbono (COD), éstas concentraciones presentan valores entre 2.03 mgCL⁻¹ (para 0.5 X 10⁶ cel.ml⁻¹) y 8.03 mgCL⁻¹ (para 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹), los cuales se obtuvieron mediante la técnica descrita por Siewertsen (1979).

Cada tratamiento se realizó con cuatro repeticiones, dando un total de 36 unidades experimentales (3 temperaturas X 3 concentraciones de alimento X 4 repeticiones). Las unidades experimentales se mantuvieron con luz difusa de manera constante y consistieron en recipientes de plástico conteniendo 50 ml de medio EPA con la concentración de alimento correspondiente y 1 ind.ml⁻¹ como densidad inicial. Los rotíferos que se utilizaron en cada tratamiento fueron individuos de diversas edades provenientes de cada uno de los cultivos preexperimentales en fase de crecimiento exponencial.

Para conocer la abundancia de *B. havanaensis* como respuesta a la temperatura y disponibilidad de alimento, se cuantificó la densidad poblacional y se elaboraron las curvas de crecimiento poblacional correspondientes. Para ello, el conteo del número de individuos en la población (señalando el número de hembras y el número de huevos) se hizo cada 24 horas en forma manual, bajo un microscopio estereoscópico y con ayuda de una cámara para zooplancton y una pipeta Pasteur con bulbo (Yamasaki e Hirata, 1980). Los primeros 5 días se contó el total de individuos en la población y

posteriormente, según fue aumentando el número, se tomaron alícuotas de 1.0, 0.5 y 0.25 ml. Diariamente y hasta que la población empezó a declinar, después de hacer los conteos, se realizaba el cambio total del medio manteniendo así la concentración de alimento correspondiente lo más constante posible a lo largo del experimento. Para ello se filtraron los rotíferos con una red de 50 μ m tratando de causar el menor daño posible a la población.

Con los valores de densidad poblacional (No. de individuos.ml⁻¹) se elaboraron las gráficas de crecimiento poblacional, correspondientes a cada tratamiento y a partir de estos datos se obtuvieron las siguientes variables:

- Tasa intrínseca de crecimiento poblacional.- Valor obtenido de la intersección entre el eje de las "y" (densidad poblacional) y la línea de regresión de la tasa instantánea de crecimiento ($r = \ln (N_{t+1}/N_t)$) sobre la propia abundancia (N_t) (Caughley, 1980 en Hone y Sibly, 2002).
- Densidad poblacional Máxima (capacidad de carga, K).- Valor obtenido a partir de la intersección entre el eje de las "x" (tasa instantánea de crecimiento poblacional) y la línea de regresión de la tasa instantánea de crecimiento poblacional ($r = \ln (N_{t+1}/N_t)$) sobre la propia abundancia (N_t) (Caughley, 1980, en Hone y Sibly, 2002).

Se elaboraron las gráficas correspondientes a la correlación entre la razón de huevos/hembra ("Egg-ratio") y la densidad poblacional para cada día. Los resultados del valor de la correlación (β) se analizaron considerando diferencias estadísticas con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Con los valores obtenidos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y de la población máxima, se procedió al análisis estadístico mediante la aplicación de un análisis de varianza (ANOVA) de dos vías para dos factores fijos (temperatura y concentración de alimento) y su interacción. Cuando la diferencia entre las medias fue significativa, se procedió a realizar el análisis *post hoc* de Tukey para conocer la significancia de las diferencias entre pares de tratamientos. El análisis estadístico se hizo mediante el programa Statistica/w-5.0 y se consideraron diferencias con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Para el estudio correspondiente a la tabla de vida demográfica de *B. havanaensis* se utilizaron los valores de temperatura y densidad de alimento antes

mencionados. En recipientes con 20 ml de medio EPA, se colocaron las 6 repeticiones para cada caso, por lo que hubo un total de 54 unidades experimentales (3 temperaturas X 3 concentraciones de alimento X 6 repeticiones) los cuales se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los tratamientos correspondientes. Los experimentos se iniciaron con cohortes de 20 neonatos de 2 ± 1 h de edad, los cuales se obtuvieron a partir de un grupo de hembras ovígeras, aisladas previamente de una población preexperimental aclimatada, durante 10 días, a cada una de las temperaturas establecidas.

Cada 12 horas y hasta que murió el último individuo de *B. havanaensis*, en cada unidad experimental se contó el número de individuos vivos (en este caso hembras partenogénicas) y el número de huevos presentes. Las hembras adultas fueron transferidas a nuevo medio de cultivo con la cantidad de alimento correspondiente, mientras que las crías presentes fueron contabilizadas y retiradas del experimento. Con los datos que se obtuvieron, se elaboraron las curvas correspondientes de la supervivencia (l_x) y producción de crías por edad específica (fecundidad, m_x) y se compararon las tendencias. Además se calcularon las siguientes variables, según las fórmulas de Pianka (1978):

- **Variables relacionadas con supervivencia:**

- Esperanza de vida al nacer (T_x/n_x)

- Promedio de vida ($\sum l_x$)

- **Variables reproductivas:**

- Tasa reproductiva bruta = $\sum_{X=0}^{\infty} m_x$

- Tasa neta de reproducción (R_0)

$$R_0 = \sum_{X=0}^{\infty} l_x m_x$$

- Tiempo de generación (T)

$$T = \sum l_x m_x X / R_0$$

→ Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)

$$r = \sum_{X=0}^n e^{-rx}/xmx = 1$$

Los resultados obtenidos se analizaron estadísticamente mediante un ANOVA de dos vías para dos factores fijos (temperatura y concentración de alimento) y su interacción. En los casos donde la diferencia entre las medias fue significativa, se realizó un análisis *post hoc* de Tukey para conocer la significancia de las diferencias entre pares de tratamientos. Se utilizó el programa Statistica/w-5.0 y se consideraron diferencias con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Resultados.

En todos los tratamientos con diferente temperatura se observó un aumento en el crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, relacionado con el aumento en la disponibilidad de alimento (Fig. 2). Sin embargo, a 15 °C la población no creció más de 7 ind.ml⁻¹, mientras que cuando la temperatura utilizada fue más alta (20 y 25 °C), la densidad poblacional alcanzó cerca de 600 ind.ml⁻¹. Tanto en 20 como en 25 °C *B. havanaensis* mostró una tendencia similar en el crecimiento poblacional para cada uno de los valores de concentración de *C. vulgaris* utilizados (baja 0.5, media 1.0 y alta 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹); pero fue en el tratamiento de 25 °C con alta disponibilidad de alimento, donde la densidad poblacional del rotífero alcanzó valores superiores a los 600 ind.ml⁻¹.

En la Tabla 1 se puede observar que el efecto de los factores utilizados (temperatura y disponibilidad de alimento) fue altamente significativo, tanto en forma independiente como en su interacción, sobre la densidad poblacional máxima de *B. havanaensis*. En la Fig. 3 se observa que en el tratamiento de 20 °C, la densidad máxima que alcanza la población de *B. havanaensis* fue significativamente mayor (cerca de 100 veces más) a la del tratamiento de 15 °C (valores entre 1.8 ± 0.24 y 3.9 ± 0.8 en 15 °C y entre 129.9 ± 0.9 y 511.5 ± 38 ind.ml⁻¹ a 20 °C), pero semejantes a los valores de densidad poblacional máxima a 25 °C (entre 120 ± 3 y 558.7 ± 32 ind.ml⁻¹).

Es importante señalar que, en el tratamiento de 15 °C no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en los valores de densidad poblacional máxima del rotífero, respecto al incremento en la disponibilidad de alimento (Fig. 3), mientras que en los tratamientos de 20 y 25 °C, la densidad poblacional máxima aumentó significativamente, con relación al incremento en la concentración de *C. vulgaris* en el medio (de 129.9 ± 0.9 a 273 ± 23 y 511 ± 38 ind.ml⁻¹ respectivamente, en el tratamiento de 20 °C y de 120 ± 3 a 248.3 ± 25 y 558.7 ± 33 Ind.ml⁻¹, en el tratamiento de 25 °C).

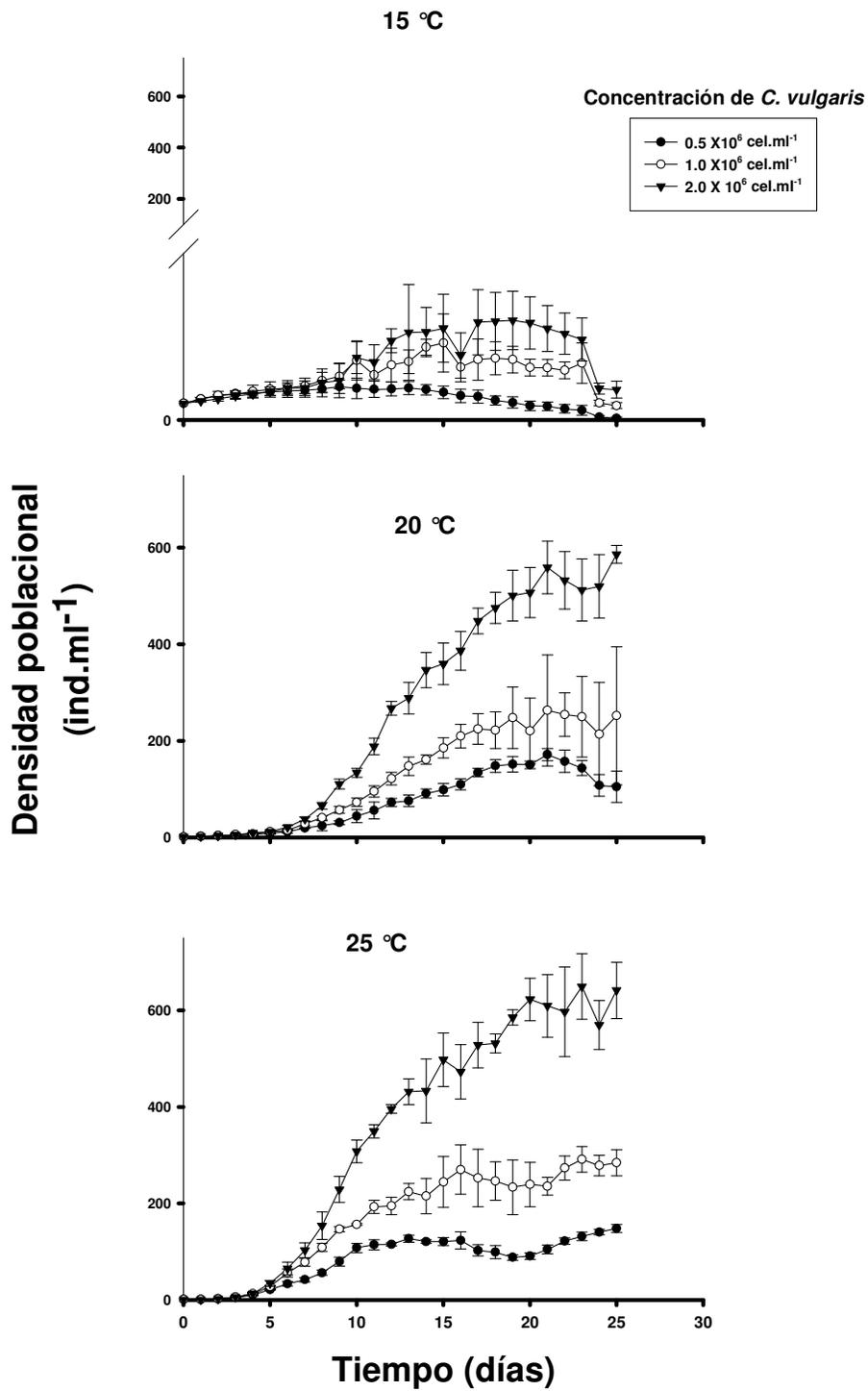


Fig. 2. Crecimiento poblacional de *Brachionus havanaensis* a diferentes valores de temperatura y concentración de alimento (*Chlorella vulgaris*). Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones.

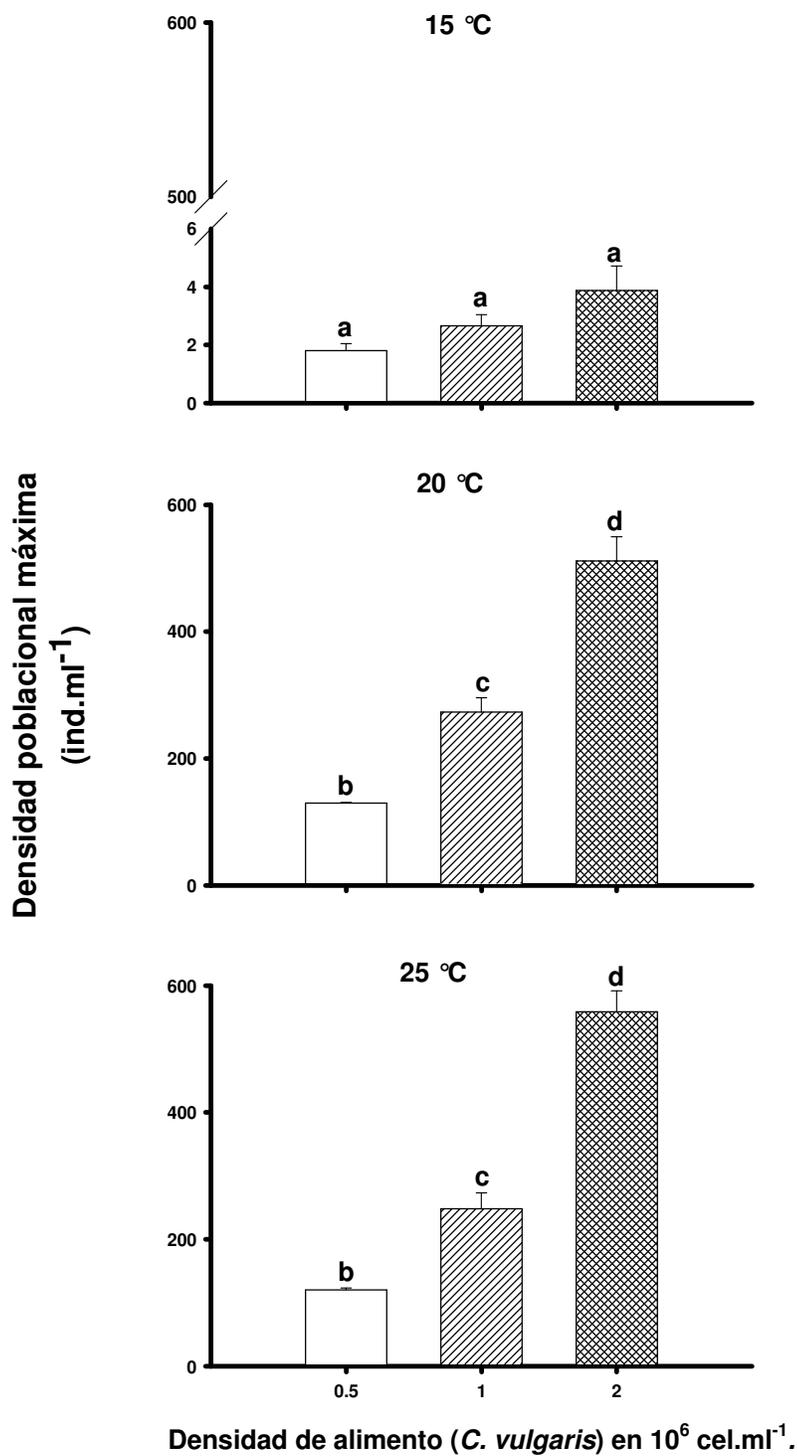


Fig. 3. Densidad poblacional máxima de *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura y disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos.

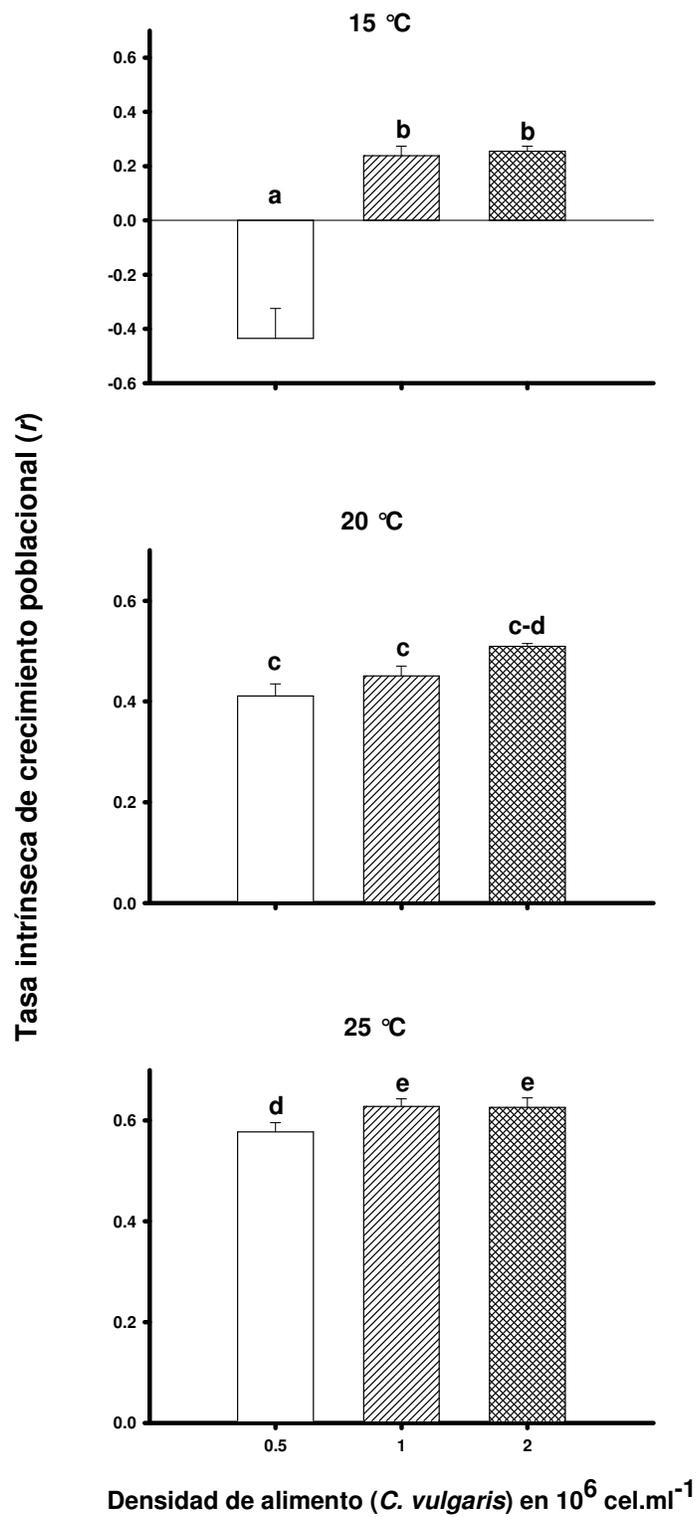


Fig. 4. Tasa intrínseca de crecimiento poblacional por día (r) de *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura y disponibilidad de alimento (*Chlorella vulgaris*). Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos.

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (<i>r</i>)					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Temperatura	2	2.26	1.13	656.54	0.0001
Alimento	2	0.58	0.29	166.78	0.0001
Interacción	4	0.72	0.18	101.03	0.0001
Error	27	0.05	0.00		
Densidad poblacional máxima					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	P
Temperatura	2	717900.5	358950.25	361.67	0.0001
Alimento	2	471707.94	235853.97	237.64	0.0001
Interacción	4	236373.28	59093.32	59.54	0.0001
Error	27	26797.23	992.49		

Tabla 1. Resultados del ANOVA de dos vías aplicado a las variables de tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) y densidad poblacional máxima de *B. havanaensis* a diferentes valores de temperatura y densidad de alimento (*C. vulgaris*).

En los resultados obtenidos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), también se encontró un efecto altamente significativo ($p < 0.001$) de la temperatura y la disponibilidad de alimento, tanto en forma independiente como en su interacción (Tabla 1). En la Fig. 4 se observa que a bajos niveles de disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) y baja temperatura (15 °C), la tasa intrínseca de crecimiento poblacional presentó el valor significativamente más bajo (-0.43 ± 0.1), mientras que a alta temperatura (25 °C) y alta concentración de *C. vulgaris* (2.0×10^6 cel.ml⁻¹) se obtuvo el valor más alto (0.63 ± 0.02). Cabe señalar que en el tratamiento de 15 °C, aún cuando los valores de r se hicieron positivos debido al incremento en la concentración de *C. vulgaris* (0.23 ± 0.03 a 1.0×10^6 cel.ml⁻¹ y 0.26 ± 0.02 a 2.0×10^6 cel.ml⁻¹), éstos siguieron siendo significativamente menores respecto a los otros tratamientos. En el tratamiento de 20 °C no se encontró un cambio significativo ($p > 0.05$) entre los valores de r (entre 0.41 ± 0.02 y 0.51 ± 0.006) al aumentar la disponibilidad de alimento, pero sí en el tratamiento de 25 °C, al aumentar la concentración de alimento de 0.5 a 1.0×10^6 cel.ml⁻¹ (de 0.58 ± 0.02 a 0.63 ± 0.02 , respectivamente)

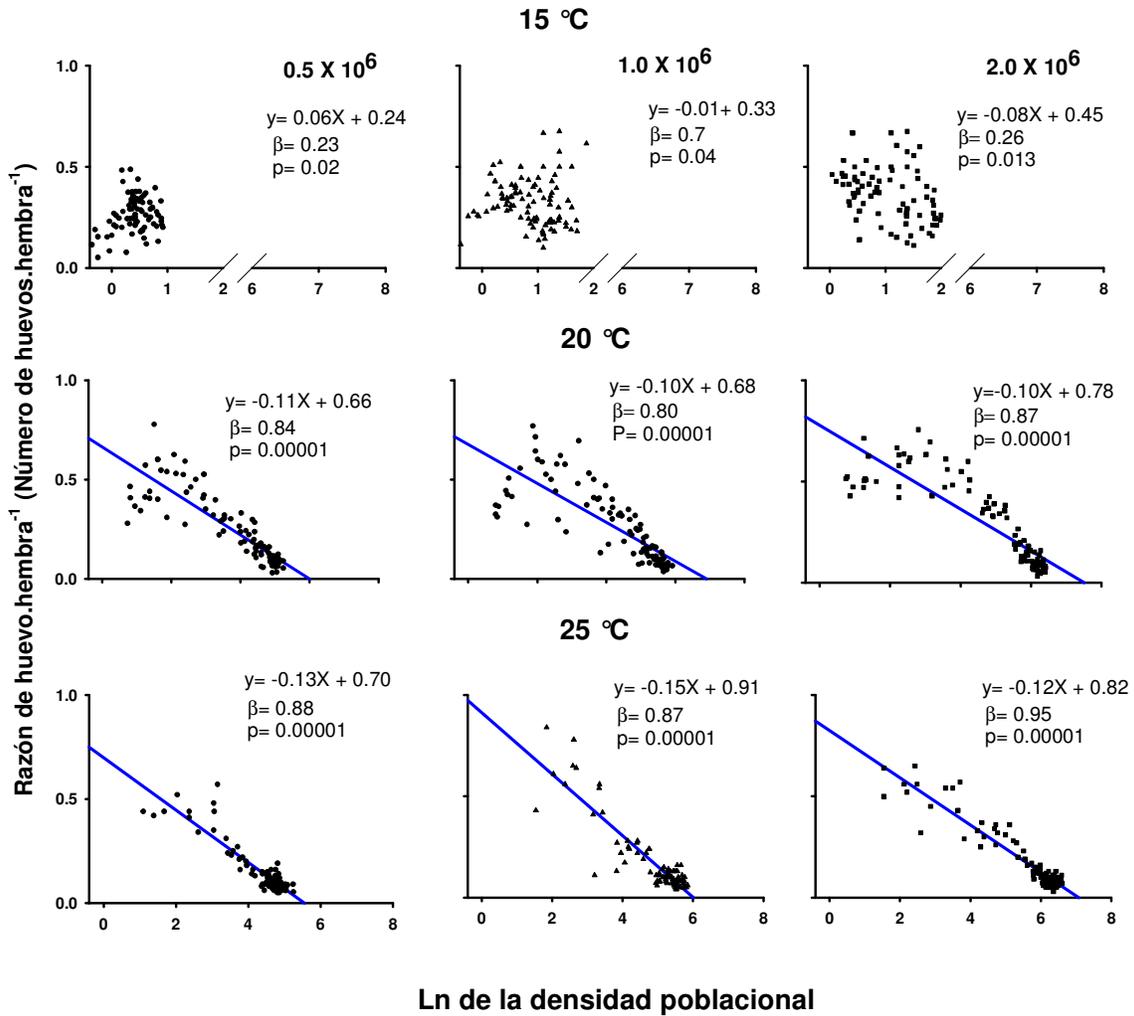


Fig. 5. Correlación entre la razón de huevos/hembra (“Egg-ratio”) y el Ln de la densidad poblacional de *B. havanaensis*, a diferentes niveles de disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) y temperatura.

De los resultados obtenidos de la correlación entre la razón de huevos/hembra o “egg-ratio” y la densidad poblacional de *B. havanaensis* (Fig. 5) se encontró que, cuando la temperatura fue de 20 y 25 °C, en todos los tratamientos hubo una correlación logarítmica inversa significativa ($\beta > 0.6$).

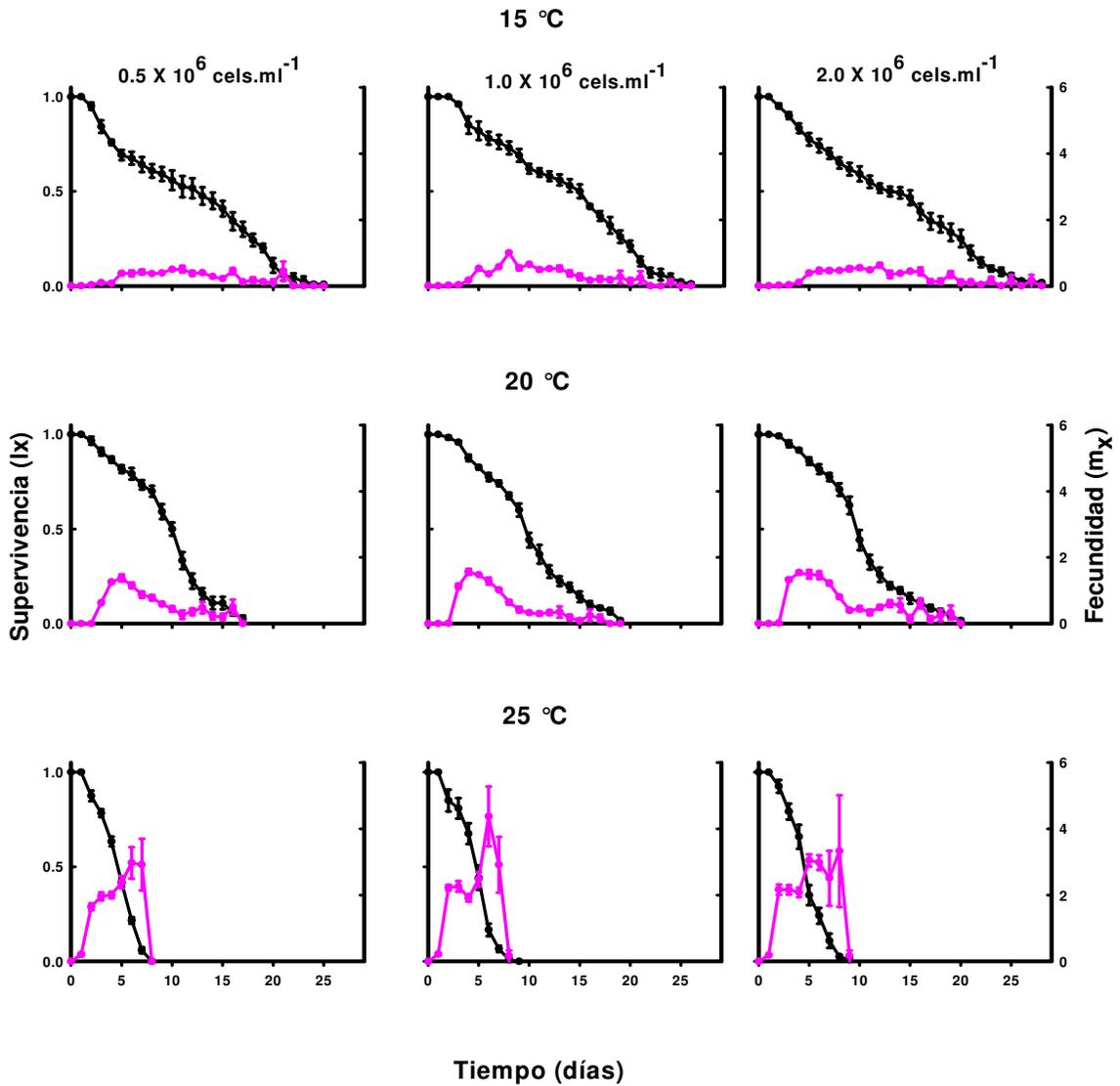


Fig. 6. Valores de la supervivencia y fecundidad de *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura y densidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores representan el promedio \pm la desviación estándar de seis cohortes.

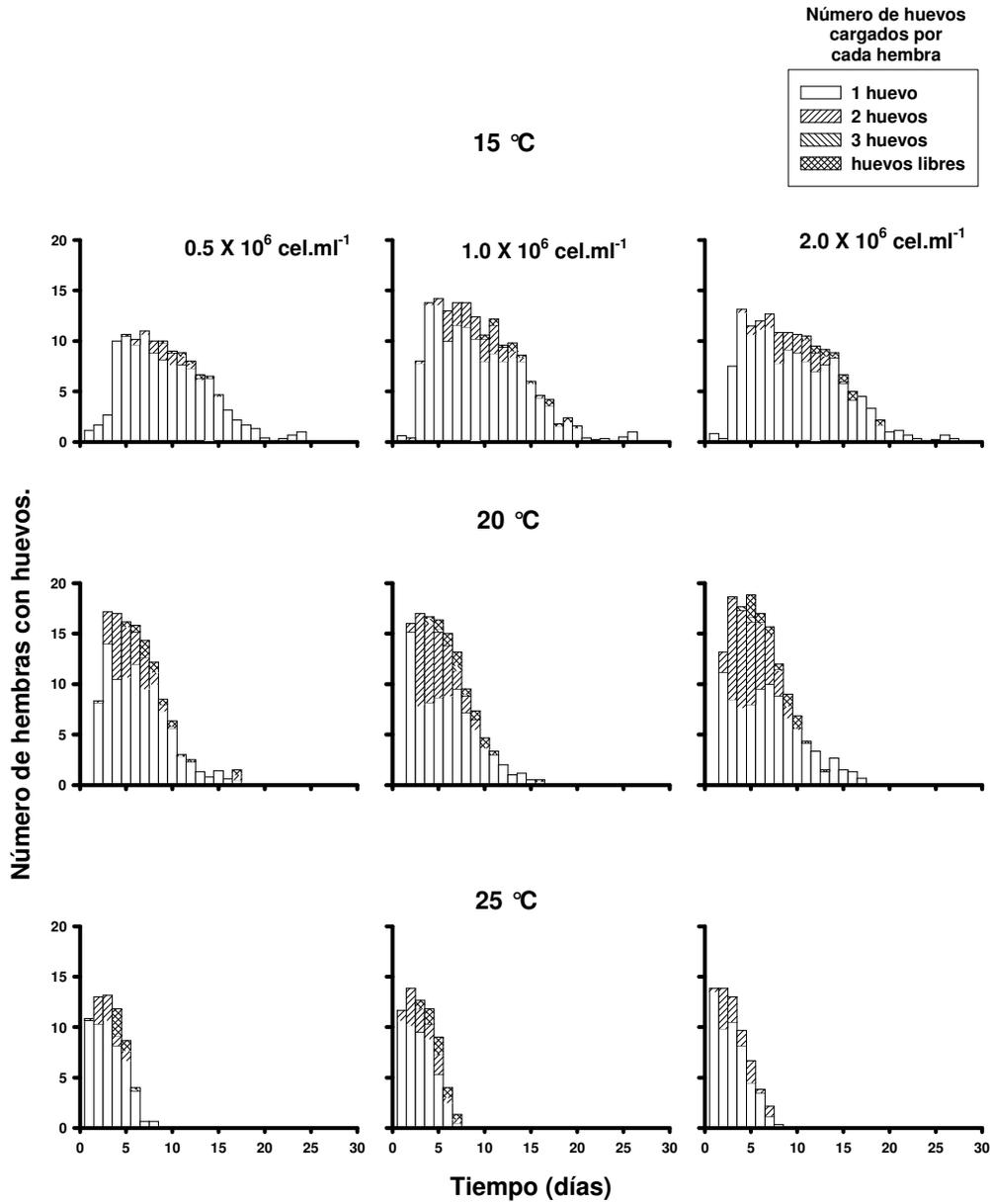


Fig. 7. Número de hembras de *B. havanaensis* con huevo y el número correspondiente de huevos cargados por cada una, en el experimento de tabla de vida a diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento. Los valores representan el promedio de seis cohortes.

En las curvas correspondientes a la supervivencia (lx) y producción de crías por edad específica (fecundidad, mx ; Fig. 6), obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* en los tratamientos con diferentes valores de temperatura y disponibilidad de *C. vulgaris* (ver apéndice 3) se observa que, el efecto de la disponibilidad de alimento es pequeño respecto al de la temperatura. La supervivencia del rotífero disminuyó notablemente con relación al aumento en la temperatura utilizada, pues cuando la temperatura fue de 15 °C, la población sobrevivió hasta 25 días; mientras que a 25 °C la supervivencia solo llegó hasta el día 9 (casi una tercera parte de tiempo del resultado anterior). La fecundidad mostró una tendencia inversa a la supervivencia, ya que el número de crías.hembra⁻¹.día⁻¹ aumentó conforme a los valores de temperatura. A 15 °C los rotíferos mostraron una fecundidad baja (menos de una cría.hembra⁻¹.día⁻¹) pero casi constante durante los 27 días vida de las hembras; cuando la temperatura aumentó a 20 °C esta tendencia cambió hacia una mayor fecundidad (casi 2 crías.hembra⁻¹.día⁻¹) entre el 3er. y el 10o. día de vida y finalmente, cuando se incrementó la temperatura a 25 °C, la fecundidad se elevó a casi 4 crías.hembra⁻¹.día⁻¹ entre el 5o. y 9o. día.

En la Fig. 7 se observa que, en cada una de las temperaturas utilizadas, se presentó un aumento en el número de hembras con huevo en la medida en que aumentó la disponibilidad de alimento. En el tratamiento de 20 °C, en todas las concentraciones de *C. vulgaris* utilizadas, se presentó gran cantidad de hembras con huevos (> 15) durante los días de mayor fecundidad; pero fue en el tratamiento con 2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris* en donde se registró el mayor número de hembras cargando dos y hasta tres huevos.

Los resultados del ANOVA de dos vías aplicado a las variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* (Tablas 2 y 3) muestran que hubo un efecto significativo ($p < 0.05$) de cada uno de los factores utilizados, pero no así de su interacción. Al comparar las medias de los tratamientos se observó que, con el aumento en la temperatura, los valores del promedio de vida, esperanza de vida al nacer y tiempo de generación disminuyeron significativamente ($p < 0.001$; Fig. 8); mientras que los valores de la tasa de reproducción (tanto bruta como neta) y de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional aumentaron significativamente ($p < 0.001$; Fig. 9).

Por otro lado, con el aumento en la disponibilidad de alimento en el medio; a excepción del tiempo de generación y tasa reproductiva bruta, la tendencia en las demás variables analizadas (Figs. 8 y 9) fue que se presentó un aumento significativo

de las medias ($p < 0.05$) al aumentar, de 0.5 a 1.0×10^6 cel.ml⁻¹, la concentración de *C. vulgaris* en el medio; pero no así ($p > 0.05$) cuando la concentración de ésta aumentó de 1.0 a 2.0×10^6 cel.ml⁻¹.

Promedio de vida					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Temperatura	2	602.58	301.29	375.68	0.0001
Alimento	2	6.52	3.26	4.06	0.02
Interacción	4	5.44	1.36	1.70	0.17
Error	45	36	0.80		
Esperanza de vida					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Temperatura	2	602.58	301.29	381.35	0.0001
Alimento	2	6.18	3.09	3.91	0.03
Interacción	4	6.32	1.58	2.00	0.11
Error	45	35.55	0.79		
Tasa bruta de reproducción					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Temperatura	2	873.9	436.95	59.63	0.0001
Alimento	2	81.38	40.69	5.55	0.007
Interacción	4	23.84	5.96	0.81	0.5
Error	45	329.85	7.33		
Tasa neta de reproducción					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	P
Temperatura	2	128.30	64.15	64.84	0.0001
Alimento	2	17.99	9.00	9.09	0.0001
Interacción	4	5.73	1.43	1.45	0.23
Error	45	44.52	0.99		

Tabla 2. Resultados del ANOVA de dos vías, aplicado a algunas variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* (ver en el Apéndice 3), utilizando diferentes valores de temperatura y densidad de *C. vulgaris* como alimento.

Tiempo de generación					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	P
Temperatura	2	354.82	177.41	1165.45	0.0001
Alimento	2	1.52	0.76	4.98	0.011
Interacción	4	0.95	0.24	1.56	0.2
Error	45	6.75	0.15		
Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Temperatura	2	2.2	1.1	543.53	0.00001
Alimento	2	0.042	0.021	10.51	0.0002
Interacción	4	0.008	0.002	1.02	0.41
Error	45	0.09	0.002		

Tabla 3. Resultados del ANOVA de dos vías, aplicado a algunas variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* (ver en el Apéndice 3), utilizando diferentes valores de temperatura y densidad de *C. vulgaris* como alimento.

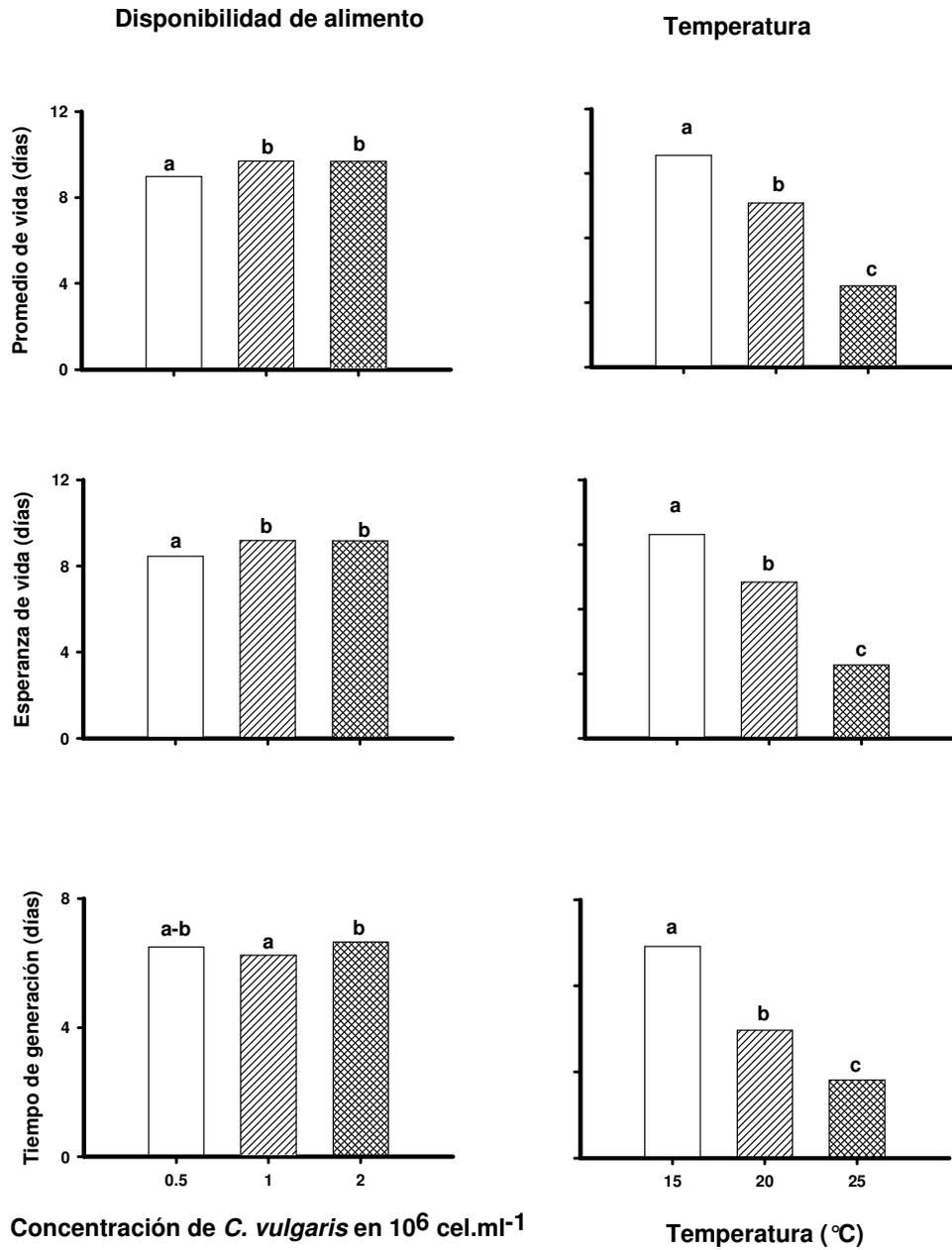


Fig. 8. Efecto de la temperatura y la disponibilidad de alimento. (*C. vulgaris*) sobre cada una de las variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* (ver tablas en el Apéndice 3). Los valores indican el promedio de las medias en los tratamientos. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos ($p < 0.05$).

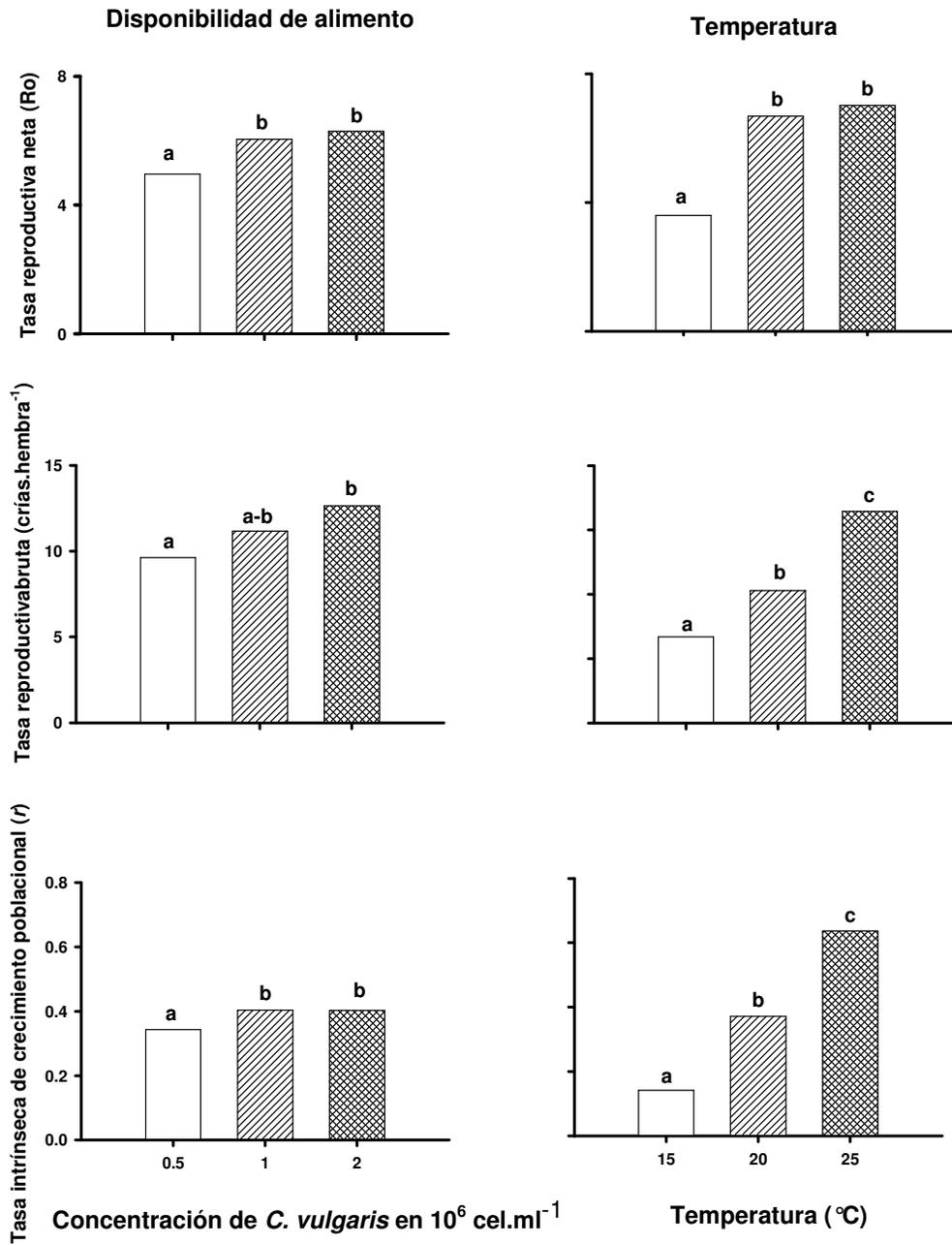


Fig. 9. Efecto de la temperatura y la disponibilidad de alimento. (*C. vulgaris*) sobre cada una de las variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* (ver tablas en el Apéndice 3). Los valores indican el promedio de las medias en los tratamientos. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos ($p < 0.05$).

El promedio de vida significativamente más largo (casi 14 días) en la población de *B. havanaensis* se encontró a 15 °C (Fig. 8), pero este valor disminuyó significativamente ($p < 0.001$) cuando la temperatura fue de 20 °C (a 10 días aproximadamente) y a 25 °C se encontró el promedio de vida significativamente más corto (5 días aprox.). En los valores de la esperanza de vida al nacer (Fig. 8), el efecto de los factores fue el mismo, sólo que los valores disminuyeron significativamente, de aproximadamente 12 días en 15 °C a 4.5 días en 25 °C.

En la Fig. 8 también se observó la misma tendencia en los resultados del tiempo de generación. El valor significativamente más corto (cerca de 4 días), se encontró en el tratamiento de 25 °C; pero este valor se incrementó significativamente (a 6 días aprox.) cuando la temperatura fue de 20 °C y finalmente, el tiempo de generación significativamente más largo (10 días aprox.) se encontró en el tratamiento de 15 °C.

A 15 °C, los valores de las tasas reproductivas bruta y neta (Fig. 9) fueron los menores significativamente (6.7 y 3.6, respectivamente). Los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r), aumentaron con relación al aumento en la temperatura, siendo a 25 °C donde se presentó el valor más alto (0.64).

Análisis de resultados.

De manera general se puede señalar que, a excepción del tratamiento con baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) y baja temperatura (15 °C), las curvas de crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Fig. 2), mostraron la forma típica de crecimiento sigmoideal. Esta forma es característica de las poblaciones de rotífero que se mantienen en laboratorio, donde la regulación del crecimiento de la población, depende de su misma densidad (Snell *et al.*, 2001; Yoshinaga *et al.*, 2001). De manera general se puede observar que en cada curva se presentó un periodo “lag fase” de aproximadamente 5 días, seguido de una fase exponencial que varió entre 5 y 10 días según el tratamiento utilizado; entonces, la población alcanzó una fase estacionaria y la curva comenzó a declinar.

En la Fig. 3 se puede observar que, en el tratamiento de menor disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) la densidad poblacional máxima que alcanzó *B. havanaensis* a 15 °C fue de 1.8 ± 0.2 ind.ml⁻¹, mientras que a 20° y 25 °C alcanzó densidades de casi 130 ind.ml⁻¹. Por lo que es razonable especular que cuando la temperatura es baja, es la disminución en su metabolismo y no la disponibilidad de alimento, lo que limita el crecimiento poblacional del rotífero en estudio. Lo cual coincide con la clasificación de cálido-estenotérmico que Ruttner-Kolisko (1974) y De Ridder (1981) han dado a la especie.

En general, se sabe que la abundancia numérica de una especie del zooplancton depende de la disponibilidad de alimento, la temperatura y el tamaño corporal, y que, bajo condiciones similares, el zooplancton de mayor tamaño se encuentra en menor número. Por ejemplo, Nandini y Sarma (2003) observaron que *Daphnia laevis* (un cladóceros de gran tamaño) alcanzó picos de abundancia de menos de 4 ind.ml⁻¹, mientras que en las mismas condiciones experimentales, la especie pequeña *Alona rectangula* alcanzó picos de abundancia mayores de 70 ind.ml⁻¹.

De diversos estudios sobre rotíferos, se sabe que los miembros de la familia Brachionidae, con una longitud del cuerpo de 75 a 250 µm pueden alcanzar densidades de 50 a 2000 ind.ml⁻¹ cuando se cultivan en concentraciones de alimento entre 0.5 y 4.5×10^6 cel.ml⁻¹ (Dumont *et al.*, 1995; Sarma *et al.*, 1996). En el presente estudio, la población del rotífero *B. havanaensis*, el cual tiene un tamaño corporal que cae en el intervalo mencionado (~200 µm, en Sarma *et al.*, 2003), alcanzó densidades cercanas a los 600 ind.ml⁻¹. Esta información es de importancia particular para la selección de

especies para la acuicultura, donde la máxima densidad que alcanza una población es más importante que su tasa de crecimiento.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) fue sensible a la influencia de temperatura y disponibilidad de alimento, tanto en el experimento de crecimiento poblacional como en el de tabla de vida (Tablas 1 y 3). Dependiendo de los tratamientos utilizados, la población de *B. havanaensis* presentó valores de r entre -0.43 y 0.66 (Figs. 4 y 9), los cuales caen dentro de los valores que están registrados por Miracle y Serra (1989) para el género, los cuales, independientemente del método utilizado para calcularlos, han sido menores a 0.9 .

La importancia de la disponibilidad de alimento sobre la dinámica poblacional del zooplancton en lo general y de los rotíferos, en particular, ha recibido una atención considerable por los limnólogos desde los trabajos clásicos de Edmondson (1946, 1957). Según lo señalan Merriman y Kirk (2000), una población se encuentra limitada en un recurso si un aumento en la disponibilidad de éste, provoca un aumento en la tasa de crecimiento, por lo que en su medio natural, el control de las poblaciones de rotíferos por efecto de la limitación de alimento puede estar dado por los hábitos alimenticios de las diferentes especies.

En la Fig. 4 se observa que, a cada valor de temperatura utilizado, cuando la concentración de *C. vulgaris* aumentó de 1.0 a 2.0×10^6 cel.ml⁻¹, no hubo algún cambio significativo en los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r); pero en los tratamientos de 15 y 25 °C, al incrementar de 0.5 a 1.0×10^6 cel.ml⁻¹ la concentración de *C. vulgaris*, se presentó un aumento significativo en el valor de r . Lo que, considerando lo antes mencionado, indica que a 15 y 25 °C, por debajo de 1.0×10^6 cel.ml⁻¹, el recurso alimenticio es limitante para el crecimiento poblacional.

Debido a la influencia que la temperatura tiene sobre la demanda metabólica de los organismos (Walz, 1993), se encontró una mayor influencia de la temperatura que de la disponibilidad de alimento sobre los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) de *B. havanaensis*. El aumento en el valor de r por efecto del incremento en la temperatura, que se encontró en el presente estudio, también se ha observado en otras especies pertenecientes al mismo género, como *Brachionus plicatilis* (Hirayama y Kusano, 1972) y *B. patulus* (Sarma y Rao, 1991).

Pensando en la posibilidad futura de utilizar la cepa de *B. havanaensis* aislada para el presente trabajo en actividades de acuicultura, es importante señalar que, bajo las condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento utilizadas, se encontró el

valor más alto de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ($r = 0.63$) y la mayor densidad poblacional (558.7 ± 33) en el tratamiento de mayor temperatura ($25\text{ }^{\circ}\text{C}$) y alta disponibilidad de alimento ($2.0 \times 10^6\text{ cel.ml}^{-1}$ (8.03 mgC.l^{-1}) de *C. vulgaris*; Figs. 3 y 4).

De acuerdo con Seitz y Halbach (1973) la regulación de la población depende poco de la mortalidad, pero mucho de los cambios en la natalidad, los cuales se reflejan en el cambio de la razón huevos/hembra conforme aumenta la densidad poblacional. En estudios recientes se considera que los factores que causan los efectos de dependencia de la densidad en poblaciones de laboratorio son la limitación del alimento disponible, la presencia de autotoxinas y la formación de huevos de resistencia (King y Snell, 1980; Snell y Serra, 1998; Snell *et al.*, 2001), que por lo general llevan a una relación inversa entre la razón de huevos/hembra y la abundancia poblacional. En el presente trabajo se observó claramente esta tendencia en los tratamientos de 20° y 25°C (Fig. 5); sin embargo, en los tratamientos de $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ no se encontró una relación significativa debido, principalmente, a que las bajas densidades alcanzadas por la población de *B. havanaensis* no fueron suficientes para causar la limitación del recurso alimenticio.

La razón de huevos/hembra es ampliamente utilizada, no solo para estimar los patrones de fecundidad en una población (Lampert y Sommer, 1997), sino también para evaluar el estado de salud de cultivos masivos de zooplancton (Snell *et al.*, 1987); sin embargo, en la mayoría de estudios sobre rotíferos, el valor de la tasa de huevos no se encuentra incluido debido a la dificultad de obtener datos confiables, especialmente de especies no planctónicas (Sarma y Nandini, 2002).

Se sabe que un gran número de factores, tales como disponibilidad de alimento (Ooms-Wilms *et al.*, 1999), temperatura (Morales-Baquero *et al.*, 1995) y la presencia de tóxicos (Luna Andrade *et al.*, 2002), influyen sobre la razón de huevos/hembra en condiciones naturales y de laboratorio. En los resultados obtenidos a partir del registro del número de huevos por cada hembra ovígera en el experimento de tabla de vida (Fig. 7), se observó que, de manera similar a los resultados obtenidos por Sarma y Rao (1990 y 1991), en el tratamiento de $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ y elevada disponibilidad de alimento ($2.0 \times 10^6\text{ cel.ml}^{-1}$) se presentó el mayor número de huevos por hembra (hasta $3\text{ huevos.hembra}^{-1}$). A la misma disponibilidad de alimento, pero mayor temperatura ($25\text{ }^{\circ}\text{C}$), se redujo esta tasa, debido seguramente a que al aumentar la tasa metabólica de los organismos, existe una mayor rapidez de eclosión en los huevos (Walz, 1993). Es importante de señalar este efecto, debido a que pudo ser la causa de que en el

tratamiento de 25 °C y 2×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris* se dieran las tasas más altas de reproducción neta y de crecimiento poblacional (Figs. 8 y 9).

En la mayoría de estudios sobre rotíferos, los datos sobre crecimiento poblacional y tabla de vida se presentan de manera independiente y sólo algunos estudios consideran ambos aspectos simultáneamente (p. ej. Dumont y Sarma, 1995). En el presente trabajo no se encontró un efecto significativo de la interacción de los factores (Temperatura X Alimento) sobre cada una de las variables de la tabla de vida analizadas (Tablas 2 y 3), lo cual resulta de gran interés, ya que en la dinámica poblacional sí se presenta la interacción de éstos dos factores (Tabla 1). Esta diferencia se debe, por un lado, a que en los experimentos de tabla de vida se utilizan cohortes, por lo que el efecto se observa sobre una clase de edad y no sobre las diferentes que componen una población; y por otro lado, la disminución de recursos que se da en una población como resultado del aumento en el número de individuos que la componen y que provoca que ciertas interacciones lleguen a ser más significativas, no ocurre o es mínima cuando se hace un estudio de tabla de vida, ya que los nuevos individuos (crías) son retirados y, por lo tanto, los adultos que van sobreviviendo no experimentan limitación de los recursos. Es por ello que los estudios del crecimiento poblacional y de tabla de vida demográfica que se llevan a cabo bajo las mismas condiciones experimentales, son complementarios entre sí, pues como lo señalan Halbach *et al.* (1981), la dinámica poblacional actúa como una “lupa” para los pequeños cambios que se presentan entre los atributos de historia de vida de los individuos y que, al sumarse entre cientos de ellos, pueden detectarse como una expresión a escala poblacional.

De los resultados obtenidos en el presente estudio, es posible suponer que los pequeños valores de r que se obtuvieron en el tratamiento de 15 °C, se debieron principalmente a la baja fecundidad (m_x ; Fig. 6) y al mayor tiempo de generación (Fig. 8) de *B. havanaensis*, ya que en estudios con diferentes especies de rotíferos se ha encontrado que a mayor temperatura, tanto la fecundidad alta como la reproducción a edad temprana contribuyen a que el valor de r sea elevado. Por ejemplo, Duncan (1989) menciona que el número de crías producidas entre diferentes especies del género *Brachionus* puede variar de 2 a 6 por día. En el presente estudio se encontró que *B. havanaensis* produce entre 1 y 5 crías.hembra⁻¹.día⁻¹ (Fig. 6), dependiendo de las condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento en que se desarrollan; también se observa que hubo una mayor producción de crías en relación con el aumento en la disponibilidad de alimento, lo cual es semejante a otras especies como *B. calyciflorus*

(Guisande y Mazuelos, 1991) y *B. patulus* (Sarma y Rao, 1991), pero diferente en *B. variabilis* (Sarma y Nandini, 2001), en el que se ha registrado una relación inversa.

El tiempo generacional de *B. havanaensis* se redujo casi a una tercera parte cuando la temperatura aumentó de 15° a 25 °C (Fig. 8) y de manera similar, se ha encontrado que en *Hexarthra fennica* el tiempo de generación disminuye casi a una cuarta parte cuando la temperatura aumenta de 15° a 25 °C y en *B. patulus* disminuye de ~10 días cuando la temperatura es de 15 °C a ~7 días cuando la temperatura es de 25 °C (Sarma y Rao, 1991).

Comparando la duración de la vida entre los rotíferos, se ha encontrado que generalmente es mayor en los braquiiónidos que en los organismos carnívoros del género *Asplanchna* y *Asplachnopus*, (Dumont y Sarma, 1995). También se ha demostrado que el aumento en la temperatura reduce el promedio de vida en muchas especies de rotíferos, por ejemplo, *B. plicatilis* sobrevivió casi 30 días a 10 °C, pero solo 14 días a 25 °C. (Hirayama y Kusano, 1972; Hirayama *et al.*, 1973) y en *Hexarthra fennica* se encontró que el promedio de vida disminuye a una tercera parte (de 300 a 100 horas) cuando la temperatura aumenta de 15 a 25 °C (Ruttner-Kolisko, 1975). En el presente trabajo se encontró que, al aumentar la temperatura de 15 a 25 °C, el promedio de vida de *B. havanaensis* disminuyó cerca de una tercera parte (Fig. 8). Esta observación también es semejante a los valores encontrados en *B. patulus* y *Filinia*, en los cuales, al aumentoar en cerca de 10 °C la temperatura, se redujo considerablemente su promedio de vida (Sarma y Rao, 1991; Sanoamuang, 1993).

Por otro lado, es probable que los valores más altos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) que presentó *B. havanaensis* en el tratamiento de 25 °C (Figs. 3 y 9) se hayan ocasionado por el incremento en la reproducción, pues en ese tratamiento se presentó la mayor tasa reproductiva neta (R_0 ; Fig. 9) y tanto en *B. plicatilis* (Hirayama *et al.*, 1973) como en *B. patulus* (Dumont y Sarma, 1995) se ha encontrado la misma tendencia.

El hecho de que, a 15 °C no hubo aumento en los valores de la tasa reproductiva neta, cuando la disponibilidad de *C. vulgaris* se incrementó, también sugiere que en ese tratamiento, fue la temperatura y no la disponibilidad de alimento, el factor limitante para la producción de crías.

En general, las curvas de fecundidad observadas en *B. havanaensis* (Fig. 6), son similares a las observadas para otras especies del mismo género, tales como *B. calyciflorus* (Halbach *et al.*, 1981), *B. plicatilis* (King, 1982) y *B. patulus* (Sarma y Rao,

1991). Esto se explica porque el patrón de producción de las crías en los rotíferos depende de las condiciones ambientales en las que se desarrollan, pues se ha encontrado una disyuntiva “trade-off” entre el tiempo de vida y la fecundidad (Kirk, 1997; Yoshinaga *et al.*, 2000). Por ejemplo, cuando la temperatura fue elevada, el promedio de vida de *B. havanaensis* fue corto y la tasa de producción de crías alta; pero a baja temperatura, su periodo de vida se alargó y la tasa reproductiva disminuyó. Lo cual indica que, en su hábitat natural, es en los meses cálidos del verano cuando se puede esperar la mayor cantidad de individuos pertenecientes a esta población.

Aún en condiciones de baja disponibilidad de alimento, a 15 °C la producción de crías fue constante durante los más de 20 días de vida del rotífero (Fig. 6), pero se redujo a 15 y 10 días cuando la temperatura aumentó a 20° y 25 °C respectivamente. Esto le confiere a la población de *B. havanaensis* la posibilidad de que, si no hay otra fuente de mortalidad en el ambiente, la población puede llegar a mantenerse durante temporadas de baja temperatura y volver a crecer cuando las condiciones de temperatura aumenten.

Conclusiones.

- Los factores de temperatura y disponibilidad de alimento tienen un efecto significativo, tanto en forma independiente como en su interacción, sobre las variables de la dinámica poblacional del rotífero *B. havanaensis* aislado del Canal Nacional de Xochimilco, Cd. de Méx.
- Los resultados sugieren que la población de *B. havanaensis* utilizada en este estudio, presenta mayor crecimiento cuando las condiciones de temperatura son de 20 °C o más, por lo que es en la época de verano cuando se puede esperar la mayor abundancia de individuos pertenecientes a ésta población, en el Canal Nacional de Xochimilco.
- La población de *B. havanaensis* utilizada en este estudio tiene mayor promedio de vida (~ 14 días) a 15 °C y alta disponibilidad de *C. vulgaris* (entre 1.0 y 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹), que junto con los bajos valores de la tasa reproductiva neta que se encontraron, sugieren la posibilidad de que esta población pueda subsistir durante las temporadas frías y crecer cuando la temperatura es mayor y más favorable.
- El crecimiento poblacional de *B. havanaensis* se limita por la temperatura, cuando ésta es de 15 °C y por la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) cuando ésta es de 0.5 X 10⁶ cel.ml⁻¹.
- De los valores en temperatura y disponibilidad de alimento utilizados, el mayor crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (considerando los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y máxima densidad poblacional) se obtiene cuando la temperatura es de 25 °C y la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) es de 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹.
- De los valores en temperatura y disponibilidad de alimento utilizados, el menor crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (considerando los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y máxima densidad poblacional) se obtiene cuando la temperatura es de 15 °C y la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) es de 0.5 X 10⁶ cel.ml⁻¹.

Capítulo III.

Efecto combinado de la temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador (*Asplanchna girodi*) sobre los cambios en la morfología de *Brachionus havanaensis*.

Introducción.

Dentro de las características de historia de vida, el tamaño de los organismos es de gran importancia, pues es el resultado de la presión selectiva y además, se reconoce su influencia sobre otras características de historia de vida, tales como el tiempo de generación y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (Lynch, 1980; Begon y Mortimer, 1986; Roff, 1992). Por ejemplo, durante el crecimiento en la fase juvenil, muchos organismos enfrentan una disyuntiva “trade-off” entre reproducirse a temprana edad, pero a un tamaño menor y reproducirse a mayor edad, pero a un tamaño mayor (Stearns, 1992).

El crecimiento corporal en los rotíferos, al igual que todos los organismos eutéicos, se da únicamente por el aumento de tamaño en las células y el hecho de que no existe división celular después de la eclosión, es ciertamente una limitante del tamaño corporal que pueden alcanzar. Sin embargo, se ha encontrado una gran variedad de tamaño corporal entre géneros, especies y clones, debido a la plasticidad fenotípica entre genotipos e individuos (ver revisión de Stelzer, 2005).

La plasticidad fenotípica es la habilidad de un genotipo para exhibir fenotipos alternos en función de la variación del ambiente en el que se desarrolla y es, por lo tanto, una parte integral de la variación de historias de vida (Roff, 1992; Stearns, 1992). Entre los organismos que componen el zooplancton se ha encontrado que la morfología de algunas especies de dinofagelados, rotíferos y cladóceros puede variar cíclicamente, a lo largo del año, fenómeno que se ha definido como “ciclomorfosis” (Black y Slobodkin, 1987). Diversos estudios han señalado que esos cambios en la morfología se dan como respuesta a diferentes tipos de factores ambientales, tales como temperatura, turbulencia, disponibilidad de alimento y presencia de depredadores (Hrbáček, 1959; Stemberger y Gilbert, 1984; Stemberger, 1990; Sanoamuang, 1993; Yurista, 2000, Martínez-Jerónimo, 2003).

Particularmente, las respuestas inducidas por la presencia de depredadores se pueden ver como un tipo específico de plasticidad fenotípica que comúnmente involucra, no solo la presencia de defensas morfológicas, sino también de comportamiento (Preston *et al.*, 1999; Barry, 2000; Sell, 2000). Esto es de gran importancia ecológica y evolutiva, tanto para los cladóceros como los rotíferos, ciliados y algas que han sido objeto de investigación (ver revisiones de Havel, 1984 y Lass y Spaak, 2003).

Se ha demostrado que los depredadores invertebrados inducen la formación de espinas en cladóceros y rotíferos (Gilbert, 1980a y b; Zaret, 1980; Stemberger y Gilbert, 1984; Hebert y Grewe, 1985; Sell, 2000). Estas estructuras aumentan el tamaño corporal, disminuyendo la probabilidad de ser ingerida debido a que el depredador requiere de un mayor tiempo para manipularla. Por otro lado, entre los mecanismos conductuales de defensa, se ha encontrado por ejemplo, que los cladóceros presentan migración vertical, lo cual lleva a una menor frecuencia de encuentro con los depredadores, pues se establecen en sitios de refugio durante los periodos de mayor depredación (De Meester, 1996). En cambio, entre los rotíferos, se ha encontrado por ejemplo, que *B. calyciflorus* reduce la velocidad del nado cuando hay presencia del depredador *Asplanchna* en el medio (Preston *et al.*, 1999).

Es importante señalar que, aún cuando los rotíferos y cladóceros han llegado a ser excelentes modelos de investigación sobre las respuestas inducidas por la presencia de kairomonas (sustancias solubles, posiblemente protéicas) en el medio (Lass y Spaak, 2003), el efecto sobre los cambios morfológicos en ambos grupos puede llegar a ser muy diferente, dificultando así la comparación de resultados. En los rotíferos, por ejemplo, una vez que se ha inducido el cambio morfológico no es posible revertirlo y los individuos conservan la forma inducida durante toda su vida (Gilbert, 1980b y c); mientras que, en algunas especies de cladóceros se ha encontrado que los cambios morfológicos sólo son evidentes durante ciertas etapas de su ciclo de vida, por ejemplo: a) los neonatos de *Daphnia ambigua* no se afectan por la exposición al depredador *Chaoborus*, pero los adultos desarrollan tanto un gran casco, como espinas largas (Hebert y Grewe, 1985); b) en *D. pulex*, que en etapa adulta es de mayor tamaño que *D. ambigua*, el desarrollo de espinas se da sólo en los tres primeros estadios, cuando el tamaño de los juveniles los hace más susceptibles a la depredación por *Chaoborus* (Barry, 2000; Sell, 2000); c) también Yurista (2000) encontró que, en

condiciones de laboratorio, *D. lumholtzi* no forma sus cascos exuberantes cuando la temperatura del medio es elevada (28-30 °C).

En el trabajo sobre las respuestas inducidas por depredadores, Stemberger y Gilbert (1984) señalan que algunas especies de rotíferos presentan cambios morfológicos (inducción de la elongación o desarrollo de las espinas y también, en algunos casos, aumento en el tamaño) debido a la presencia de kairomonas, las cuales son liberadas por algunos depredadores, entre los que se incluyen notonécidos, copépodos y rotíferos depredadores (principalmente del género *Asplanchna*) o por competidores por interferencia (cladóceros). Por su parte, Gilbert (1987) señala que la inducción para la formación o alargamiento de las espinas ocurre sólo cuando los huevos se encuentran en la cavidad corporal de la madre, ya que las kairomonas pueden penetrar la membrana celular del huevo y afectar directamente al embrión en desarrollo, pero no a la madre.

De una manera genérica se considera que las kairomonas constituyen una clase de infoquímico que produce una reacción fisiológica o de comportamiento en el receptor, que le es adaptativamente favorable, pero no así para el emisor. Las kairomonas derivadas del depredador juegan un papel importante en procesos ecológicos y evolutivos que le permiten a la presa sobrevivir a la presión por depredación. A través de diversos estudios, se ha encontrado que en los ecosistemas acuáticos, existe un amplio grupo de organismos planctónicos, entre los que se incluyen algas, ciliados, rotíferos, larvas de insectos y crustáceos, que son capaces de detectar la presencia de un depredador potencial a través de las kairomonas y presentar respuestas depredador-específicas para reducir el riesgo de ser consumido (ver revisión de Lass y Spaak, 2003).

La existencia de rotíferos depredadores del género *Asplanchna* (Apéndice 2) ha generado mucho interés, debido a que algunos trabajos de campo y laboratorio han demostrado que su presencia puede controlar la abundancia de algunas especies de rotíferos que les sirven como presa (Gilbert, 1980c; Conde-Porcuna y Sarma, 1995; Dumont y Sarma, 1995, Sarma *et al.*, 2003). Dado que tanto la tasa de crecimiento como la edad de primera reproducción que se presentan entre los organismos del género *Asplanchna* son muy semejantes a las que presentan los rotíferos que le sirven de presa, se considera que, la capacidad de este depredador para regular la densidad poblacional de sus presas se encuentra gobernada, principalmente, por la selectividad y

la vulnerabilidad de la presa (la cual varía con la morfología y el modo de nadar de ésta) (Iyer y Rao, 1996; Sarma *et al.*, 2003).

En poblaciones experimentales, se ha probado que las diferentes respuestas morfológicas que se presentan en diversas especies de rotífero, como *Brachionus calyciflorus*, *B. bidentata*, *B. urceolaris*, *B. patulus*, *Filinia longiseta* *passa*, *Keratella cochlearis*, *K. slacki* y *K. testudo*, por efecto de la presencia de organismos del género *Asplanchna*, es una estrategia anti-depredador muy efectiva (Maly, 1975; Stemberger y Gilbert, 1987; Nogrady *et al.*, 1993, Gilbert 1987). Por ejemplo, se ha visto que la respuesta de *Brachionus calyciflorus* a la kairomona producida por *Asplanchna* aumenta su capacidad para coexistir, tanto con el depredador como con *B. rubens* un congénere competitivamente superior, que no responden al efecto de la kairomona y es más susceptible a la depredación por *Asplanchna*. De igual manera, ha quedado demostrado, que existe una correlación positiva entre la longitud de las espinas en los organismos de laboratorio y el fenotipo de *B. calyciflorus* en su medio natural (Gilbert, 1987).

Aunque en estudios realizados con las especies *Keratella testudo* (Stemberger, 1988) y *B. calyciflorus* (Gilbert, 1980a; Stemberger, 1990) se ha encontrado que el único factor conocido que puede inducir la formación de espinas extremadamente largas es la presencia de kairomonas originadas por el depredador *Asplanchna*, también se ha encontrado que, en ausencia de depredación, los factores que más influyen sobre el tamaño corporal de los rotíferos son: el genotipo (cepa o clon de origen), la cantidad y calidad del alimento, la temperatura y la fase del crecimiento poblacional (Sarma y Rao, 1987; Sarma, 1989; Ruthhaupt y Lampert, 1992; Hansen, *et al.*, 1997; Navarro, 1999). Por lo anterior, se espera que cambios en la disponibilidad de alimento influyan sobre los patrones de distribución de energía hacia el crecimiento corporal y la reproducción. Por otro lado, la energía canalizada hacia la reproducción puede ser utilizada para producir un gran número de pequeños huevos o un pequeño número de huevos de gran tamaño (Begon *et al.*, 1990; Stearns, 1992). De tal forma que el efecto de la disponibilidad de alimento sobre el tamaño corporal de los rotíferos puede ser de manera directa (a través de su influencia sobre el crecimiento somático) como de forma indirecta (a través de su influencia sobre el tamaño de los huevos).

Considerando los cambios morfológicos que se han registrado en algunas especies de rotíferos planctónicos del Canal Xaltocan de Xochimilco (entre los que se incluye a *Brachionus havanaensis*) por la relación depredador-presa con organismos del

género *Asplanchna* (Garza-Mouriño *et al.*, 2003, 2005), así como la diferencia en el tamaño de las espinas posteriores entre algunos organismos de *B. havanaensis* colectados directamente del Canal Nacional de Xochimilco e individuos pertenecientes a la población aislada y cultivada en el laboratorio (sin presencia del rotífero depredador *Asplanchna girodi*) el desarrollo del presente Capítulo tuvo como objetivo:

Cuantificar, bajo condiciones controladas de laboratorio, los cambios morfológicos que presenta *B. havanaensis* por el efecto conjunto de temperatura, concentración de alimento y presencia del depredador *Asplanchna girodi*.

Hipótesis:

Si el aumento en el tamaño de las espinas de *B. havanaensis* es una respuesta a la depredación por organismos del género *Asplanchna*, entonces se espera que, de los cambios morfológicos que presenten los individuos de *B. havanaensis* en relación con la temperatura y la disponibilidad de alimento, los relacionados con la longitud de las espinas sean de mayor magnitud en presencia del depredador *A. girodi*.

Materiales y Método.

Para todos los tratamientos se utilizaron recipientes conteniendo 50 ml de medio EPA y concentraciones de alimento (*Chlorella vulgaris*) correspondientes a 0.5, 1.0 y 2.0 $\times 10^{-6}$ cels.ml⁻¹, por triplicado. En cada recipiente se sembraron 200 individuos de *B. havanaensis* provenientes de los cultivos preexperimentales correspondientes y se distribuyeron aleatoriamente en cada una de las cámaras de incubación para D.B.O. (1-800-Lab-Line, Ambi-Hi-Lo-Chamber de Lab. Line Instruments, Inc.) destinadas para cada valor de temperatura previamente establecido (15, 20 y 25 °C \pm 1 °C).

Con la finalidad de que en los tratamientos con presencia del depredador, las kairomonas se dispersaran en el medio y evitar que la población de *B. havanaensis* disminuyera por efecto de la depredación, se colocó en cada recipiente, un contenedor con malla de 50 μ m en el cual se introdujeron dos individuos de *Asplanchna girodi* y 40 individuos de *B. patulus* como presa, para evitar la posible entrada de individuos de *B. havanaensis* con espinas cortas a través de la malla, que pudieran alterar los resultados. Y para evitar la posible variación por la presencia de individuos de otra especie, como control se colocaron contenedores con 20 individuos de *B. patulus*, pero sin depredador, en cada uno de los recipientes correspondientes a los tratamientos sin la presencia de *A. girodi*.

Diariamente se cambió el medio con ayuda de una malla de 50 μ m, pero mediante el conteo manual se mantuvo constante la densidad de *B. havanaensis* en cada recipiente (200 inds.). También se mantuvo constante la densidad de *Asplanchnas* por contenedor y se renovó el número de presas (*B. patulus*) correspondientes. Después de 9 días, se filtraron los individuos de cada una de las unidades experimentales y se fijaron en formol al 10% (Castellanos-Páez *et al.*, 1999).

Una vez colectadas todas las muestras, de cada una se tomaron las medidas de 15 individuos adultos (se seleccionaron al azar) que presentaban un solo huevo amfítico, esto con la finalidad de evitar medir individuos juveniles que aún no hubiesen alcanzado su talla máxima, además de disminuir así la variabilidad normal que se da en el tamaño de los huevos cuando la hembra produce mas de uno (Gilbert, 1980a).

Con ayuda de un microscopio óptico de cámara clara, se dibujó el contorno de los rotíferos y posteriormente se midió el largo y ancho del cuerpo, el largo de la espina posterior más larga y el largo y ancho de los huevos. Posteriormente se calculó el volumen del cuerpo asumiendo una media elipse (sin considerar las espinas ni los

apéndices) y el volumen del huevo (el cual se calcula asumiendo que tanto la longitud (L) como el ancho (W) corresponden a una elipse, cuyo volumen es igual a $4/3 \pi LW^2$) según las fórmulas de Ruttner Kolisko (1977) (en McCawley, 1984 y Walz *et al.* (1995).

Con los datos obtenidos se calcularon las siguientes variables morfométricas:

- Longitud del cuerpo
- Ancho del cuerpo
- Longitud de una espina posterior (considerando la más larga)
- Volumen del cuerpo
- Volumen del huevo

Los resultados se analizaron mediante un ANOVA de tres vías para tres factores fijos y su interacción (temperatura, concentración de alimento y presencia del depredador), además se llevó a cabo el análisis *post hoc* de Tukey para conocer las diferencias entre las variables, mediante el programa Statistica/w-5.0. considerando las diferencias estadísticas con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Mediante el programa Statistica/w-5.0 se determinó el coeficiente de correlación (β) y el valor de p entre las variables:

- largo y ancho del cuerpo
- largo del cuerpo y largo de la espina posterior
- volumen del cuerpo y volumen del huevo

Resultados.

Longitud de la lóriga					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	275872.8	275872.8	212.04	0.000
Temperatura (T)	2	7829.6	3914.8	3.01	0.06
Alimento (A)	2	2647	1323.5	1.02	0.37
DXT	2	26428.2	13214.1	10.16	0.0003
DXA	2	28639.4	14319.7	11.01	0.0001
TXA	4	566.8	141.7	0.11	0.97
DXTXA	4	4691.2	1172.8	0.90	0.47
Error	36	46837.4	1301.04		
Ancho de la lóriga					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	90188.06	90188.06	164.21	0.000
Temperatura (T)	2	4839.28	2419.64	4.41	0.02
Alimento (A)	2	2664.68	1332.34	2.43	0.10
DXT	2	4160.2	2080.10	3.79	0.03
DXA	2	8007.44	4003.72	7.29	0.002
TXA	4	152.68	38.17	0.07	0.99
DXTXA	4	3566.04	891.51	1.62	0.19
Error	36	19771.92	549.22		
Longitud de la espina posterior					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	P
Depredador (D)	1	1651357	1651357	312.97	0.000
Temperatura (T)	2	252414	126207	23.91	0.000
Alimento (A)	2	148160	74080	14.04	0.000
DXT	2	40012	20006	3.79	0.03
DXA	2	131316	65658	12.44	0.000
TXA	4	32524	8131	1.54	0.21
DXTXA	4	26820	6705	1.27	0.3
Error	36	189949.32	5276.37		

Tabla 4. Resultados del análisis de varianza de tres vías para tres factores fijos y su interacción de la morfometría de *B. havanaensis* bajo diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*), tanto en presencia como en ausencia del depredador *A. girodi*.

Volumen del cuerpo					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	16.4 X 10 ¹⁰	16.4 X 10 ¹⁰	197.18	0.0001
Temperatura (T)	2	54.8 X 10 ⁸	27.4 X 10 ⁸	3.30	0.05
Alimento (A)	2	20.2X 10 ⁸	10.1 X 10 ⁸	1.22	0.3
DXT	2	95.4 X 10 ⁷	47.7 X 10 ⁹	5.74	0.006
DXA	2	12.9 X 10 ⁹	64.7 X 10 ⁸	7.78	0.001
TXA	4	57.6 X 10 ⁷	14.4 X 10 ⁷	0.17	0.95
DXTXA	4	51.2 X 10 ⁸	12.8 X 10 ⁸	1.54	0.21
Error	36	29.95 X 10 ⁹	83.2 X 10 ⁷		
Volumen del huevo					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	10.1 X10 ¹⁰	10.1 X10 ¹⁰	133.41	0.000
Temperatura (T)	2	13 X10 ⁸	6.5 X10 ⁸	8.61	0.0008
Alimento (A)	2	5 X10 ⁸	2.5 X10 ⁸	3.26	0.05
DXT	2	11.4X10 ⁸	5.7 X10 ⁸	7.62	0.001
DXA	2	9.4X10 ⁸	4.7 X10 ⁸	6.26	0.005
TXA	4	1.7X10 ⁸	4.2 X10 ⁷	0.56	0.69
DXTXA	4	5.6X10 ⁸	1.4 X10 ⁸	1.82	0.15
Error	36	27X10 ⁸	7.5 X10 ⁷		

Tabla 5. Resultados del análisis de varianza de tres vías para tres factores fijos y su interacción de las variables de morfometría de *B. havanaensis* bajo diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*), tanto en presencia como en ausencia del depredador *A. girodi*.

A partir de los resultados obtenidos en el Análisis de varianza se encontró que, la presencia del depredador *A. girodi* (D), tanto de manera independiente como en interacción con temperatura (DXT) y alimento (DXA), presentan un efecto significativo sobre cada una de las variables analizadas (Tablas 4 y 5): Longitud de la lóriga (LL), ancho de la lóriga (AL); longitud de la espina posterior (LE); volumen del cuerpo (VC) y volumen del huevo (VH). Por su parte, la temperatura presentó efecto significativo sobre el ancho de la lóriga, longitud de espina y volumen del huevo; mientras que el alimento sólo tuvo efecto significativo sobre la longitud de la espina posterior. La interacción de

las tres variables (DXTXA) no mostró efecto significativo sobre las variables morfométricas analizadas.

Como se puede observar en la Fig. 10, la presencia del depredador incrementa, significativamente, los valores obtenidos en cada una de las variables respecto a los tratamientos en ausencia del depredador. Por ejemplo, la LL varió de entre 110.3 ± 1.0 y $119.5 \pm 0.7 \mu\text{m}$ en los tratamientos sin el depredador, a valores entre 124.2 ± 1.1 y $137.2 \pm 1.3 \mu\text{m}$ cuando *A. girodi* estuvo presente. Los valores significativamente más elevados, se encontraron en los tratamientos de 20 y 25 °C, con menor disponibilidad de alimento ($0.5 \times 10^6 \text{ cel.ml}^{-1}$ de *Chlorella vulgaris*).

A partir del análisis de regresión, se encontró que tanto en presencia como en ausencia del depredador, existe una correlación estadísticamente significativa ($p < 0.001$) entre el largo y ancho de la lóriga (Fig. 11); por lo que la tendencia de los resultados debe ser la misma respecto al AL.

La longitud de la espina posterior (LE; Fig. 10) aumentó significativamente con la presencia de *A. girodi* respecto a los tratamientos en ausencia de éste. Los cambios que se encontraron en la LE, por efecto de temperatura y disponibilidad de alimento en los tratamientos con ausencia del depredador, no fueron significativos; en cambio, en presencia del depredador, el tamaño de la espina posterior aumentó significativamente en el tratamiento de 20 °C. Por otro lado, conforme aumentó la disponibilidad de alimento, el tamaño de la espina fue menor, encontrando la mayor longitud de la espina posterior ($168.1 \pm 2.3 \mu\text{m}$) cuando la concentración de *C. vulgaris* en el medio fue de $0.5 \times 10^6 \text{ cel.ml}^{-1}$.

En el análisis de la relación entre la longitud de la lóriga y la longitud de la espina posterior (Fig. 11) se encontró que, en ausencia del depredador no hubo una correlación significativa ($p > 0.05$), pero ésta fue positiva ($p < 0.001$) cuando el depredador estuvo presente.

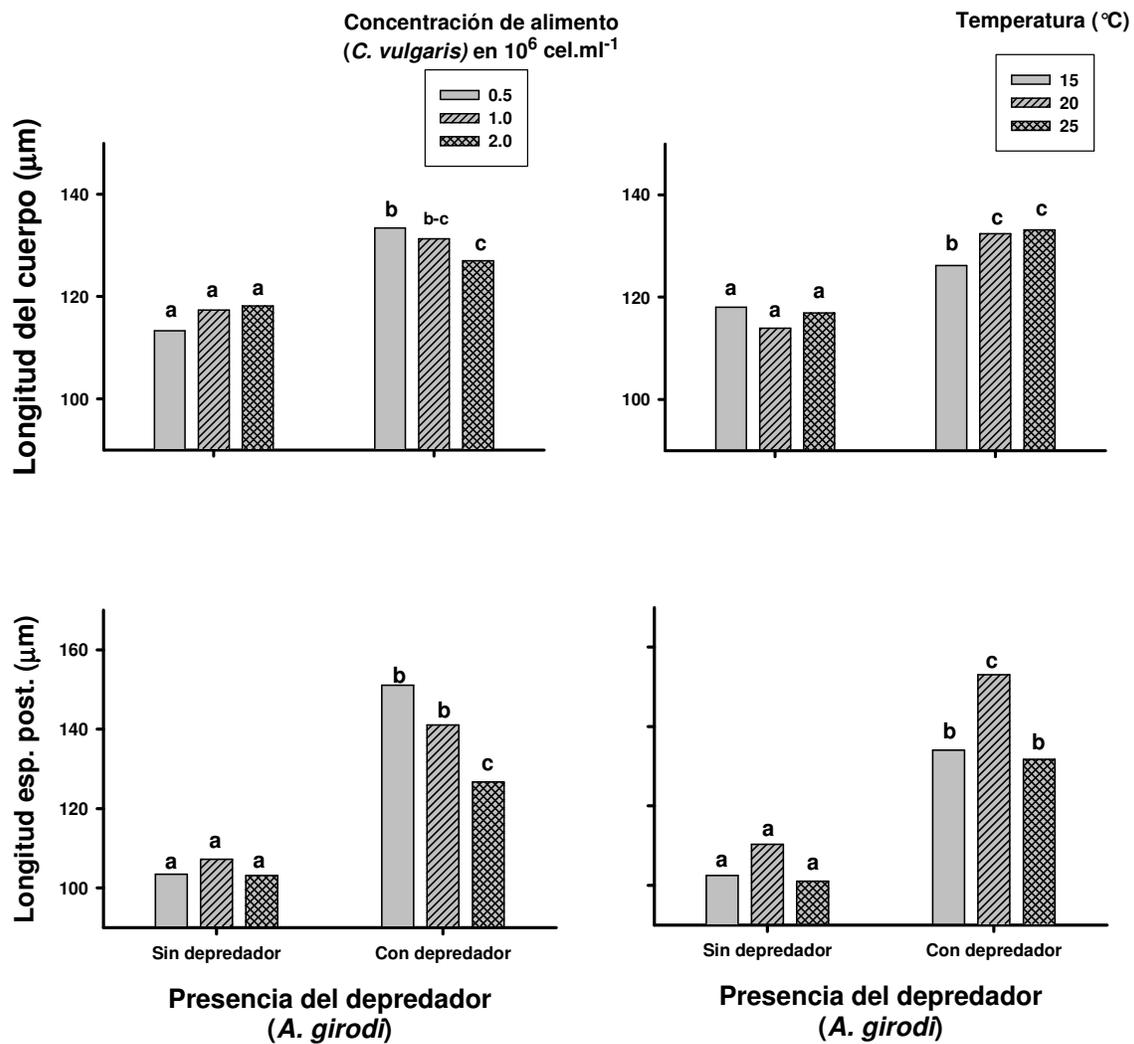


Fig. 10. Medidas de longitud de la lóriga y de la espina posterior más larga de *B. havanaensis*, utilizando diferentes tratamientos de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador (*A. girodi*). Los valores indican el promedio de las medias en los tratamientos. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos ($p < 0.05$).

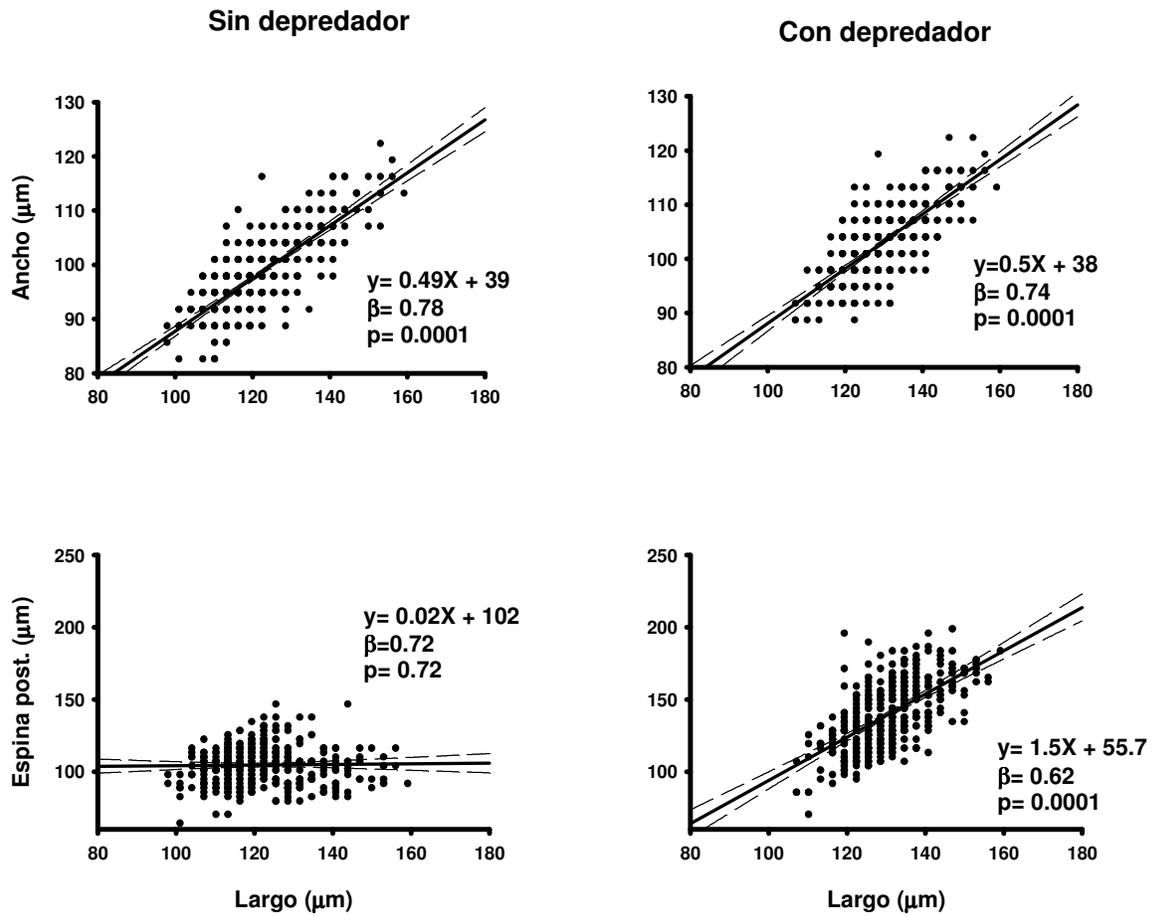


Fig. 11. Correlación entre la longitud y el ancho de la lóriga y entre el largo de la lóriga y el largo de la espina posterior de *B. havanaensis*, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*. Ver detalles en el apéndice 4.

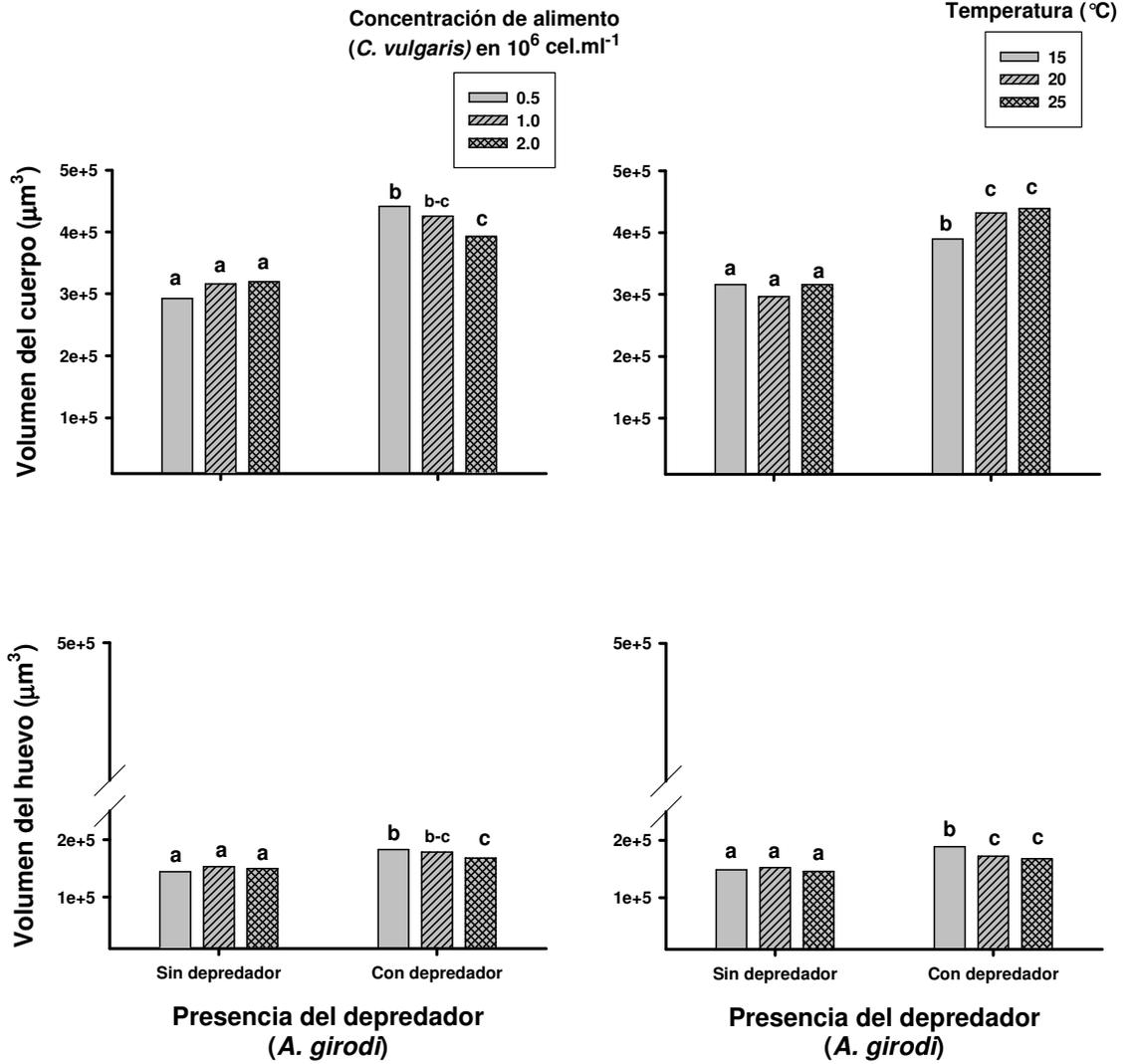


Fig. 12. Biovolumen del cuerpo y del huevo de *B. havanaensis*, calculado en los diferentes tratamientos de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador *A. girodi*. Los valores indican el promedio de las medias en los tratamientos. Letras diferentes indican diferencias estadísticas entre los tratamientos ($p < 0.05$).

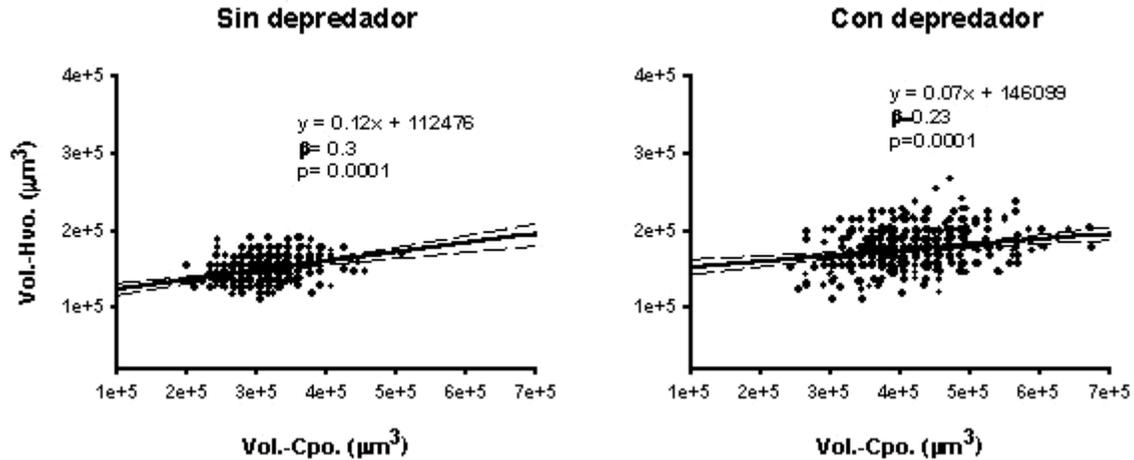


Fig. 13. Correlación entre el volumen del cuerpo y el volumen del huevo de *B. havanaensis*, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*. Ver detalles en el apéndice 4.

Los resultados obtenidos a partir del cálculo del biovolumen del cuerpo de *B. havanaensis* (VC; Fig. 12) mostraron que en ausencia del depredador, el VC es significativamente menor (entre 2.7×10^5 y $3.3 \times 10^5 \mu\text{m}^3$) a los valores obtenidos en los tratamientos con presencia de *A. girodi* (entre 3.91 y $4.73 \times 10^5 \mu\text{m}^3$). A partir de los resultados del volumen corporal y volumen de los huevos producidos, en la Fig. 13 se observa que tanto en ausencia como en presencia del depredador, se presentó una correlación significativa ($p < 0.001$) entre ambas variables. En la Fig. 12 se observa que a cada valor de temperatura y disponibilidad de alimento utilizado, la presencia del depredador *A. girodi* incrementó significativamente ($p < 0.05$) el volumen del huevo (VH) en *B. havanaensis*, ya que los valores fueron de entre 1.39 y $1.61 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ en ausencia del depredador a valores entre 1.55 y $1.96 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ en presencia de éste.

Análisis de resultados.

Por ser organismos eutélicos, el crecimiento somático de los rotíferos se detiene una vez que éstos alcanzan la madurez sexual, por lo que resulta interesante observar el efecto que, tanto en forma independiente como en interacción, presentaron los tres factores analizados en el presente trabajo sobre la morfología de *Brachionus havanaensis* (Tablas 4 y 5). Esto permite pensar que, en su medio natural, es posible encontrar variantes morfológicas de la población estudiada, dependiendo de los cambios que imperen en las condiciones ambientales a lo largo del año. Y cabe señalar que los diferentes valores de longitud (LL, AL y LE) que se encontraron en la población en estudio (Fig. 10) coinciden con los valores que otros autores han registrado para esta especie en poblaciones naturales de diferentes canales de Xochimilco (Ahlstrom, 1940; Osorio Tafall, 1942; Garza Mouriño *et al.*, 2003 y 2005).

En los resultados obtenidos se encontró que, al igual que se ha observado en otras especies de rotíferos (Gilbert, 1980a y 1987; Stemberger, 1988 y 1990), la presencia del rotífero depredador *Asplanchna girdi*, incrementó significativamente, el tamaño corporal de *B. havanaensis* en cada uno de los tratamientos de temperatura y disponibilidad de alimento utilizados (entre 18% y 60%; Fig. 10), al mismo tiempo que indujo un aumento significativo (hasta un 58%) en el tamaño de las espinas posteriores de *B. havanaensis* (LE, Fig. 10), dando lugar a la forma defensiva que Gilbert (1987) ha denominado como “exuberante”.

La correlación positiva que resultó entre el largo y ancho de la lóriga (Fig. 11), tanto en presencia como en ausencia del depredador, junto con el efecto de los factores ambientales utilizados: temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador (Tabla 4), indican que la población de *B. havanaensis* en estudio, presenta un crecimiento corporal isométrico, por lo que, al presentar tendencias de respuestas similares hacia los factores utilizados, en la Fig. 10 sólo se analizaron los valores de la longitud de la lóriga.

En el presente trabajo se observó que, aunque en el tratamiento de 15 °C, la presencia del depredador *A. girodi* indujo un aumento significativo en el tamaño corporal (LL y VC) y en la longitud de la espina posterior (LE) de *B. havanaensis* (Figs. 10 y 12), los valores fueron significativamente menores a los que alcanzó cuando la temperatura fue mayor (20 y 25 °C). Esto se debe posiblemente a que, siendo *B. havanaensis* una especie cálido-estenotérmica, según la clasificación de Ruttner-Kolisko (1974) y De

Ridder (1981), cuando la temperatura es baja (en este caso 15 °C), su metabolismo disminuye y por lo tanto, su crecimiento se retarda (p. ej. presentan mayor promedio de vida y mayor tiempo generacional, Pavón-Meza *et al.*, 2005).

En la Fig. 10 también es posible observar que, en ausencia del depredador, ni los valores de temperatura ni de disponibilidad de alimento utilizados mostraron un efecto significativo sobre la morfología de *B. havanaensis*. Esto a pesar de que, en otros trabajos, la temperatura ha demostrado ser un factor que, tanto en forma independiente como en interacción con otros factores, afecta el tamaño corporal de los rotíferos. Por ejemplo, Sanoamung (1993) encontró que dos especies de *Filinia*, características de agua templada, presentan una longitud del cuerpo significativamente más pequeña a temperaturas elevadas (20 y 25 °C) que a bajas temperaturas (5 y 15 °C); en cambio, Sarma (1989) encontró que el tamaño corporal de *Brachionus patulus* (especie pantropical) es significativamente mayor cuando la temperatura y la densidad de alimento presentan valores elevados (35 °C y 4×10^6 cel.ml⁻¹ de *Chlorella*).

Tal vez porque en su trabajo con *B. calyciflorus*, Stemberger (1990) utilizó solo dos concentraciones de *Chlorella*, es que consideró que el efecto conjunto de los factores de disponibilidad de alimento y presencia del depredador, era independiente y aditivo. En el presente estudio, en cambio, la interacción de la presencia del depredador *A. girodi* con la disponibilidad de alimento mostró un efecto significativo sobre la morfología de *B. havanaensis* (Tablas 4 y 5). En presencia del depredador, tanto el tamaño corporal (LL y VC; Figs. 10 y 12), como la longitud de la espina posterior (LL; Fig. 10) de *B. havanaensis* disminuyeron significativamente con el aumento en la disponibilidad de alimento en el medio, encontrando que el mayor volumen corporal ($\sim 5 \times 10^5 \mu\text{m}^3$) y mayor desarrollo de las espinas ($\sim 168 \mu\text{m}$) se presentó en el tratamiento con baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*). Esto lleva a suponer que los cambios producidos en la morfología de *B. havanaensis* son respuestas kairomona-inducidas por la presencia de *A. girodi*, ya que concuerda con los resultados obtenidos con *B. calyciflorus* (Stemberger *op cit.*), el cual también mostró mayor desarrollo de las espinas posteriores en presencia del depredador y baja disponibilidad de alimento.

Por otro lado, Bogdan y Gilbert (1982) encontraron que ni la presencia o ausencia de espinas, ni su longitud, tuvieron algún efecto significativo sobre la habilidad de *B. calyciflorus* para obtener su alimento (tanto alga como levadura o bacterias). Por lo que, el hecho de que en presencia *A. girodi* la longitud de la espina posterior (Fig.

10), el volumen corporal y el volumen del huevo (Fig. 12) de *B. havanaensis* resultara significativamente menor cuando la disponibilidad de alimento fue alta (2×10^6 cel.ml⁻¹), permite sugerir que, al igual que se ha encontrado en algunos cuerpos de agua tropicales (Duncan, 1984) el menor tamaño de los rotíferos está determinado por la presencia de depredadores, más que la cantidad de alimento disponible. Esto se debe a que, en la naturaleza, cada población planctónica se encuentra bajo el control, por un lado, de los recursos, porque éstos limitan su crecimiento y su reproducción (control ascendente o “bottom-up”) y por otro, de la mortalidad por depredación (control descendente o “top-down”). Por lo cual el tamaño corporal juega un papel esencial, ya sea como causa o como efecto, en la historia de vida de cada población, porque el tamaño de un individuo determina, tanto su habilidad reproductiva como su susceptibilidad a los depredadores. Por ejemplo, Chase (1999) propuso la teoría de que, si una presa tiene la probabilidad de ser comida, entonces debe reproducirse lo más rápido posible, pero si la presa tiene la posibilidad de crecer lo más grande posible antes de ser consumida, entonces muchas condiciones llevarán a la presa a retardar su reproducción para dar preferencia al crecimiento.

En la teoría de historias de vida se asume que el tamaño de las crías y su eficiencia biológica “fitness” se relacionan positivamente y que es el resultado de la disyuntiva “trade-off” entre producir pocas crías de gran tamaño y producir muchas crías de menor tamaño (Begon *et al.*, 1990; Stearns, 1992). En estudios con rotíferos se ha encontrado que el tamaño de los huevos producidos varía en relación con diversos factores ambientales, tales como temperatura, concentración de alimento o depredación; pero como no se ha encontrado la misma respuesta entre las diferentes especies estudiadas, aún no se sabe si ésta plasticidad fenotípica es adaptativa (ver revisión por Stelzer, 2005).

Respecto al efecto de la presencia del depredador *A. girodi* sobre el tamaño de los huevos producidos por *B. havanaensis*, la respuesta fue clara, pues de manera similar a los resultados que se han encontrado en *B. calyciflorus* (Gilbert, 1980a), en el presente trabajo se observó que el tamaño de los huevos producidos en los individuos con espinas largas debido a la presencia del depredador (forma “exuberante”, Gilbert, 1987) fue significativamente mayor (hasta un 31%) que en individuos con espinas cortas (forma que se denomina como “básica”, Fig. 12). Y como lo señala Stelzer (2005), el hecho de que el tamaño de los huevos esté en relación con el tamaño de las madres debe representar una estrategia reproductiva con alguna ventaja selectiva, ya que

huevos grandes dan lugar a crías de tamaño grande, las cuales, a su vez, tienen una capacidad mayor de crecimiento y por lo tanto, pueden alcanzar su edad de madurez a edad temprana. Esto toma mayor importancia cuando el tamaño de los organismos es una defensa contra la presión por depredación.

Sarma y Rao (1987) encontraron que el tamaño de los huevos producidos por *Brachionus patulus* aumenta conforme se incrementa la disponibilidad de alimento, indicando así que altas densidades de alimento proveen un mayor aporte energético, que a su vez, contribuye a un mayor tamaño de los individuos; los cuales logran producir huevos de mayor talla. Sin embargo, con las concentraciones de *C. vulgaris* utilizadas en el presente trabajo, no fue posible confirmar este punto, ya que los cambios por efecto de la disponibilidad del alimento no resultaron significativos en el tratamiento sin la presencia del depredador. Y por otro lado, en presencia de *A. girodi*, los valores del volumen del huevo tendieron a disminuir significativamente (hasta un 17%) conforme aumentó la disponibilidad de alimento; lo que lleva a suponer que, como respuesta a la presencia del depredador, el rotífero *B. havanaensis* produjo huevos de mayor tamaño bajo condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento que pueden limitar su crecimiento poblacional (Pavón-Meza *et al.*, 2004). Esto le ayuda a tener crías de tamaño mayor, con espinas más desarrolladas, que pueden disminuir la posibilidad de ser ingeridas por el depredador y al mismo tiempo, invertir menos energía en su crecimiento corporal hasta alcanzar la edad reproductiva.

La temperatura es otro factor que puede influenciar el tamaño de los huevos en los rotíferos y se ha encontrado que a bajas temperaturas se producen huevos de tamaño mayor, mientras que huevos de tamaño menor se producen a temperaturas altas; sin embargo, aún no son claras las ventajas o desventajas que conllevan estos cambios (Stelzer, 2005). En los resultados aquí obtenidos con *B. havanaensis*, se pudo observar este efecto de la temperatura solo en los tratamientos con presencia del depredador (Fig. 12), encontrando que, el volumen del huevo disminuyó significativamente (hasta un 17%) cuando la temperatura aumentó de 15 a 20 ó 25 °C.

Conclusiones.

- *Brachionus havanaensis* presenta un crecimiento corporal isométrico de la lóriga.
- En ausencia del depredador *Asplanchna girodi*, la longitud de las espinas posteriores de *B. havanaensis* es independiente de la longitud de la lóriga, pero en presencia del depredador, el tamaño de las espinas posteriores está directamente relacionado con el tamaño de *B. havanaensis*.
- A cada valor de temperatura y disponibilidad de alimento utilizado, la presencia del depredador *A. girodi* aumenta significativamente el tamaño corporal (VC), la longitud de la espina posterior (LE) y el tamaño de los huevos producidos (VH), en *B. havanaensis*, lo que significa una respuesta inducida por depredación (forma que se denomina como “exuberante”).
- En ausencia del depredador *A. girodi*, los pequeños cambios que presenta el rotífero *B. havanaensis* en el tamaño corporal y la longitud de sus espinas posteriores por efecto de temperatura y disponibilidad de alimento, no son significativos (forma que se denomina como “básica”).
- En presencia del depredador *A. girodi*, el mayor tamaño de *B. havanaensis* (LL, LE, VC y VH) se da cuando la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) es baja (0.5×10^6 cel.ml⁻¹).
- La presencia del depredador *A. girodi*, junto con una baja temperatura (15 °C), limitan el crecimiento corporal de *B. havanaensis* (LL, LE y VC).

Capítulo IV

Efecto de la presencia de depredador *Asplanchna girodi* sobre la dinámica poblacional de *Brachionus havanaensis* y su relación con temperatura y disponibilidad de alimento.

Introducción.

Desde que se estableció el modelo de la relación depredador-presa propuesto por Lotka y Volterra (Krebs, 1985; Lampert y Sommer, 1997) se sabe que la depredación es una de las interacciones que influye sobre la biología de las presas en numerosos aspectos, tales como cambios en su morfología, comportamiento y estrategias de la historia de vida; de tal forma que la intensidad de una interacción depredador-presa, la dirección de la presión de selección impuesta sobre la población de la presa y la conveniencia de cierta característica defensiva, dependen directamente del tipo de depredador que se trate (Strile y Halbach, 2000). En los sistemas acuáticos, con base en el método de detección de su presa, los depredadores pueden dividirse en dos grupos: 1) vertebrados, esencialmente peces y ocasionalmente larvas de salamandra, los cuales utilizan principalmente la orientación visual y el tamaño de su boca limita el tamaño máximo de la presa que pueden ingerir y 2) invertebrados, tales como zooplancton carnívoro y larvas de insecto, los cuales se orientan con mecano- o quimiorreceptores, mejor que de manera visual y normalmente requieren de presas que son más pequeñas que ellos mismos (Nogrady *et al.*, 1993).

Dado que los rotíferos son muy vulnerables a la depredación, evolutivamente han desarrollado diversos rasgos adaptativos que les permiten contener esta fuente de mortalidad; entre los cuales se destacan los movimientos rápidos para escapar que presentan algunas especies de *Polyarthra* y *Filinia*; el desarrollo de una lóriga dura como en *Keratella* y la formación de espinas en diversas especies como *Filinia*, *Kellicottia* y *Brachionus*, mediante lo cual, las poblaciones son capaces de resistir la presión por depredación (Walz, 1993).

Después de diversos estudios se ha establecido que cuando las poblaciones de rotíferos están sujetas a una presión por depredación causada por invertebrados (p. ej. copépodos, *Asplanchna* e insectos acuáticos), se presenta una selección de la talla

corporal grande, por lo que muchas especies responden de inmediato desarrollando espinas largas para minimizar la depredación (Stemberger y Gilbert, 1984). Y por el contrario, que se presenta una ventaja selectiva hacia tallas más pequeñas cuando los depredadores son vertebrados, ya que los peces planctívoros siempre tienden a seleccionar las presas más grandes que pueden capturar (Iyer y Rao, 1996). También se ha encontrado que en la zona pelágica, la presión por depredación que ejercen los invertebrados es la más importante a lo largo del año, ya que las crías de peces, que son los principales consumidores de rotíferos, se encuentran solo en la zona litoral y cambian de presas conforme aumenta su tamaño; por lo que son los depredadores invertebrados los que influyen en la estructura de las comunidades de rotíferos, tanto en ambientes oligotróficos como eutróficos (Stemberger y Gilbert, 1984; Lair, 1990; Lampert y Sommer, 1997; Conde-Porcuna y Declerck, 1998).

El significado adaptativo de los fenotipos de espinas inducidas por depredadores es claro: reduce la mortalidad por la presencia de depredadores. Sin embargo, la razón de predominio de fenotipos con espinas cortas y algunas veces, cuerpos más pequeños en ausencia de los depredadores, no es clara. Presumiblemente, los fenotipos que Gilbert (1987) denomina como “básicos” (con espinas pequeñas o ausentes) son más comunes que los “exuberantes” (con espinas largas) en ausencia del depredador, debido a su mayor longevidad o potencial de reproducción (Stemberger y Gilbert, 1984; Stemberger, 1990). Generalmente se cree que las defensas inducidas causan un costo que se evita en ausencia del depredador, ya que de otra forma, las defensas constitutivas serían favorecidas por la selección natural. Para *Daphnia*, se ha demostrado por algunos autores que los costos encontrados, son compromisos “trade-offs” entre los atributos de historia de vida, provocados por la presencia de las kairomonas de *Chaoborus* en el medio, por lo que no hay costos directos por la formación de espinas en la base de la cabeza “neckteeth”. En contraste, en ciliados se ha encontrado que las defensas morfológicas sí causan costos metabólicos ya que es necesaria la síntesis proteica para el cambio morfológico (ver revisión de Lass y Spaak, 2003).

Stemberger y Gilbert (1984) mencionan que a menos que exista un costo involucrado con el aumento de las espinas y el tamaño corporal de los rotíferos, es incierto el porqué la selección natural tendería a la evolución de ese polimorfismo. Pero como la predicción de que los fenotipos básicos tienen menos requerimientos energéticos (p. ej. “threshold foods”), que es esencial para determinar el costo de las

respuestas polimórficas en los rotíferos, aún no se ha logrado verificar experimentalmente, entonces las controversias persisten.

Tollrian (1995) supone que los cambios fenotípicos y las defensas inducidas producen más bien límites que costos metabólicos, por ejemplo, un límite es que las respuestas hacia un depredador sean desfavorables en la presencia de otro depredador ya que, como los cambios morfológicos generalmente aumentan la visibilidad de la presa, éstos pueden ser desfavorables en la presencia de un depredador visual. Además considera que la selección natural debe favorecer la efectividad de las defensas a bajo o ningún costo; por lo que el costo debe ser mínimo y difícil de medir experimentalmente; y aún así relevante para la población de la presa.

En algunas especies de cladóceros, mediante estudios en laboratorio se ha logrado cuantificar algunos compromisos “trade-offs” que se producen como respuesta a la presencia de algún depredador; tal es el caso de la reducción en la capacidad reproductiva que presenta *Bosmina coregoni gibbera* cuando la longitud de la anténula se incrementa por la presencia del cladóceros depredador *Leptodora kindtii* (Lagergren *et al.*, 2002) y la tendencia a disminuir el tamaño para la primera reproducción en *Daphnia hyalina* cuando hay alta densidad del depredador *Chaoborus flavicans* (Riccardi *et al.*, 2002). Sin embargo, en rotíferos los estudios han sido escasos y aún no se ha logrado definir lo que ocurre entre los atributos de historia de vida en presencia de un depredador invertebrado, ya que mientras para *B. calyciflorus* se ha encontrado que las respuestas morfológicas a la kairomona de *Asplanchna* no significan disminuir la reproducción (Stemberger, 1990), para *Keratella testudo*, el costo reproductivo (disminución de la tasa reproductiva neta) se presenta sólo cuando la población se encuentra en un medio con alta disponibilidad de alimento (Stemberger, 1988).

En algunas poblaciones de los canales de Xochimilco se ha registrado la presencia de una forma “exuberante” del rotífero *Brachionus havanaensis* en relación a la abundancia de rotíferos del género *Asplanchna* (Garza-Mouriño *et al.*, 2003, 2005). Además, en el Capítulo III del presente trabajo se ha confirmado que los individuos de la población de *B. havanaensis* en estudio, presentan cambios morfológicos por efecto de la presencia del rotífero depredador *A. girodi* y su interacción con otros factores ambientales, tales como temperatura y disponibilidad de alimento. Por lo que surgió el interés de conocer, mediante experimentos en laboratorio, si esos cambios morfológicos representan alguna disyuntiva (“trade-offs”) entre los atributos de historia de vida de ésta población.

El **objetivo** del presente capítulo fue:

Conocer las estrategias reproductivas que presenta la población de *B. havanaensis* en presencia del depredador *A. girodi* y su influencia en la dinámica poblacional cuando se encuentra a diferentes niveles de temperatura y disponibilidad de alimento (*Chlorella vulgaris*).

Hipótesis:

Si, al igual que en otras especies del género *Brachionus*, los cambios morfológicos que presente *B. havanaensis* por efecto de la presencia de *Asplanchna girodi* en el medio, no representan un cambio cuantitativo en la reproducción, entonces se espera que, a cada valor de temperatura y concentración de alimento utilizados, la dinámica del crecimiento poblacional de *B. havanaensis* sea semejante entre la forma “básica” y la forma “exuberante”.

Materiales y Método.

Considerando los resultados obtenidos del efecto de temperatura y disponibilidad de alimento sobre la dinámica poblacional de *B. havanaensis* (Capítulo II del presente trabajo), en ésta fase experimental sólo se utilizaron dos valores de temperatura (15 y 25 °C) y dos niveles de disponibilidad de alimento (0.5 y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹), debido que en la combinación de éstos valores fue donde se encontraron las respuestas de mayor y menor crecimiento de la población. Además, como se señala en el Capítulo III, a esos valores de temperatura y disponibilidad de alimento la inducción de cambios morfológicos por la presencia de *A. girodi* es evidente. Por lo que, para cumplir con el objetivo general, en esta etapa del trabajo se evaluó, a partir de experimentos de tabla de vida, el efecto de la presencia del depredador *A. girodi* sobre las variables de supervivencia y reproducción de *B. havanaensis* bajo los valores de temperatura y concentración de alimento seleccionados.

Para ello se colocaron recipientes conteniendo 20 ml de medio EPA y la concentración de alimento (*C. vulgaris*) de 0.5 y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹. Los tratamientos se llevaron a cabo bajo las condiciones de temperatura antes mencionadas y tanto en presencia como en ausencia de *A. girodi*. Se utilizaron 6 repeticiones para cada tratamiento, dando un total de 48 unidades experimentales (2 temperaturas X 2 concentraciones de alimento X ausencia y presencia del depredador X 6 repeticiones).

Los tratamientos se iniciaron colocando en cada recipiente, una cohorte de 20 neonatos con 2 ± 1 h de edad, extraídos de cada grupo de hembras ovígeras aisladas previamente y correspondiente, a su vez, a cada una de las subpoblaciones experimentales aclimatadas (durante un período de 10 días) a los valores de temperatura establecidos.

Para el experimento de tablas de vida se colocaron cohortes de neonatos de *B. havanaensis* extraídos de los grupos de hembras ovígeras en exposición continua a la presencia de *A. girodi*. Ver diagrama de flujo a continuación.

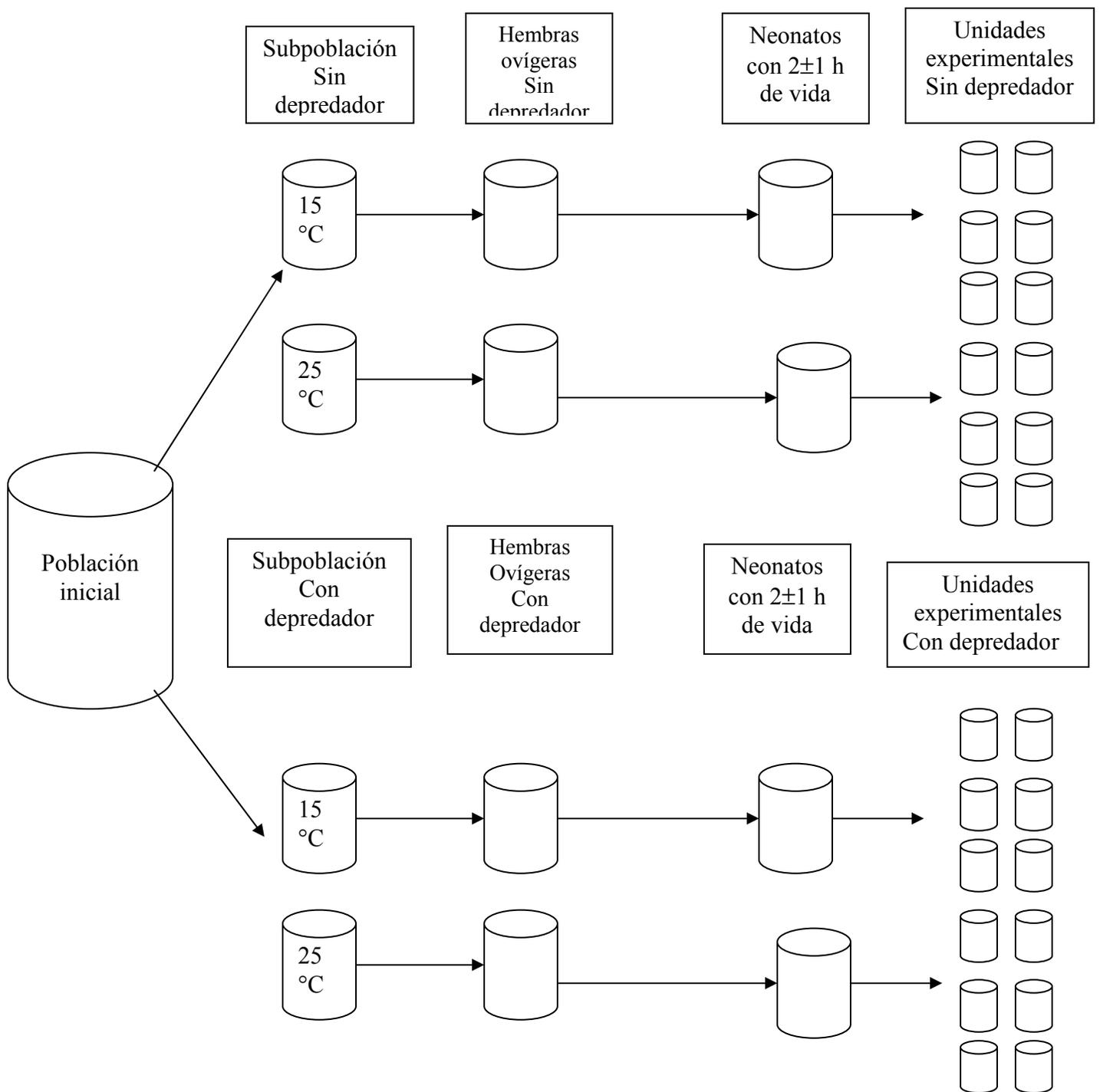


Fig. 14. Diagrama del diseño experimental para obtener las tablas de vida de *B. havanaensis*, a diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*.

Dentro de cada unidad experimental se colocó un pequeño contenedor con una malla de 50 μm . En los tratamientos correspondientes a la presencia del depredador, en cada contenedor se colocaron 2 individuos de *A. girodi* y 40 *B. patulus* como presas, esto con el fin de evitar la posible introducción de individuos de *B. havanaensis* que pudieran alterar los resultados. En los tratamientos con ausencia del depredador sólo se introdujeron 20 individuos de *B. patulus* en cada uno, como control. Diariamente, en todos los lotes experimentales se renovó, tanto el medio de cultivo (EPA) con la concentración de alimento requerida, como el número de individuos de *A. girodi* y de *B. patulus* correspondientes.

Cada 12 horas y hasta que murió el último individuo de *B. havanaensis*, en cada unidad experimental se contó el número de individuos vivos y el número de crías, mismas que fueron retiradas. Con los datos obtenidos se analizaron los parámetros ya descritos en el Capítulo II del presente trabajo (promedio de vida, tasa reproductiva bruta y neta, tiempo generacional y tasa intrínseca de crecimiento poblacional), según las fórmulas de Pianka (1978).

Con los resultados obtenidos, se elaboraron las curvas correspondientes a supervivencia y fecundidad. Mientras que con los valores obtenidos en las variables de esperanza de vida al nacer, promedio de vida, tasa reproductiva bruta, tasa neta de reproducción, tiempo de generación y tasa intrínseca de crecimiento poblacional, se procedió al análisis estadístico mediante el ANOVA de tres vías para tres factores fijos y su interacción (temperatura, concentración de alimento y presencia-ausencia del depredador), además se hizo el análisis *post hoc* de Tukey para conocer la significancia de las diferencias entre los tratamientos mediante el programa Statistica/w-5.0. Se considerarán diferencias con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Para conocer el efecto de la interacción entre temperatura, concentración de alimento y presencia del depredador *A. girodi*, sobre el crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, se diseñó un experimento en el que se utilizaron los valores de temperatura (15 y 25 $^{\circ}\text{C}$) y densidad de alimento (0.5 y 2.0 $\times 10^6$ cel. ml^{-1} de *C. vulgaris*) que se utilizaron en el experimento de tablas de vida; además se analizó el efecto de la presencia del depredador, tanto en forma directa (aumento de la mortalidad) como indirecta (presencia de kairomonas).

Para cada uno de los lotes experimentales se utilizaron recipientes conteniendo 50 ml de medio EPA y la concentración correspondiente de *C. vulgaris*. Se colocaron los rotíferos en cada uno de ellos, con una densidad inicial de 1 ind. ml^{-1} de *B. havanaensis*,

utilizando para ello, individuos obtenidos a partir de subpoblaciones en crecimiento exponencial y previamente aclimatadas (durante 10 días) a cada uno de los valores de temperatura establecidos.

Para el tratamiento donde la presencia del depredador fue directa (aumento de la mortalidad de *B. havanaensis*), en cada recipiente se colocó un individuo de *A. girodi* con 24 ± 2 horas de edad, ya que en un experimento preliminar se determinó que era la densidad adecuada (bajo las condiciones de mantenimiento de la cepa, descritas en el Capítulo I, permitió el crecimiento poblacional de la presa); además, a esa edad, los individuos de *A. girodi* no han iniciado su reproducción (Sarma *et al.*, 2003), por lo que se evitó que aumentara la tasa de mortalidad de la presa por el aumento del número de depredadores. Además, en el trabajo desarrollado por Dumont y Sarma (1995), encontraron que en una población de *A. girodi* en crecimiento, los neonatos componen más del 65% de la población.

Para conocer el efecto de las kairomonas provenientes del depredador *A. girodi* sobre el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (tratamiento de contacto indirecto del depredador), en cada recipiente se colocó una malla conteniendo dos individuos de *A. girodi*, más 40 individuos de *B. patulus* como presa. Esto con el fin de evitar la posible introducción de individuos de *B. havanaensis* que pudieran alterar los resultados. De igual manera, en todas las unidades experimentales del tratamiento control (en ausencia del depredador), se colocaron los contenedores correspondientes con 20 individuos de *B. patulus*, pero sin el depredador.

Se utilizaron cuatro repeticiones para cada tratamiento, dando un total de 48 unidades experimentales (2 niveles de temperatura X 2 concentraciones de alimento X 3 niveles del depredador X 4 repeticiones), por lo que se hizo necesario dividir aleatoriamente el experimento en dos fases, teniendo 24 unidades experimentales en cada fase, los cuales se mantuvieron a la temperatura correspondiente (± 1 °C) mediante la utilización de cámaras de incubación para D.B.O. (1-800-Lab-Line, Ambi-Hi-Lo-Chamber de Lab. Line Instruments, Inc.).

Cada 24 horas y hasta que las poblaciones declinaron, se contó manualmente bajo el microscopio estereoscópico, el número de *B. havanaensis* y el número de huevos por cada hembra. Los primeros 5 días se contó el total de individuos en la población y posteriormente, según aumentó la densidad poblacional, se promedió el número de individuos encontrados en tres alícuotas de 1.0, 0.5 y 0.25 ml, según fuera el caso. Diariamente se renovó el medio con el alimento correspondiente para *B. havanaensis*,

además del número de *B. patulus* y de *A. girodi* correspondientes. Con los valores de la densidad poblacional (ind.ml^{-1}) se elaboraron las gráficas correspondientes al crecimiento poblacional en cada tratamiento. También, a partir de estos datos se calcularon las variables demográficas descritas en el Capítulo II (tasa intrínseca de crecimiento poblacional y población máxima).

Con los valores obtenidos de tasa de crecimiento y población máxima, se procedió al análisis estadístico mediante la aplicación del ANOVA de tres vías para tres factores fijos (temperatura, concentración de alimento y presencia del depredador) y su interacción, además se realizó el análisis *post hoc* de Tukey para conocer la significancia de las diferencias entre los tratamientos mediante el programa Statistica/w-5.0. Se consideraron diferencias con $\alpha = 0.05$ (Sokal y Rohlf, 1985).

Resultados.

En las curvas correspondientes a la supervivencia (lx) y producción de crías por edad específica (fecundidad, mx) (Figs. 15 y 16), que se obtuvieron a partir de los resultados de las tablas de vida de *B. havanaensis* en los tratamientos con diferentes valores de temperatura, disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) y presencia del depredador *A. girodi* (ver tablas de vida en el apéndice 3) se observa que, por efecto de los niveles de temperatura y disponibilidad de alimento, se presentó la misma tendencia que en los resultados obtenidos en el Capítulo II del presente trabajo.

La supervivencia (Fig. 15) disminuyó notablemente con relación al aumento en la temperatura utilizada, mostrando una drástica disminución en el tratamiento de 25 °C y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*, ya que los individuos sobrevivieron casi una tercera parte del tratamiento a 15 °C y misma densidad de alimento. Al mismo tiempo, a cada valor de temperatura utilizado, la supervivencia de los individuos aumentó en relación con el incremento en la disponibilidad de alimento.

Respecto a la fecundidad (Fig. 16), se encontró una tendencia inversa, ya que ésta aumentó conforme los valores de temperatura fueron mayores. A 15 °C los rotíferos mostraron una fecundidad baja (alrededor de 1 cría.hembra⁻¹.día⁻¹), pero casi constante durante el tiempo de vida de las hembras, cuando la temperatura aumentó a 25 °C esta tendencia cambió hacia una mayor fecundidad (entre 2 y 3 crías por hembra.día⁻¹) durante 7 días aproximadamente.

En el tratamiento de 15 °C y baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹), la fecundidad de *B. havanaensis* (Fig. 16) disminuyó notablemente con la presencia del depredador *A. girodi*, pero no así en los otros tratamientos.

Los resultados del ANOVA de tres vías aplicado a las variables obtenidas a partir de la tabla de vida de *B. havanaensis* (Tablas 6 y 7) muestran que, de manera independiente, la presencia del depredador *A. girodi* tuvo efecto significativo ($p < 0.05$) sobre las variables relacionadas con supervivencia (promedio de vida y esperanza de vida) y sobre las variables relacionadas con reproducción (tasa reproductiva bruta $p < 0.05$; tasa reproductiva neta $p < 0.01$ y tasa intrínseca de crecimiento poblacional $p < 0.001$). Por otro lado, para todas las variables, el efecto de la presencia del depredador mostró ser independiente de la temperatura, pero resultó estar en interacción con la disponibilidad de alimento para las variables de tiempo de generación y tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

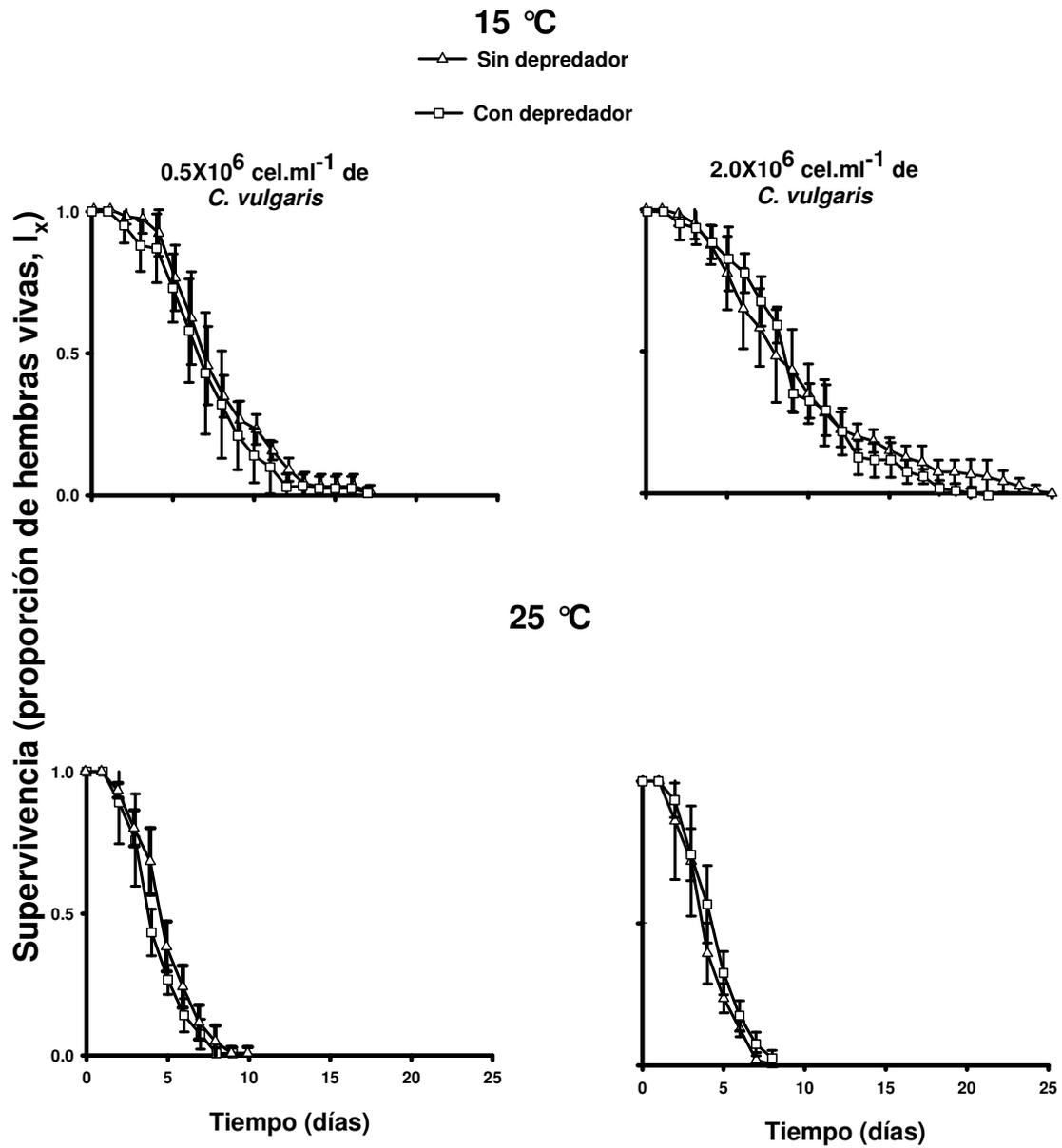


Fig. 15. Supervivencia de *B. havanaensis* a diferentes valores de temperatura, densidad de alimento y presencia de *A. girodi*. Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 6 repeticiones. Ver Tablas de vida en el Apéndice 3.

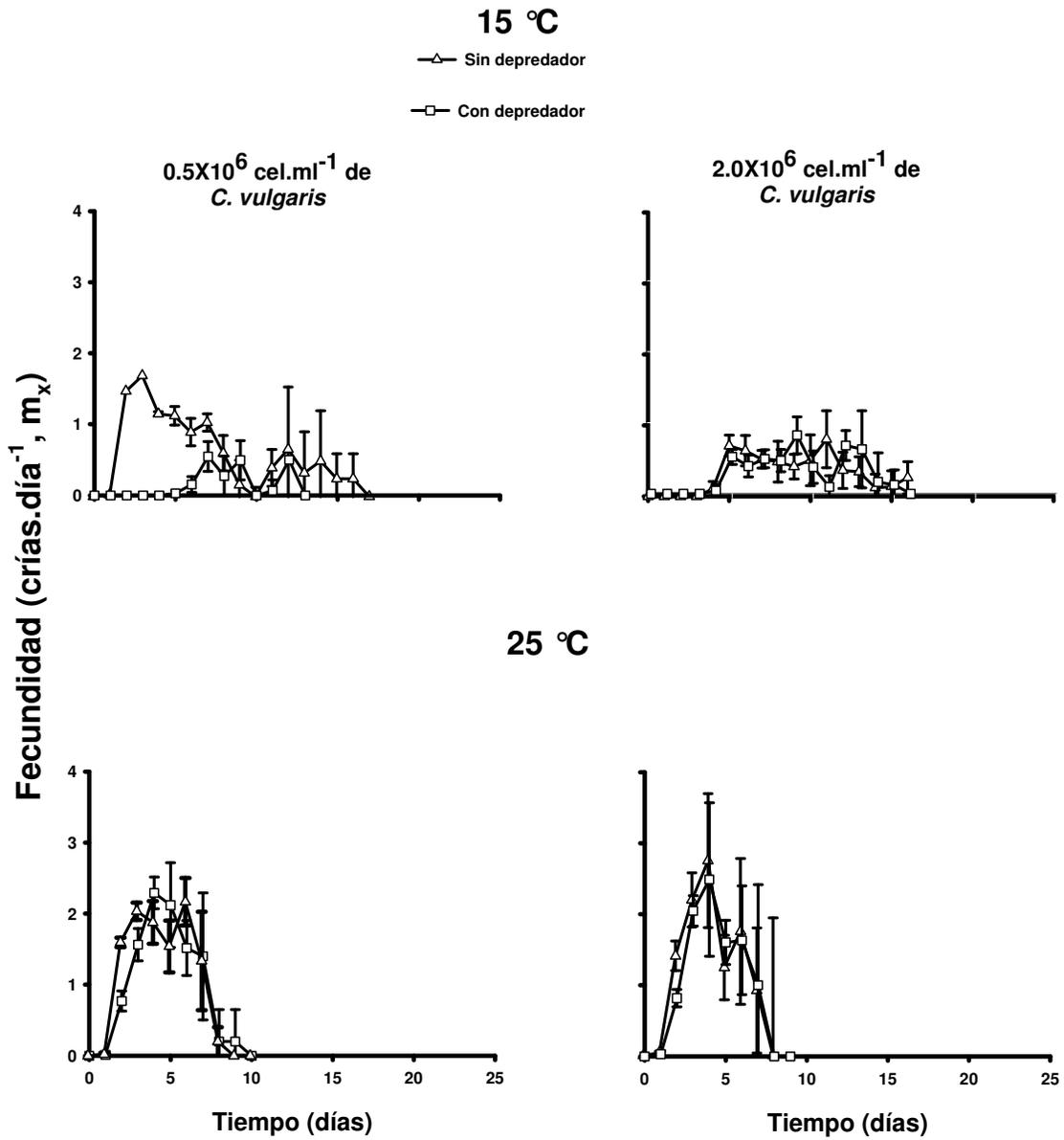


Fig. 16. Fecundidad de *B. havanaensis* a diferentes valores de temperatura, densidad de alimento y presencia de *A. girodi*. Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 6 repeticiones. Ver Tablas de vida en el Apéndice 3.

Promedio de vida					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	1.9	1.9	4.23	0.046
Temperatura (T)	1	166.77	166.77	375.75	0.0001
Alimento (A)	1	9.28	9.28	20.92	0.0001
(DXT)	1	0.006	0.006	0.01	0.91
(DXA)	1	0.26	0.26	0.58	0.45
(TXA)	1	16.46	16.46	37.09	0.0001
(DXTXA)	1	0.04	0.04	0.08	0.78
Error	40	17.6	0.44		
Esperanza de vida					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	1.88	1.88	4.23	0.046
Temperatura (T)	1	166.77	166.77	375.75	0.0001
Alimento (A)	1	9.28	9.28	20.92	0.0001
(DXT)	1	0.006	0.006	0.013	0.91
(DXA)	1	0.26	0.26	0.58	0.45
(TXA)	1	16.46	16.46	37.09	0.0001
(DXTXA)	1	0.036	0.036	0.08	0.78
Error	40	17.6	0.44		
Tasa reproductiva bruta					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	13.47	13.47	4.67	0.04
Temperatura (T)	1	326.96	326.96	113.38	0.0001
Alimento (A)	1	66.33	66.33	23.00	0.0001
(DXT)	1	9.84	9.84	3.41	0.07
(DXA)	1	10.04	10.04	3.48	0.07
(TXA)	1	7.87	7.87	2.73	0.11
(DXTXA)	1	13.87	13.87	4.81	0.03
Error	40	115.2	2.88		

Tabla 6.- Resultados del ANOVA de tres vías aplicado a algunas de las variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* utilizando diferentes valores de temperatura, densidad de alimento (*C. vulgaris*) y la presencia del depredador (*A. girodi*). Ver Tablas de vida en el Apéndice 3.

Tasa reproductiva neta					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	5.02	5.02	25.25	0.0001
Temperatura (T)	1	87.18	87.18	438.11	0.0001
Alimento (A)	1	8.21	8.21	41.25	0.0001
(DXT)	1	0.04	0.04	0.18	0.67
(DXA)	1	0.03	0.03	0.14	0.71
(TXA)	1	3.09	3.09	15.51	0.0003
(DXTXA)	1	0.65	0.65	3.25	0.08
Error	40	8.00	0.20		
Tiempo de generación					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	0.08	0.08	0.63	0.43
Temperatura (T)	1	214.80	214.80	1715.20	0.0000
Alimento (A)	1	1.23	1.23	9.85	0.003
(DXT)	1	0.06	0.06	0.49	0.49
(DXA)	1	0.92	0.92	7.35	0.01
(TXA)	1	1.94	1.94	15.53	0.0003
(DXTXA)	1	0.17	0.17	1.32	0.26
Error	40	4.80	0.12		
Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	p
Depredador (D)	1	0.08	0.08	48.31	0.0001
Temperatura (T)	1	2.13	2.13	1327.21	0.00
Alimento (A)	1	0.08	0.08	47.75	0.0001
(DXT)	1	0.0002	0.0002	0.13	0.72
(DXA)	1	0.01	0.01	5.51	0.02
(TXA)	1	0.03	0.03	18.48	0.0001
(DXTXA)	1	0.01	0.01	6.54	0.01
Error	40	0.08	0.002		

Tabla 7.- Resultados del ANOVA de tres vías aplicado a algunas de las variables de obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* utilizando diferentes valores de temperatura, densidad de alimento (*C. vulgaris*) y la presencia del depredador (*A.girodi*). Ver Tablas de vida en el Apéndice 3.

La temperatura y la disponibilidad de alimento, tanto de manera independiente, como en su interacción (salvo en la tasa reproductiva bruta), mostraron un efecto significativo ($p < 0.001$) sobre todas las variables analizadas (Tablas 6 y 7). Finalmente, el efecto de la interacción entre los tres factores (temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador *A. girodi*) sólo resultó significativo ($p < 0.05$) sobre la tasa reproductiva bruta y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

La presencia del depredador (*A. girodi*) disminuyó significativamente ($p < 0.05$) los valores de las variables de supervivencia (Fig. 17, promedio de vida y esperanza de vida) y las variables reproductivas (Figs. 17 y 18, tasa reproductiva bruta y tasa reproductiva neta). Los valores numéricos se pueden ver en la Tabla 9.

En la Fig. 17 se puede observar que por efecto de la temperatura, los valores de las variables relacionadas con supervivencia (promedio de vida, esperanza de vida y tiempo de generación), disminuyeron significativamente ($p < 0.05$) hasta en un 50% (ver valores en la tabla 8). Mientras que los valores de la tasa reproductiva neta se incrementaron de entre 0.59 ± 0.11 y 2.52 ± 0.27 en el tratamiento de 15 °C, a valores entre 3.97 ± 0.18 y 4.99 ± 0.21 en el tratamiento de 25 °C. Por otro lado, por efecto de la disponibilidad de *C. vulgaris*, cuando la temperatura fue baja (15 °C), se incrementó, hasta en un 20%, el valor en cada una de las variables mencionadas.

Cuando la temperatura fue de 15 °C y en presencia del depredador (Fig. 18, Tabla 8), los valores de la tasa reproductiva bruta disminuyeron significativamente respecto al control en las dos concentraciones de *C. vulgaris* utilizadas; en cambio, en el tratamiento de 25 °C, los valores disminuyeron significativamente (de 11.8 a 9.6 crías.hembra⁻¹) solo cuando la disponibilidad de alimento fue alta (2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*).

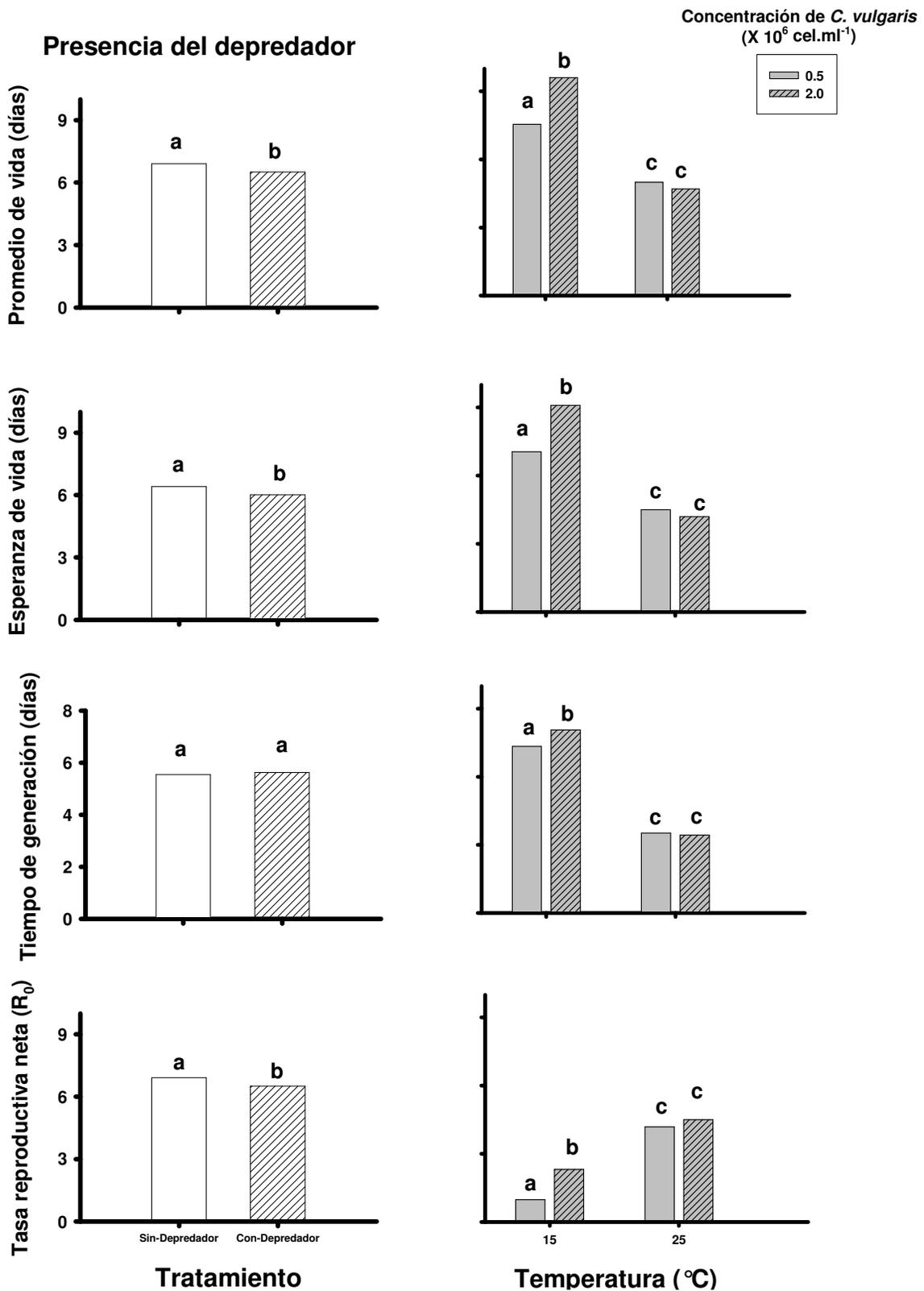


Fig. 17. Efecto de la presencia del depredador *A. girodi*, la temperatura y la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) sobre algunas variables de la tabla de vida de *B. havanaensis*. Los valores indican el promedio de la medias en los tratamientos. Letras diferentes indican diferencias entre los tratamientos a partir del análisis *post hoc* de Tukey.

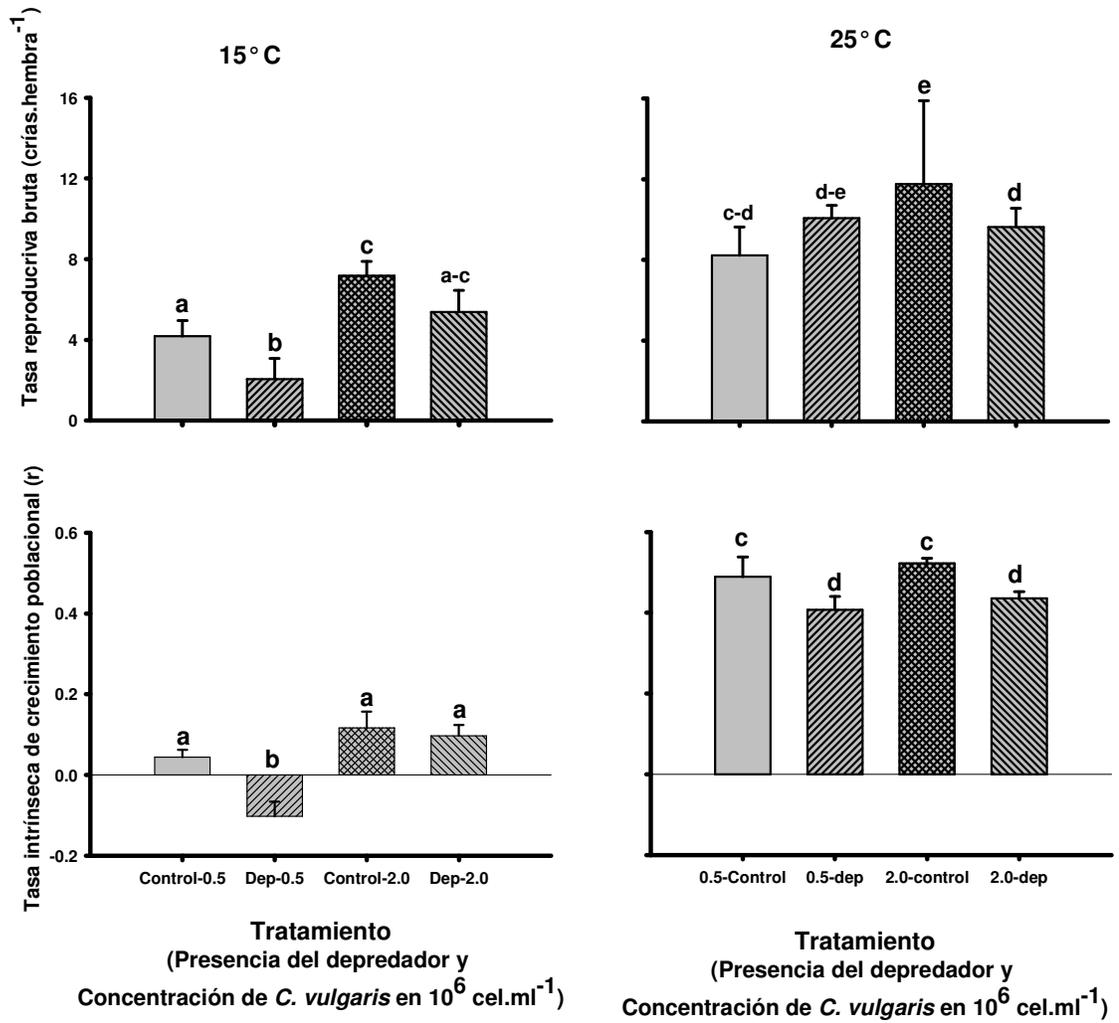


Fig. 18. Efecto de la presencia del depredador *A. girodi*, la temperatura y la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) sobre algunas variables de la tabla de vida de *B. havanaensis*. Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 6 repeticiones. Letras diferentes indican diferencias entre los tratamientos.

Respecto a los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r (Fig. 18), se encontró que los tres factores analizados tuvieron un efecto significativo, tanto en forma independiente como en su interacción (Tabla 7). En la Fig. 18 se observa que en el tratamiento de 15 °C y baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*), la presencia del depredador *A. girodi* disminuyó significativamente los valores de r (de 0.04 a -0.09 aprox.); en cambio, cuando la disponibilidad de alimento fue elevada (2.0×10^6 cel.ml⁻¹), no hubo diferencia significativa entre los valores de r . Por otro lado, en el tratamiento de 25 °C, los valores de r presentan el mismo comportamiento a ambos niveles de disponibilidad de alimento, disminuyendo significativamente en los tratamientos con presencia del depredador (~ de 0.5 en los tratamientos control a ~ 0.4 cuando el depredador estuvo presente).

Densidad de alimento (en 10^6 cel.ml ⁻¹)	Promedio de vida	Esperanza de vida al nacer	Tasa reproduc. bruta	Tasa reproduc. neta	Tpo. de gener.	Tasa intrín. de crecim. (r)
15 °C-Control						
0.5	7.86± 0.19	7.36 ± 0.19	4.19 ± 0.31	1.37 ± 0.7	7.14 ± 0.19	0.04 ± 0.007
2.0	9.72 ± 0.52	9.21 ± 0.52	7.19 ± 0.29	2.52 ± 0.27	8.26 ± 0.17	0.12 ± 0.02
15 °C- Con depredador						
0.5	7.24 ± 0.46	6.74 ± 0.46	2.06 ± 0.45	0.59 ± 0.11	7.54 ± 0.3	0.09 ± 0.04
2.0	9.49 ± 0.29	8.99 ± 0.29	5.38 ± 0.44	2.11 ± 0.15	7.87 ± 0.14	0.10± 0.01
25 °C Control						
0.5	5.23± 0.16	4.73 ± 0.16	8.24 ± 0.57	4.39 ± 0.29	3.36 ± 0.07	0.49 ± 0.02
2.0	4.84 ± 0.14	4.34 ± 0.14	11.77 ± 1.69	4.99 ± 0.21	3.43 ± 0.12	0.52 ± 0.006
25 °C- Con depredador						
0.5	4.76± 0.12	4.26 ± 0.12	10.07 ± 0.28	3.97 ± 0.18	3.67 ± 0.06	0.41 ± 0.01
2.0	4.56± 0.05	4.06 ± 0.05	9.6 ± 0.42	4.01 ± 0.08	3.43 ± 0.04	0.43 ± 0.007

Tabla 8.- Valores de las variables obtenidas a partir de las tablas de vida de *B. havanaensis* utilizando diferentes valores de temperatura, densidad de alimento (*C. vulgaris*) y la presencia del depredador *A. girodi*. Los valores son el promedio ± la desviación estándar de 6 repeticiones.

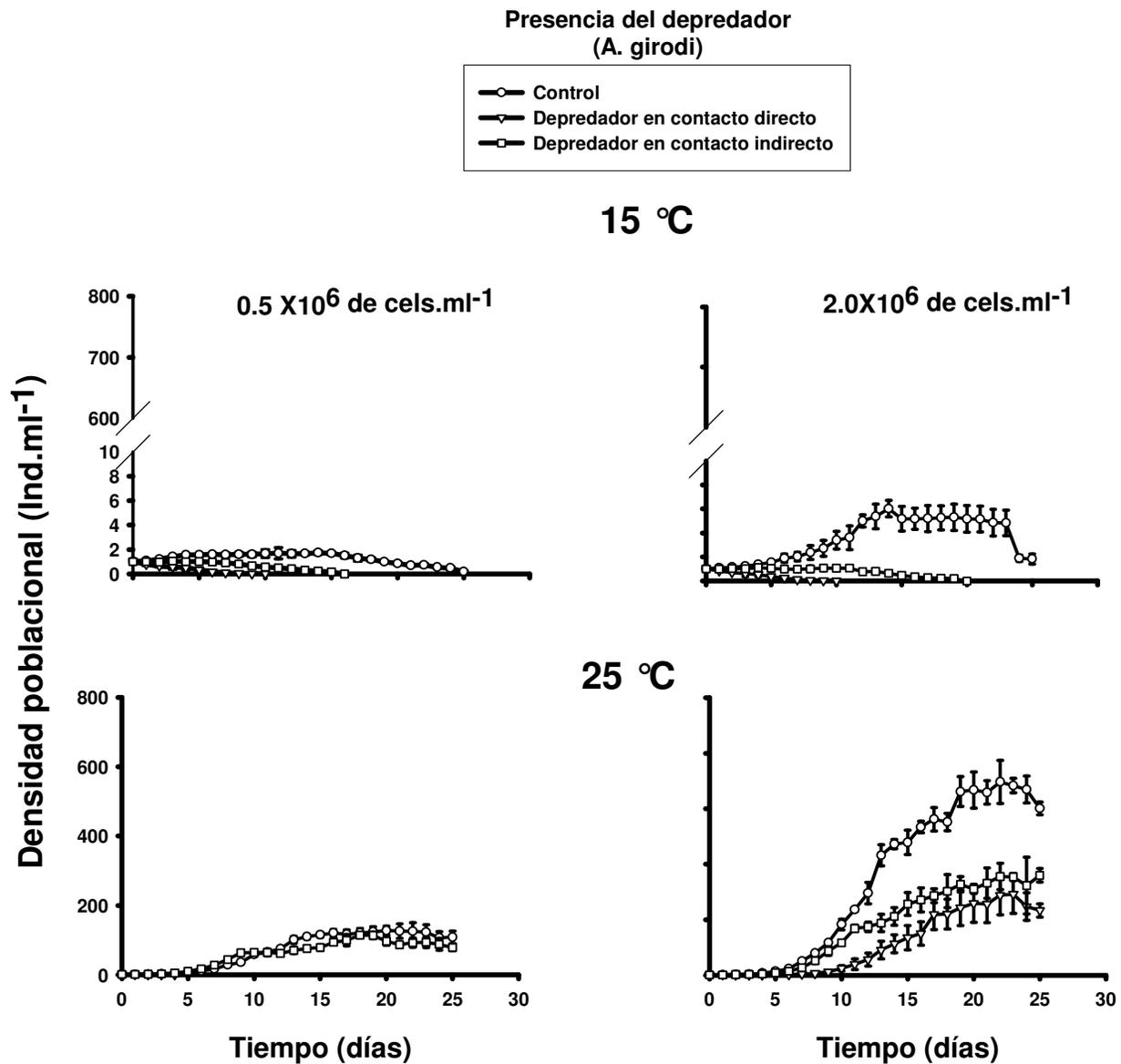


Fig. 19.- Crecimiento poblacional de *B. havanaensis* en presencia y ausencia del depredador *A. girodi*, a dos niveles de temperatura y dos de concentración de alimento (*C. vulgaris*). Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones.

Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r)					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	Nivel de significancia
Temp	1	3.12	3.12	278.9	***
Alim	1	0.97	0.97	136.8	***
Dep	2	9.20	4.60	229.1	***
Temp X Alim	1	1.21	1.21	35.8	***
Temp X Dep	2	1.12	0.56	24.4	***
Alim X Dep	2	2.14	1.07	43.1	***
Temp X Alim X Dep	2	1.58	0.79	106.8	***
Error	36	0.72	0.02		
Densidad poblacional máxima					
Fuente de variación	GL	SC	SM	F	Nivel de significancia
Temp.	1	682934	682934	1864.7	***
Alim	1	327899.50	327899.50	927.6	***
Dep	2	126740.58	63370.29	159.2	***
Temp. X Alim	1	324158.91	324158.91	918.3	***
Tem X Dep	2	122522.40	61277.70	154.3	***
Alim X Dep	2	45052.80	22526.40	57.8	***
Temp X Alim X Dep	2	43225.10	21612.55	55.7	***
Error	36	13826.52	384.07		

Tabla 9. Resultados del ANOVA de tres vías aplicado a la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y densidad poblacional máxima de *B. havanaensis*, obtenidas a partir de los tratamientos con dos niveles de temperatura (Temp.), disponibilidad de alimento (Alim) y presencia del depredador *A.girodi* (Dep). El nivel de significancia está indicado por: *** = $p < 0.001$,

A cada valor de temperatura y disponibilidad de alimento utilizados, la respuesta del crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Fig. 19) disminuyó por efecto de la presencia del depredador (*A girodi*) en contacto directo. Y sólo en el tratamiento de 25 °C y baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) el crecimiento de la población con la presencia del depredador en contacto indirecto mantuvo la misma tendencia que la población control.

Los resultados del análisis de varianza de tres vías (Tabla 9) revelaron un efecto significativo de cada uno de los factores, tanto de manera independiente como en su

interacción, sobre las variables de tasa intrínseca de crecimiento poblacional y de la densidad poblacional máxima.

Los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (Fig. 20) variaron en relación con cada uno de los tratamientos utilizados. En el tratamiento de 15 °C, tanto a baja como alta disponibilidad de alimento, se presentó un efecto significativo adverso de la presencia de *A. girodi*, pues a baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*), los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) se hicieron negativos en relación con el control (de 0.14 a -0.41). A mayor disponibilidad de alimento (2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) el valor de r cambió de 0.21 a -0.33 y -0.84, respectivamente, en los tratamientos con presencia del depredador, tanto en forma indirecta como directa.

En el tratamiento de 25 °C (Fig. 20), sólo se encontró efecto negativo de la presencia del depredador *A. girodi* sobre los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional ($r = -1.35$), cuando éste se presentó en contacto directo con la presa en el tratamiento con baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹), ya que cuando la disponibilidad de alimento fue elevada (2.0×10^6 cel.ml⁻¹), el valor de r no fue estadísticamente diferente ($p > 0.05$) entre el control ($r = 0.55$) y los tratamientos con presencia del depredador, tanto de manera indirecta, como directa ($r = 0.50$ y 0.36 , respectivamente).

Debido al limitado crecimiento poblacional de *B. havanaensis* en los tratamientos de 15 °C, no se encontró una diferencia significativa en los valores de densidad poblacional máxima (Fig. 21), los cuales variaron entre 1.06 ± 0.08 y 3.8 ± 0.4 ind.ml⁻¹, dependiendo de la combinación de los factores. En cambio, en los tratamientos a 25 °C se encontró un efecto significativamente negativo de la presencia del depredador en contacto directo, pues cuando hubo baja disponibilidad de alimento, la densidad máxima fue de 1.7 ± 0.3 ind.ml⁻¹, que resultó significativamente inferior a los valores encontrados en los tratamientos con ausencia y contacto indirecto del depredador (121.3 ± 7 y 90.4 ± 4 ind.ml⁻¹, respectivamente).

En el tratamiento con mayor disponibilidad de alimento (2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*) y 25 °C se encontró un efecto significativamente negativo de la presencia del depredador *A. girodi* (Fig. 21), tanto de manera indirecta como directa, sobre la densidad poblacional máxima (307 ± 20 y 275 ± 20 ind.ml⁻¹, respectivamente) en relación con el tratamiento sin presencia del depredador (611 ± 18 ind.ml⁻¹).

La razón de huevos/hembra (Egg-ratio) de *B. havanaensis* que se registró diariamente en cada uno de los tratamientos (Fig. 22) disminuyó con respecto al tiempo y, salvo cuando la población creció en condiciones de 25 °C y alta disponibilidad de alimento (2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*), la presencia del depredador, tanto en forma indirecta como directa, influyó negativamente en el número de huevos producidos por cada hembra.

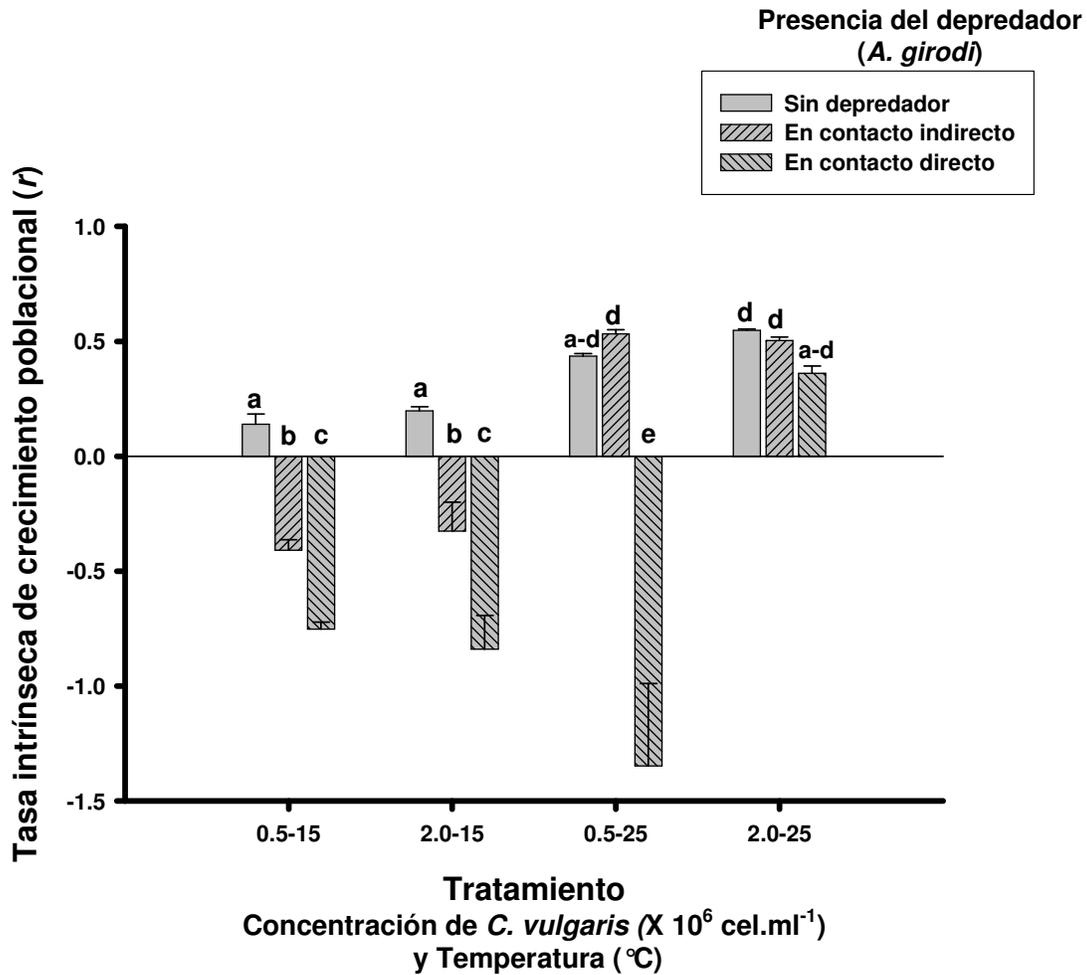


Fig. 20.- Tasa intrínseca de crecimiento poblacional .día⁻¹ (*r*) de *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia de *A. girodi*. Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones.

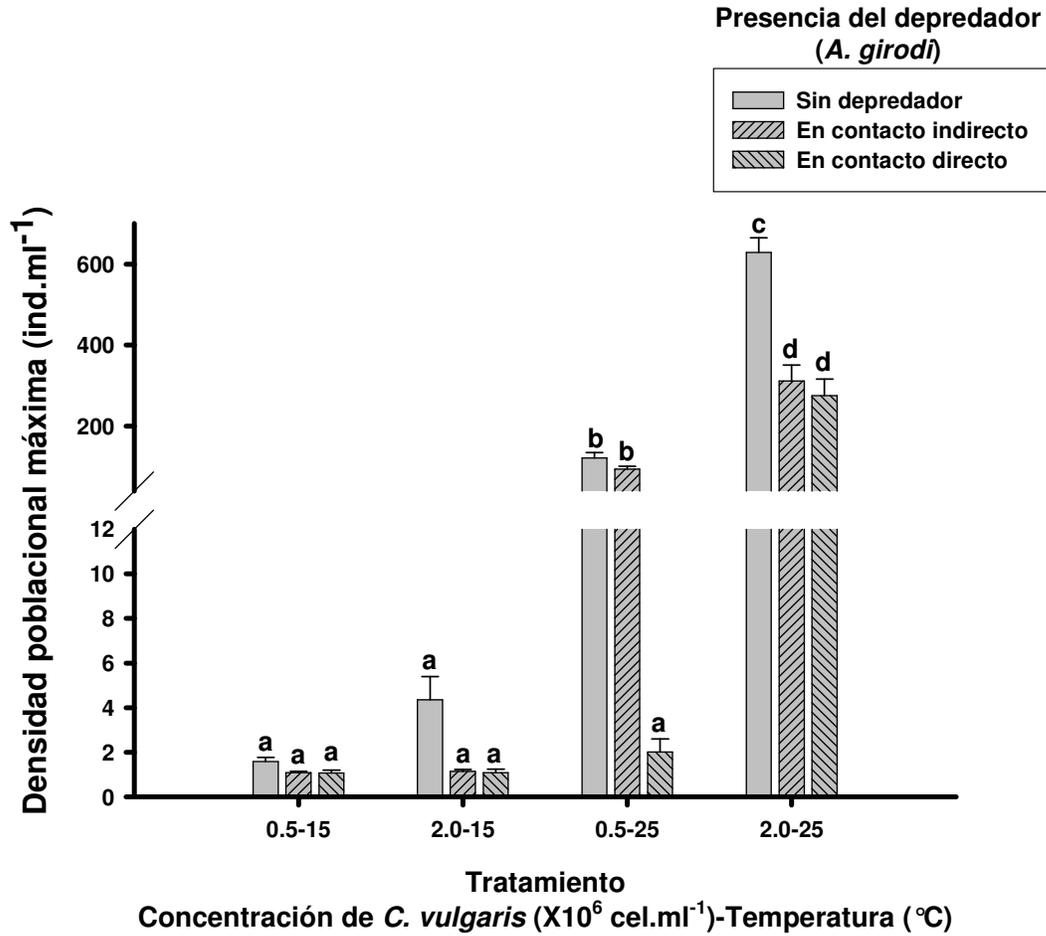


Fig. 21.- Densidad poblacional máxima que alcanza *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia de *A. girodi*. Los valores indican el promedio \pm la desviación estándar de 4 repeticiones.

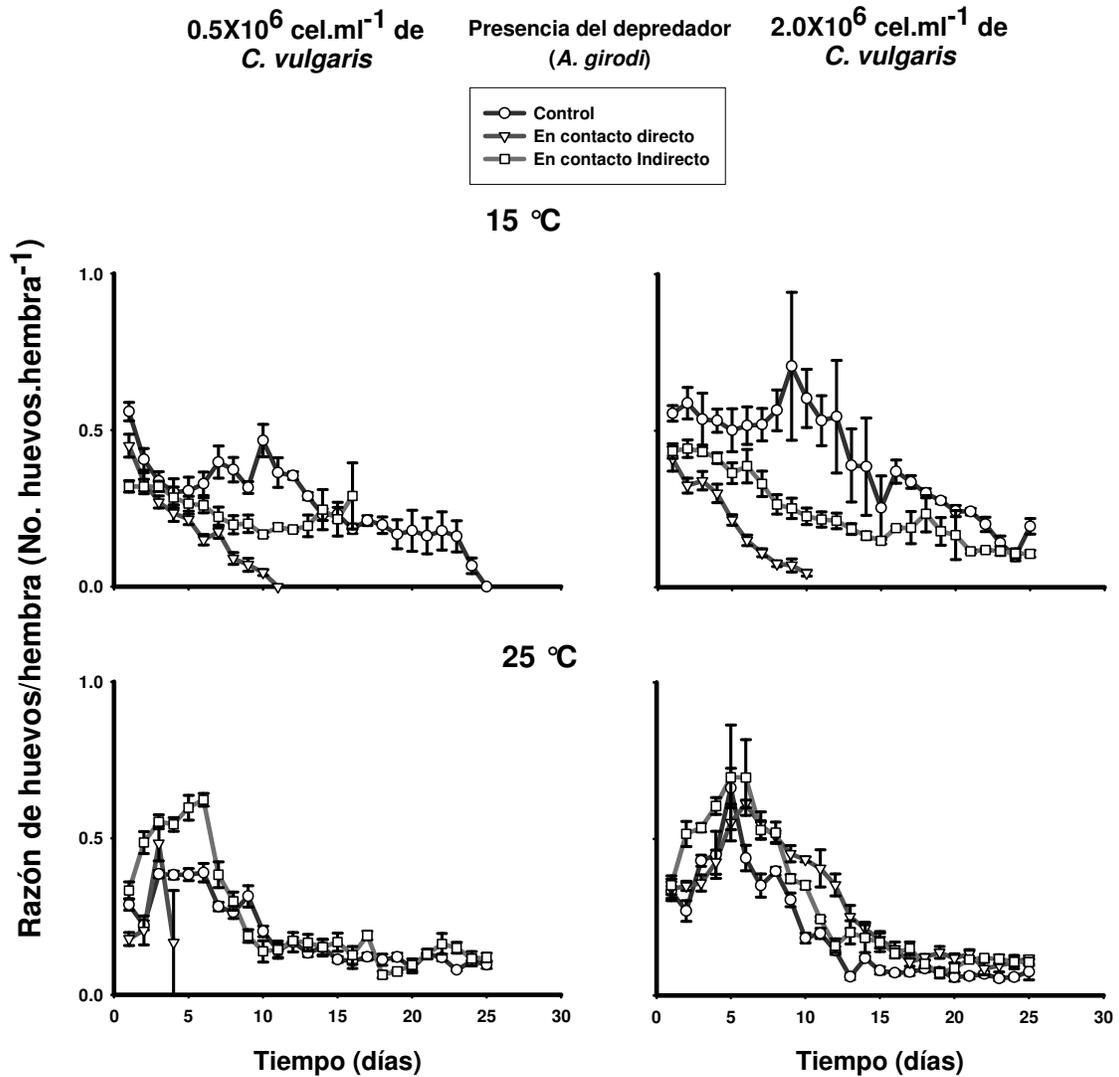


Fig. 22.- Valores del No. de huevos.hembra⁻¹.día⁻¹ de la población de *B. havanaensis* expuesta a diferentes concentración de alimento (*C. vulgaris*) y presencia de *A. girodi*, a 15° y 25 °C. Los valores indican el promedio ± la desviación estándar de 4 repeticiones.

Análisis de resultados.

En los resultados obtenidos en el Capítulo III del presente trabajo, se encontró que en presencia del depredador *A. girodi*, el tamaño del cuerpo y de las espinas de *B. havanaensis* se incrementa significativamente, lo cual le confiere la posibilidad de disminuir la mortalidad generada a partir de la depredación. En ésta última parte del trabajo, se pudo conocer los costos que esos cambios en la morfología de los individuos representan para la población de *B. havanaensis* en estudio.

Cabe señalar que, a partir de diversos estudios en laboratorio y campo, se han generado respuestas opuestas respecto a los costos que significa el cambio en la morfología de los rotíferos, pero las diferencias entre los resultados se debe principalmente a que los métodos de estudio utilizados no fueron los mismos. Por ejemplo, en experimentos de tabla de vida, Gilbert (1980) encontró que ni la presencia de espinas posterolaterales largas, ni la producción de crías con espinas posterolaterales largas, interfirieron con el potencial de supervivencia, fecundidad o reproducción de *Brachionus calyciflorus*. De igual modo, para esta especie, Stemberger (1990) consideró que la producción y el mantenimiento de las espinas inducidas por la presencia de rotíferos depredadores, no implica un costo debido a que están asociadas con altas tasas reproductivas en condiciones de baja disponibilidad de alimento. En cambio, Stemberger (1988) encontró que la forma exuberante de *Keratella testudo* redujo significativamente la supervivencia y la fecundidad en condiciones de alta disponibilidad de alimento, pero cuando la disponibilidad de alimento fue baja, tanto la tasa de crecimiento poblacional como la supervivencia y la fecundidad fueron estadísticamente semejantes.

Por otro lado, en un estudio de campo Conde-Porcuna y Declerk (1998), encontraron que la inducción de mayor longitud en las espinas caudales de *Keratella quadrata* se relaciona negativamente con su fecundidad, sugiriendo así que existe un costo reproductivo asociado a la producción de espinas, mientras que la longitud de las espinas posteriores de *Keratella cochlearis* estuvo relacionada con la temperatura, pero no con la presencia del depredador.

A diferencia de los experimentos realizados por Gilbert (1988) y Stemberger (1988 y 1990), donde comparan las tablas de vida entre madres e hijas, los resultados obtenidos en el presente trabajo, a partir del análisis de las tablas de vida de subpoblaciones de *B. havanaensis*, revelan que la presencia del depredador *A. girodi* y

por lo tanto, la inducción de la forma “exuberante” de *B. havanaensis*, (con mayor tamaño corporal y longitud de las espinas posteriores), sí afecta significativamente la supervivencia de los individuos (Tablas 6 y 7), pues los valores del promedio de vida, esperanza de vida al nacer y tiempo de generación disminuyeron por efecto de la presencia de *A. girodi* (Figs. 15 y 17). De igual manera, las variables relacionadas con reproducción (tasa reproductiva bruta, neta y r) se ven afectadas significativamente de forma negativa por la presencia del depredador (Figs. 17 y 18). Esto implica una disyuntiva “trade-off” entre el tamaño y el número de crías producidas, pues como se observó en los resultados del Capítulo III, la presencia del depredador induce la formación de huevos significativamente más grandes en *B. havanaensis*.

En el trabajo de Rose *et al.* (2001), se expuso al cladócero *Ceriodaphnia cf. dubia* a diferentes densidades del pez *Melanotaenia duboulayi* sin encontrar diferencias significativas de la supervivencia entre el control y los tratamientos con diferentes densidades del depredador; pero los autores encontraron que el aumento en la densidad de los peces incrementa significativamente el tiempo de generación del cladócero. Esto permite evidenciar las diferentes respuestas que se pueden encontrar entre los organismos del zooplancton, ya que las respuestas de supervivencia que presentó el rotífero *B. havanaensis* por efecto de la presencia de *A. girodi* (y que fueron mencionadas anteriormente) son contrarias con las registradas por Rose *et al.* (*op. cit.*). También la respuesta en el tiempo de generación de *B. havanaensis* (Fig. 17) es contraria a la observada en el cladócero *Ceriodaphnia cf. dubia*, ya que la presencia del depredador *A. girodi* no tuvo efecto significativo sobre ésta variable, pero los factores de temperatura y disponibilidad de *C. vulgaris* sí (Tabla 7, Fig. 17).

Como se observó en los resultados del Capítulo II (Tablas 2 y 3), de manera independiente, tanto la temperatura como la disponibilidad de alimento influyen significativamente sobre todas y cada una de las variables de tabla de vida analizadas (Tablas 6 y 7); sin embargo, en la interacción con la presencia del depredador se encontró que, el efecto de este factor es independiente de la temperatura utilizada, pero su efecto sobre el tiempo de generación y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional depende significativamente de la disponibilidad de alimento en el medio.

El hecho de que la interacción entre los tres factores utilizados (depredación, temperatura y disponibilidad de alimento) tuviese un efecto significativo sobre la tasa reproductiva bruta, pero no se viera reflejado sobre la tasa reproductiva neta (R_0), se ha encontrado en estudios con otros organismos del zooplancton (Nandini y Sarma, en

prensa) y generalmente se atribuye a los patrones de mortalidad que presentan las hembras adultas. Es importante resaltar que el efecto negativo de la presencia del depredador sobre los valores de la tasa reproductiva bruta fue significativo en los tratamientos donde la combinación de temperatura (15 °C) y disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹) normalmente limitan el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Fig. 18).

Siendo que la Tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) es considerada como una medida de eficiencia biológica (Roff, 1992; Stearns, 1992) es importante señalar que los tres factores utilizados (depredación, temperatura y disponibilidad de alimento) presentaron un efecto significativo sobre esta variable en el experimento de tabla de vida, tanto de manera independiente como en su interacción (Tablas 6 y 7). En la Fig. 18 se observa que, mientras la presencia del depredador *A. girodi* disminuyó significativamente el valor de r en cada tratamiento, la temperatura y la disponibilidad de alimento influyeron significativamente para que su valor se incrementara.

En la naturaleza, la cantidad de alimento disponible en la columna de agua varía considerablemente, tanto en espacio como en tiempo, los rotíferos (al igual que todos los organismos que componen el zooplancton), deben ser capaces de responder a esas variaciones para poder sobrevivir (Merriman y Kirk, 2000; Gliwicz, 2002). Pero no sólo eso, pues en diversos estudios se ha encontrado que la capacidad para responder a la presencia del depredador también depende de la disponibilidad de alimento en el medio. Por ejemplo, se ha visto que cuando la disponibilidad de alimento es baja, algunos dáfnidos muestran un retraso en la reproducción, mayor tamaño, mayor edad de madurez y producen crías más grandes, comparado con las respuestas a un alto nivel de alimento en presencia del depredador (Weber, 2001). La pregunta que frecuentemente se hace sobre si la abundancia del zooplancton es controlada por la limitación del crecimiento y la reproducción, como un resultado de la baja disponibilidad de alimento, o por un incremento en la mortalidad a través de la depredación, puede encontrar respuesta en los resultados aquí obtenidos. A partir de las curvas del crecimiento poblacional del rotífero *B. havanaensis* a diferentes niveles de temperatura, disponibilidad de alimento y presencia del depredador *A. girodi* (Fig. 19), se encontró un efecto altamente significativo ($p < 0.001$) de cada uno de los factores utilizados y su interacción (Tabla 10) sobre los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r (Fig. 20) y de abundancia poblacional máxima (Fig. 21).

Dado que ya se había confirmado (ver Capítulo III) que a cada valor de temperatura y disponibilidad de *C. vulgaris* utilizados, la presencia del depredador *A. girodi* induce el desarrollo de la forma "exuberante" de *B. havanaensis*, ahora fue posible establecer que éste cambio en la morfología de la presa conlleva una disminución significativa de su supervivencia (expresado en el promedio de vida, Fig. 17) y reproducción (considerando las tasas reproductivas, bruta y neta en las Figs. 17 y 18), lo cual se ve reflejado en el crecimiento poblacional del rotífero (Fig. 19). Por lo que resultó lógico encontrar que en el tratamiento de 15 °C, donde la reproducción se ve limitada por el mayor tiempo de generación (Fig. 17. Ver también resultados del Capítulo II), tanto a baja como alta disponibilidad de alimento, la inducción de defensas contra la depredación por *A. girodi* (presencia del depredador en forma indirecta), afectó negativamente el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Fig.19). Lo cual se confirmó por los valores negativos de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional r (Fig.20); los valores mínimos de la densidad poblacional máxima (Fig. 21) y por la menor razón de huevos.hembra⁻¹ que se encontró respecto al control (Fig. 22).

Por el contrario, en el tratamiento de 25 °C y baja disponibilidad de alimento, el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* se dio de manera semejante entre el tratamiento sin depredador (control) y el tratamiento con depredador en contacto indirecto; ya que entre los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional (r) (Fig. 20) y densidad poblacional máxima (Fig. 21), no se encontraron diferencias estadísticas significativas. Esta respuesta puede explicarse por el hecho de que bajo esas condiciones experimentales, no hubo un efecto significativo de la presencia de *A. girodi* sobre el tiempo de generación (Fig. 17); además, en el capítulo III se encontró que el tamaño de los huevos producidos es significativamente mayor a baja disponibilidad de alimento que a alta disponibilidad de alimento, lo cual le puede dar a las crías la posibilidad de reducir el tiempo para alcanzar la madurez sexual y así, contribuir rápidamente con nuevos individuos a la población. Por ejemplo, durante los primeros días del crecimiento poblacional, en la Fig. 22 se observa mayor cantidad de huevos.hembra⁻¹ que en el control. Sin embargo, cabe señalar que esta estrategia no fue suficiente para contrarrestar el efecto negativo por el aumento en la mortalidad cuando el depredador estuvo en contacto directo, ya que la población declinó hasta desaparecer al día 5 (Fig. 19).

En los resultados obtenidos a partir del experimento de crecimiento poblacional (Fig. 19), se pudo observar el efecto favorable de altos valores de temperatura (25 °C) y

disponibilidad de alimento (2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*), para contrarrestar el efecto negativo de la presencia del depredador *A. girodi*. Esto indica que a lo largo del año, en su medio natural, aún en condiciones de temperatura y/o disponibilidad de alimento limitantes, la forma "básica" de *B. havanaensis* puede estar presente en el cuerpo de agua cuando el depredador está ausente; pero bajo condiciones favorables, mediante la inducción de los cambios en su morfología, la forma "exuberante" de *B. havanaensis* puede contrarrestar el efecto negativo de la depredación y coexistir con el depredador *A. girodi*. Esto es porque cuando las tasas de cambio, tales como la tasa de reproducción y la tasa de crecimiento poblacional, que están controladas por los recursos ("bottom-up") y las variables estables, tales como biomasa, tamaño corporal de los individuos y la densidad poblacional, que están controladas por la depredación ("top-down") se encuentran en equilibrio, es posible la coexistencia de la presa y el depredador (Gliwicz, 2002).

Los resultados aquí encontrados, confirman lo que Conde-Porcuna y Declerck (1998) han señalado: que los depredadores invertebrados pueden controlar la abundancia de los rotíferos si la reproducción de éstos está limitada por la disponibilidad de alimento, ya que cualquier estrategia por la cual, los organismos presa modifican algunas de las características de su historia de vida para minimizar la presión por depredación y aumentar su eficiencia biológica "fitness", depende de la disponibilidad de alimento en el medio. Pues en algunos estudios sobre diferentes organismos del zooplancton se ha encontrado que, en presencia de algún depredador, la disponibilidad de alimento afecta diversas características de historia de vida; por ejemplo, a baja disponibilidad de alimento, los organismos muestran un retraso en la reproducción, un mayor tamaño y mayor edad de madurez y un mayor tamaño de las crías, comparado con la respuesta a una mayor disponibilidad de alimento (Tollrian, 1995; Gliwicz, 2002).

Las curvas del crecimiento poblacional de *B. havanaensis* a 25 °C y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris* (Fig. 19) señalan un crecimiento positivo en presencia del depredador *A. girodi*, tanto en contacto indirecto, como en contacto directo, ya que al comparar los valores de *r* con el tratamiento en ausencia del depredador, éstos no mostraron diferencias significativas (Fig. 20). Sin embargo, la densidad poblacional máxima que alcanzó este rotífero en el tratamiento control fue significativamente superior (casi el doble) a la de los tratamientos con depredador (Fig. 21). La menor densidad poblacional máxima que alcanzó la población de *B. havanaensis* cuando estuvo en presencia indirecta del depredador *A. girodi* en este tratamiento, pudo

deberse a la menor tasa reproductiva neta (R_0) que presentó bajo las mismas condiciones experimentales (Fig. 17); lo cual confirma que existe un costo energético, dado por el cambio en la morfología de *B. havanaensis* que induce la presencia del depredador *A. girondi*.

Conclusiones.

- La inducción de la forma "exuberante" por efecto de la presencia del depredador *A. girondi*, sí representa para *B. havanaensis* un costo energético, ya que los valores de las variables relacionadas con supervivencia y reproducción disminuyen significativamente.
- Cuando las condiciones de temperatura y/o disponibilidad de alimento son limitantes para el crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, el efecto negativo de la presencia del depredador *A. girondi* es evidente. Por lo que, en su medio natural, la forma "básica" de la población de *B. havanaensis* en estudio, estará presente, sólo en ausencia del depredador.
- Cuando las condiciones de temperatura y disponibilidad de alimento son favorables para el crecimiento de la población de *B. havanaensis* en estudio, el desarrollo de respuestas inducidas por *A. girondi* le permiten contrarrestar la presión por depredación y le confieren la posibilidad de coexistencia con el depredador.

Capítulo V

Discusión y conclusión general

Debido a la gran variedad de hábitats que los rotíferos ocupan (Pejler, 1995), por su posición en la cadena trófica (Nogrady *et al.*, 1993) y en general, por la peculiaridad de sus características biológicas (mismas que se han ido señalando a lo largo del presente escrito), es que éste grupo de organismos conforman una parte importante del zooplancton en diferentes ambientes acuáticos. En México, el número de especies conocidas está en aumento (Sarma, 1999), por lo que es necesario el desarrollo de investigaciones, que permitan conocer la relación que éstos organismos tienen con el medio en que se desarrollan, ya que diversos trabajos señalan la existencia de especies de rotíferos que morfológicamente son muy semejantes entre sí (especies gemelas o crípticas), las cuales pueden llegar a convivir en un mismo cuerpo de agua durante largos períodos de tiempo, principalmente como resultado de sus respuestas diferenciales a factores abióticos, tales como temperatura y salinidad y su interacción con factores bióticos como la oscilación en el nivel de recursos tróficos o la importancia de la depredación como factor mediador de la coexistencia de rotíferos (Serra *et al.*, 1997;Ciros-Pérez, 2001; Gómez *et al.*, 2002).

La investigación descrita a lo largo de esta Tesis está basada en el interés de conocer la interacción de diferentes factores, tanto bióticos como abióticos sobre la historia de vida del rotífero *Brachionus havanaensis*, ya que en la naturaleza existe más de un factor que determina la presencia o ausencia de una especie en determinado cuerpo de agua. Y aunque en diversos estudios se sugiere la importancia de los factores bióticos en la determinación de la estructura de las comunidades de rotíferos (Pennak, 1989; Pourriot, 1991) y muchas investigaciones en laboratorio han confirmado la influencia de diversos factores ambientales sobre la biología de estos organismos (ver Nogrady *et al.*, 1993), en pocos trabajos se estudia el efecto conjunto de dos o más factores (p. ej. Sarma, 1989; Sarma y Rao, 1990, 1991; Ritchie, 1996; Montagnes *et al.*, 2001; Peredo-Álvarez *et al.*, 2003).

También es importante señalar que el conocimiento de los factores que influyen en la dinámica de la población del rotífero en estudio, no solo es esencial para tratar de entender la organización de su comunidad en el cuerpo de agua donde naturalmente se

desarrolla, sino también para poder maximizar su producción en acuicultura, donde se puede ofrecer como alimento de crías de peces y crustáceos (Lubzens., 1987). Otra área de aplicación de este conocimiento es la ecotoxicología acuática donde ciertos parámetros de la dinámica poblacional de especies locales puede ser considerada ideal para el desarrollo de bioensayos con valores subletales de contaminantes (Sarma y Rao, 1990).

La primer parte del presente trabajo (Capítulo I) consistió en el aislamiento y mantenimiento en cultivo de una población clonal de *B. havanaensis*, a partir de una muestra tomada del Canal Nacional de Xochimilco. Esta fase es esencial, pues como se ha podido comprobar en diversos trabajos, no todas las especies de rotíferos son susceptibles de ser cultivadas en laboratorio debido a requerimientos específicos de alimento (p. ej. algunas especies de *Filinia*, Sanoamuang, 1993; *Polyarthra* y *Synchaeta*, Devetter y Sed'a, 2003). Además es importante recalcar que, aún cuando el uso de una población clonal limita la extrapolación de los resultados obtenidos, es importante utilizarla para asegurar que las respuestas obtenidas se deben a la plasticidad fenotípica de los organismos y no a la variabilidad genotípica.

En el Capítulo II se conoció la respuesta que presenta la población de *B. havanaensis* aislada del Canal Nacional de Xochimilco hacia diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento. Y al presentar mayor crecimiento poblacional en condiciones de mayor temperatura (25 °C) se puede afirmar que cae dentro de la clasificación de cálido-estenotérmica, que Ruttner-Kolisko (1974) y De Ridder (1981) tienen para la especie, por lo que es en la época de verano cuando se puede esperar la mayor abundancia de individuos pertenecientes a ésta población, pues es cuando se presentan los valores más altos de fecundidad (Fig. 6). Por el contrario, los valores de promedio de vida y tasa reproductiva neta, que se encontraron en los tratamientos de 15 °C (Tabla 2), sugieren la posibilidad de que esta población tiene la "estrategia" de sobrevivir limitando su reproducción durante las temporadas frías y reproducirse cuando la temperatura es favorable (entre 20 y 25 °C).

De los valores en temperatura y disponibilidad de alimento utilizados en esta etapa del trabajo, se encontró que el mayor crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (considerando los valores de la tasa intrínseca de crecimiento poblacional y densidad poblacional máxima (Figs. 3 y 4) se obtiene cuando la temperatura es de 25 °C y la disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*) es de 2.0×10^6 cel.ml⁻¹, mientras que independientemente de la disponibilidad de *C. vulgaris* en el medio, su crecimiento

poblacional se ve limitado cuando la temperatura es baja (15 °C, Fig. 2), debido al bajo número de huevos que cada hembra produce (Fig. 5). Aún cuando la temperatura sea favorable (20 y 25 °C), el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Figs. 2 y 3) se limita también cuando la disponibilidad de alimento es baja (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*). Esto es porque el efecto de la limitación de alimento normalmente se refleja en la tasa de natalidad de la población (Gliwicz, 2002).

Durante las dos últimas décadas, el estudio de las interacciones Depredador-Presa en los sistemas acuáticos ha recibido un nuevo ímpetu con el descubrimiento de las kairomonas, las cuales son emitidas, tanto por el zooplancton herbívoro como por sus depredadores (ver revisiones por Havel, 1987; Lass y Spaak, 2003). Los rotíferos, los cuales son presas potenciales de depredadores invertebrados, tienen la capacidad de detectar esas sustancias y presentar diferentes estrategias de historia de vida que les permiten aumentar su eficiencia biológica (Stemberger y Gilbert, 1987; Nogrady *et al.*, 1993; Lampert y Sommer, 1997). Es por ello que, dada la evidencia de la capacidad de *B. havanaensis* para cambiar su morfología en relación a la presencia de depredadores del género *Asplanchna* (Garza-Mouriño *et al.*, 2003 y 2005), en el Capítulo III se realizaron experimentos con la finalidad de cuantificar los cambios morfológicos que presentan los individuos de la población de *B. havanaensis* en estudio, a diferentes valores de temperatura y disponibilidad de alimento, tanto en ausencia como en presencia del rotífero depredador *A. girodi*, el cual también es habitante común del Canal Nacional de Xochimilco (Flores-Burgos *et al.*, 1998).

En la teoría de historias de vida, el tamaño de los individuos es un componente importante, ya que se sabe que, por ejemplo, un tamaño mayor aumenta la eficiencia biológica de los organismos, porque entre otras cosas le puede ayudar a disminuir su vulnerabilidad a la depredación por invertebrados (Begon y Harper, 1990; Roff, 1992). Respecto a los resultados obtenidos en esta parte del trabajo, fue posible determinar que el crecimiento corporal de los individuos de *B. havanaensis* en estudio, se ve afectado significativamente por cada uno de los factores utilizados (temperatura, disponibilidad de alimento y depredación) (Tablas 4 y 5). Los resultados señalaron que, independientemente de la presencia o ausencia del depredador *A. girodi*, el crecimiento de la lóriga de *B. havanaensis* es isométrico (Fig. 11), pero lo más relevante es que sólo cuando el depredador se encontró presente, se observó una correlación positiva entre la longitud de las espinas posteriores y la longitud del cuerpo del rotífero, confirmado así que la presencia de *A. girodi* es el factor que induce el desarrollo de una forma de

mayor tamaño denominada “exuberante”, la cual, al igual que se ha encontrado en otras especies de rotíferos (Gilbert, 1987) le confiere a *B. havanaensis* una defensa contra el rotífero depredador.

Una generalización popular es que los animales con mayor tamaño corporal tienen una mayor fecundidad que los animales pequeños, por lo que durante la fase de crecimiento existe una disyuntiva “trade-off” entre reproducirse a edad temprana y mantenerse pequeño o reproducirse más tarde cuando se ha alcanzado una talla mayor y tener mayor fecundidad (Roff, 1992). Esto funciona bien para organismos acuáticos como los cladóceros, en los cuales las hembras más grandes pueden cargar un mayor número de embriones, pero en los rotíferos la situación es más compleja, ya que los huevos se producen individualmente y en secuencia, en un número que se fija a partir del nacimiento (Stelzer, 2005), por lo que para que una hembra incrementara su fecundidad, debería tener huevos de menor tamaño para que la secuencia fuera más rápida. Esto no ocurre, pues en los resultados obtenidos a partir de la medición del volumen de los huevos, se encontró que, al igual que ocurre en otras especies de rotíferos (Gilbert, 1987a; Stelzer, 2005), tanto en ausencia como en presencia del depredador, el volumen de los huevos producidos por *B. havanaensis* depende del tamaño corporal de las madres (Fig. 13).

Por otro lado, el mayor tamaño de las hembras de *B. havanaensis* (en volumen corporal) se encontró en presencia del depredador *A. girodi*, en relación con temperatura cálida (20 y 25 °C) y baja disponibilidad de alimento (0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*). Este hecho resulta contrario a la teoría de Chase (1999), quien propone que los organismos expuestos a baja disponibilidad de alimento tienden a reproducirse a edad más temprana pero mantienen un tamaño menor (estrategia 1). Sin embargo, estos resultados parecen lógicos si se considera que los rotíferos presentan un número fijo de células desde su nacimiento, por lo que su respuesta a ciertos factores puede ser diferente a la de organismos cuyo crecimiento se da por división celular.

La depredación es uno de los factores que tiene los efectos más inmediatos sobre la supervivencia de una especie, pues si un individuo es comido, no podrá producir nuevas crías. Y en algunos trabajos sobre depredación del zooplancton, se ha podido encontrar que los depredadores invertebrados tienen mayor influencia sobre la mortalidad del zooplancton herbívoro que los depredadores vertebrados (Blumenshine y Hambricht, 2003) e incluso, pueden llegar a reducir la densidad de los rotíferos (mediante el incremento de su mortalidad o a través de la disminución de sus tasas de

fecundidad), independientemente de la biomasa de fitoplancton (Conde-Porcuna y Declerk, 1998). Por lo cual, los rotíferos han desarrollado una amplia variedad de defensas para rechazar la depredación por invertebrados, las cuales incluyen: desarrollar o formar defensas constitutivas o permanentes (p. ej. la lóriga dura de *Keratella* o las espinas largas de *B. macracanthus*) y defensas inducibles (como el crecimiento de espinas posteriores en *B. calyciflorus*; ver p. ej. Gilbert, 1980 a, Havel, 1984; Nogrady *et al.*, 1993).

Las defensas inducibles se han encontrado en diferentes hábitats y taxas en la naturaleza (Verschoor, 1971; Tollrian, 1995), pero para considerarlas realmente inducibles, se deben reunir cuatro condiciones fundamentales: 1) variabilidad de la presión por depredación; 2) la defensa debe ser realmente efectiva; 3) debe de haber un aviso asociado con el depredador (kairomonas) y 4) la defensa debe tener costos asociados. Dado que existe muy poca evidencia que permita afirmar que, entre los rotíferos, los fenotipos inducidos conlleven un gasto energético; y las variaciones en las estrategias de historia de vida para maximizar la eficiencia biológica en presencia de un depredador pueden ser el resultado de un cambio en el patrón de distribución de energía hacia crecimiento y reproducción para compensar el costo por la producción de defensas morfológicas, en el Capítulo V de este trabajo se analizó la dinámica poblacional de *B. havanaensis* en presencia del depredador *A. girodi* y su relación con temperatura y disponibilidad de alimento.

Al igual que se ha encontrado en estudios con otras especies de rotíferos (Stemberger y Gilbert, 1984), *B. havanaensis* presenta estrategias de historia de vida en respuesta a la disponibilidad de alimento, temperatura y la presencia del depredador mediante la distribución diferencial de los recursos hacia crecimiento somático y reproducción.

Aunque, algunos autores como Repka y Pihlajamaa (1996) consideran que no es posible medir los costos que causan los cambios morfológicos en el zooplancton, debido a que estos costos son más bien ecológicos y no son detectables mediante el uso de tablas de vida en el laboratorio, porque los organismos se encuentran separados de otros factores que influyen en su evolución en su ambiente natural, tales como la interacción con otras especies y especialmente con otros depredadores, en el presente estudio se detectó que la presencia del depredador *A. girodi* afecta significativamente los valores de las variables de supervivencia y reproducción en la población de su presa

B. havanaensis (Tablas 6 y 7; Fig. 17), lo que representa un costo relacionado con el cambio morfológico inducido por la presencia del depredador *A. girodi*.

A baja temperatura (15 °C), fue evidente el efecto negativo de la presencia del depredador *A. girodi* sobre el crecimiento poblacional de *B. havanaensis* (Fig. 19) por lo que en su medio natural, en época de frío, independientemente de la disponibilidad de alimento en el medio, la población de *B. havanaensis* puede ser eliminada si hay presencia del depredador. Por otro lado, por su estrategia de resistencia a las condiciones limitantes de temperatura y disponibilidad de alimento, la forma "básica" de la población de *B. havanaensis*, puede encontrarse en su hábitat cuando no haya presión por depredación.

Cuando las condiciones ambientales (como temperatura y disponibilidad de alimento) fueron favorables para el crecimiento de la población, se pudo comprobar el beneficio de la formación de defensas inducidas en *B. havanaensis*, ya que el crecimiento de la población pudo contrarrestar la presión por depredación de *A. girodi* (Fig. 19), lo cual le confiere a la presa la posibilidad de coexistir con el depredador a lo largo del tiempo.

La estrategia de tener defensas inducibles permite a las poblaciones que están expuestas a períodos de ausencia del depredador, maximizar su eficiencia biológica, ya que debido al costo que éstas representan, los organismos pueden mantener la forma indefensa cuando el depredador está ausente y solo desarrollarlas cuando son requeridas. Si no hubiera costos involucrados en el desarrollo de las defensas, pero aún así significara beneficios defensivos, la estrategia óptima sería el mantenerse constantemente defendido (Verschoor, 1971).

Finalmente, es importante mencionar que la mayoría de las investigaciones sobre las defensas inducidas químicamente se han enfocado en los costos y beneficios para la presa, pero pocas investigaciones estudian el efecto de las presas con respuestas inducidas, sobre el crecimiento poblacional de los depredadores, por lo que este tema puede ser un punto interesante para estudios futuros.

Literatura Citada.

- Ahlstrom, E.H. 1940. A revision of the rotatorian genera *Brachionus* and *Platyas* with descriptions of the new species and two new varieties. Bulletin American Museum of Natural History. Vol. LXXVII. pp. 143-184.
- Anónimo, 1985. Methods of Measuring the acute Toxicity of Effluents to Freshwater and Marine Organisms. US Environment Protection Agency. EPA/600/4-85/013.
- Awaïs, A., Kestemont, P. & Micha, C. 1992. An investigation into the mass production of the freshwater rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. 1. An eco-physiological approach to nutrition. Aquaculture. 105:325-336.
- Barlow, N.D. & Wratten, S.D. 1996; Ecology of predator-prey and parasitoid-host system: Progress since Nicholson.
- Barry, M. J. 2000. Effects of endosulfan on *Chaoborus*-induced life history shifts and morphological defenses in *Daphnia pulex*. J. Plankton Res. 22(9):1705-1718.
- Begon, M.; Harper, J. L. & Townsend, C. L. 1990. Ecology. Individuals, populations and communities. 2th. Edition. Blackwell Scientific Publications. London.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1986. Population ecology, a unified study of animals and plants. 2ª. Edi. Blackwell Scientific Publications. U.S.A. 220 pp.
- Black, R. W. & Slobodkin, L. B. 1987. What is cyclomorphosis?. Freshwater Biology. 18:373-378.
- Blumenshine, S. C. & Hambright, K. D. 2003. Top-down control in pelagic system: a role for invertebrate predation. Hydrobiologia. 491:347-356.
- Bogdan, K. G. & Gilbert, J. J. 1982. The effects of posterolateral spine length and body length of feeding rate in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. Hydrobiologia. 89:263-268.

- Borowitzka, M. A. & Borowitzka, L. J. 1988. Micro-algal Biotechnology. Cambridge University Press. London.
- Brendonck, L. y de Meester, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. Hydrobiologia. 491:65-84.
- Castellanos-Páez. M. E.; Garza-Mouriño, G. & Marañón-Herrera, S. 1999. Aislamiento, caracterización, biología y cultivo del rotífero *Brachionus plicatilis* (O.F. Müller). Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco.
- Caswell, H. 1989. Life-history strategies. En Ecological Concepts. J. M. Cherrett, Edit. Blackwell Scientific, England, 258-307 pp.
- Ciros Pérez, J. 2001. Exclusión y coexistencia entre especies gemelas de rotíferos: mecanismos subyacentes. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. España.
- Conde-Porcuna & Declerck, S. 1998. Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences. J. Plankton Res. 20(4):605-618.
- Conde-Porcuna & Sarma, S.S.S. 1995. Prey selection by *Asplanchna girodi* (rotifera): the importance of prey defence mechanisms. Freshwater Biology. 33: 341-348.
- Chase, J. M. 1999. To grow or to reproduce? The role of life-history plasticity in food web dynamics. Am. Nat. 154(5):571-586.
- De la Lanza Espino, G. & García Calderón (compiladores), J. L. 2002. Lagos y Presas de México. AGT Editor. México.

- De Meester, L. 1996. Evolutionary potential and local genetic differentiation in a phenotypically plastic trait of a cyclical parthenogen, *Daphnia magna*. Evolution. 50(3):1293-1298.
- De Ridder, M. 1981. Some considerations on the geographical distribution of rotifers. Hydrobiologia. 85:209-225.
- Devetter, M. 1998. Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake. Hydrobiologia. 387/388:171-178.
- Devetter, M. & Sed'a, J. 2003. Rotifer fecundity in relation to components of microbial food web in a eutrophic reservoir. Hydrobiologia. 504:167-175.
- Dumont, H. J. & Sarma, S.S.S. 1995. Demography and population growth of *Asplanchna girodi* (Rotifera) as a function of prey (*Anureopsis fissa*) density. Hydrobiologia. 306:97-107.
- Duncan, A. 1984. Assessment of factors influencing the composition, body size and turnover rate of zooplankton in Parakrama Samudra, an irrigation reservoir in Sri Lanka. Hydrobiologia. 113:201-215.
- Duncan, A. 1989. Food limitation and body size in the life cycle of planktonic rotifers and cladocerans. Hydrobiologia. 186/187:11-28.
- Edmonson, W. T. 1946. Factors in the dynamics of rotifer populations. Ecological Monographs. 16:357-362.
- Edmonson, W. T., 1957. Trophic relations of the zooplankton. Transactions of the American Microscopical Society. 76:225-246.
- Elías Gutiérrez, M.; Suárez Morales & Sarma, S.S.S. 2001. Diversity of freshwater zooplankton in the neotropics: the case of Mexico. Verh. Internat. Verein. Limnol. 27: 4027-4031.

- Flores-Burgos, J. 1997. Estudio sobre los rotíferos como indicadores de calidad del agua. Tesis de licenciatura. U.N.A.M. México
- Flores-Burgos, J.; Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 1998. Estudio preliminar sobre sobre la fauna de rotíferos de Xochimilco (México). Proceedings of International Conference on Xochimilco, D.F., México (En Prensa).
- Futuyma, D. J. 1986. Evolutionary Biology. 2ª. Edi. Sinauer Associates, Inc. U.S.A. 600 pp.
- Gannon J.E. & Stemberger, R.S. 1978. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. Trans. Amer. Micros. Soc. 97(1):16-35.
- García Morales, A.E., 1999. Análisis de la Asociación de Rotíferos, en sistemas temporales y Permanentes Localizados en el Centro-Sur de México. Tesis de Licenciatura. U.N.A.M.
- Garza-Mouriño, G.; Santillán-Quíñonez, C. M.; Castellanos Paez, M. E. Corona-Vallejo, M. P. 2003. Género *Brachionus* (Rotifera) en la zona chinampera del Lago de Xochimilco, D. F., México. Scientiae Naturae. Vol 6 (1): 68-68.
- Garza-Mouriño, G., Silva-Briano, M., Nandini, S., Sarma, S.S.S. & Castellanos-Páez, M. E. 2005. Morphological and morphometrical variations of selected species of Brachionidae: A seasonal study from Lake Xochimilco (México). Hydrobiologia. 546:169-179
- Gilbert, J. J. 1980a. Further observations on developmental polymorphism and its evolution in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. Freshwater Biology. 10: 281-294.
- Gilbert, J. J. 1980b. Feeding in the rotifer *Asplanchna*: behavior, cannibalism, selectivity, prey defenses and impact on rotifer communities. En: Evolution and Ecology of zooplankton communities. Special symposium Volume 3. American society of Limnology and oceanography. W. Charles Kerfoot-Editor. University Press. England.

- Gilbert, J.J. 1980c. Observations on the susceptibility of some protist and rotifers to predation by *Asplanchna girodi*. Hydrobiologia. 73:87-91.
- Gilbert, J. J. 1987. Kairomone-Induced Morphological Defenses in Rotifers. Predation: Direct and indirect Impacts on aquatic communities. W Charles Kerfoot & Andrew Sih (Eds). Princeton University Press. U.S.A.
- Gilbert, J. J. 1996. Effect of temperature on the response of planktonic rotifers to a toxic cyanobacterium. Ecology. 77(4):1174-1180.
- Gliwicz, Z. M. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. Freshwater Biology. 47:2296-2312.
- Gómez, A. & Snell, T. W. 1996. Sibling species and cryptic speciation in the *Brachionus plicatilis* species complex (Rotifera). Journal of Evolutionary Biology 9:953-964.
- Gómez, A.; Serra, M.; Carvalho, G. R. & Lunt, D. H. 2002. Speciation in ancient cryptic species complex: evidence from the molecular phylogeny of *Brachionus plicatilis* (Rotifera). Evolution 56(7): 1431-1444.
- Guisande C. & Mazuelos, N. 1991. Reproductive pattern of *Brachionus calyciflorus* Pallas at different food concentrations. J. Plankton Res. 13 (12): 279-286.
- Halbach, U.; Siebert, M.; Wissel, C.; Klaus, J.; Beuer, K. & Delion, M. 1981. Population dynamics of rotifers as bioassay tool for toxic effects of organic pollutants. Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. 21:1141-1146.
- Hansen, B.; Wernberg-Møller, T. & Wittrup, L. 1997. Particle grazing efficiency and specific growth efficiency of the rotifer *Brachionus plicatilis* (Muller). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 215:217-233.

- Havel, J. E. 1984. Predator-induced defenses: a review. W Charles Kerfoot & Andrew Sih (Eds). Princeton University Press. U.S.A. pp. 263-272
- Havel, J. E. & Dodson, S. I. 1987. Reproductive costs of *Chaoborus*-induced polymorphism in *Daphnia pulex*. Limnol. Oceanogr. 26:219-223.
- Hebert, P.D.N. & Grewe, P.M. 1985. *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua*. Limnol. Oceanogr. 30(6):1291-1297.
- Hino, A & Hirano, R. 1976. Ecological studies on the mechanism of bisexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis*-I. General aspects of bisexual reproducing factors. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 10:1093-1099.
- Hirayama, K. & Kusano, T. 1972. Fundamental studies on physiology of rotifer for its mass culture-II. Influence of water temperature on population growth of rotifer. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 38(12):1357-1363.
- Hirayama, K., Watanabe, K. & Kusano, T. 1973. Fundamental Studies on Physiology of Rotifer for its Mass Culture-III. Influence of phytoplankton density on Population Growth. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries. 39(11):1123-1127.
- Hofmann, W. 1980. Workshop on the determination of population parameters. Hydrobiologia 73:143.
- Hone, J. & Sibly, R. M. 2002. Demographic, mechanistic and density-dependent determinants of population growth rate: a case study in avian predator. The Royal Society. Published online.
- Hrbáček, J. 1959. Circulation of water as a main factor influencing the development helmets in *Daphnia cucullata* Sars. Hydrobiologia. 13(1-2):170-185

- Isik, O.; Sarihan, E.; Kusvuran, E; Gül, O & Erbatur, O. 1999. Comparison of the fatty acid composition of the freshwater fish larvae *Tilapia zillii*, the rotifer *Brachionus calyciflorus*, and the microalgae *Scenedesmus abundans*, *Monoraphidium minutum* and *Chlorella vulgaris* in the algae-rotifer-fish larvae food chains. Aquaculture. 174: 299-311.
- Iyer, N. & Rao, T.R. 1993. Effect of the epizoic rotifer *Brachionus rubens* on the population growth of three cladoceran species. Hydrobiologia. 255/256:325-332.
- Iyer, N. & Rao, T.R. 1996. responses of predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: laboratory and field studies. Freshwater Biology. 36:521-533.
- Jeffries, M. & Mills, D. 1992. Freshwater Ecology. Principles and applications. CBS Publisher & Distributors (P) LTD India.
- King, Ch. E. 1980. The genetic structure of zooplankton populations. En: Evolution and Ecology of zooplankton communities. Special symposium Volume 3. American society of Limnology and oceanography. W. Charles Kerfoot-Editor. University Press. England.
- King & Miracle, 1980. A perspective on aging in rotifers. Hydrobiologia. 73:13-19.
- King, Ch. E. & Serra, M. 73:149-152.1998. Seasonal variation as a determinant of population structure in rotifers reproducing by cyclical parthenogenesis. Hydrobiologia. 387/388:361-372.
- King, Ch. E. & Snell, T.W. 1980. Density-dependent sexual reproduction in natural populations of the rotifer *Asplanchna girodi*. Hydrobiologia.
- Kirk, K. L. 1997. Life-history responses to variable environments: starvation and reproduction in planktonic rotifers. Ecology. 72(2):434-441.

- Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Radertiere Mitteleuropas begründet Von Max Voigt. Monogononta Gedruder Borntraeger, Berlin, Stuttgart. I texto 673 pp. II Fig.. 234 pp.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. 3rd edn. Harper and Row, N.Y.
- Krohne, D. T. 1998. General Ecology. Wadsworth Publishing Company. U.S.A.721 pp.
- Lagergren, R., Svensson, J. E. & Lundquist, N. 2002. Clutch size variation and morphology in a cyclomorphic *Bosmina* population. J. Plankton Res. 24(7): 653-659.
- Lair, N. 1990. Effects of invertebrate predation on the seasonal succession of a zooplankton community: a two year study in lake Aydat, France. Hydrobiologia. 198:1-12.
- Larios-Jurado, P. S. 1999. Crecimiento poblacional de los rotíferos *Brachionus calyciflorus* Pallas, *B. patulus* (Müller) y *Asplanchna* (Leydig) en relación a diferentes alimentos bajo condiciones de laboratorio. U.N.A.M. Tesis de Licenciatura.
- Lampert, W. & Sommer, U. 1997. Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford University Press. N.York.
- Lass, S. & Spaak, P. 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. Hydrobiologia. 491:221-239.
- Lesica, P. & Shelly, J. S. 1995. Effects of reproductive mode on demography and life history in *Arabis fecunda* (Brassicaceae). American Journal of Botany. 82(6): 752-762.
- Lubzens E. 1987. Raising rotifers for use in aquaculture. Hydrobiologia. 147:245-255
- Luna-Andrade, A. Aguilar-Durán, R.; Nandini, S. & Sarma, S.S.S. 2002. Combined effects of Koper and microalgal (*Tetraselmis suecica*) concentrations on the

population growth of *Brachionus plicatilis* Müller (Rotifera). Water Air and Soil Pollution. 141:143-153

- Luna de la Vega, H. 1986. Origen, uso y destino del agua en Xochimilco. Memoria del V Congreso Nacional de Ingeniería Sanitaria y Ambiental. Soc. Mex. Ing. Y Amb. México.
- Lynch, M. 1980. Predation, enrichment, and the evolution of cladoceran life histories: a theoretical approach. En: Evolution and ecology of zooplankton communities. Charles Kerfoot (Ed.). University Press of New England. London. 367-375.
- Maly, E.J. 1975. Interactions among the predatory rotifers *Asplanchna* and two prey, *Paramecium* and *Euglena*. Ecology. 56:346-358.
- Martínez-Jerónimo, F. 2003. Effect of photoperiod and temperature on the somatic growth of *Daphnia magna* (Branchiopoda:Anomopoda). Scientiae Naturae. 6(1):15-22.
- Merriman, J.L. & Kirk, K.L. 2000. Temporal patterns of resource limitation in natural populations of rotifers. Ecology. 81(1):141-149.
- Meyer, J.S.; Ingersoll, C.G.; McDonald, L.L. & Boyce, M.S. 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: Jackknife Vs. Bootstrap techniques. Ecology. 67(5): 1156-1167.
- Miracle, M. R. & Serra, M. 1989. Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. Hydrobiologia 186/187 (Dev. Hydrobiol. 52) :81-102.
- Montagnes, D.J.S., Kimmance, S.A., Tsounis, G. & Gumbs, J.C. 2001. Combined effect of temperature and food concentration on the grazing rate of the rotifer *Brachionus plicatilis*. Marine Biology. 139:975-979.
- Nandini, S. & Sarma, S.S.S., 2002. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. Hydrobiologia 00:1-9.

- Nandini, S. & Sarma, S.S.S, en prensa. Effect of algal and animal diets on life history of the freshwater copepod *Eucyclops serratus* (Fischer, 1851). Aquat. Ecol
- Nandini, S.; Ramírez-García, P. & Sarma, S.S.S. 2005. Seasonal variations in the species diversity of rotifers from Lake Xochimilco (México). J. of Freshwater Ecology. 20(2):287-294
- Navarro, N. 1999. Feeding behavior of the rotifers *Brachionus plicatilis* and *Brachionus rotundiformis* with two types of food: live and freeze-dried microalgae. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 273:75-87.
- Nogrady, T.; Wallace, R.L. & Snell, T.W. 1993. Rotifera. Volume 1: Biology, Ecology and Systematics. SPB Academic Publishing bv. 12 pp.
- Ooms-Wilms, A. 1998. On the food uptake and population dynamics of rotifers in a shallow eutrophic lake. Academisch Proefschrift. 150 pp.
- Osorio-Tafall, B. F. 1942. Rotíferos planctónicos de México I, II y III. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. Vol. III. Nos. 1-4. pp. 23-79 + 12 Figs.
- Pavón-Meza E. L., 2000. Efecto de *Chlorella vulgaris* viva y muerta sobre el crecimiento poblacional de *Brachionus calyciflorus* Pallas y *Brachionus patulus* (Müller) (Rotifera: Brachionidae) en laboratorio. Tesis de Maestría. U.N.A.M. México.
- Pavón-Meza, E. L.; Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 2004. Combined effects of food (*Chlorella vulgaris*) concentration and temperature on the population growth of *Brachionus havanaensis* (Rotifera: Brachionidae). J. of Freshwater Ecology. 19(4):521-530.
- Pavón-Meza, E. L.; Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 2005. Combined effects of algal (*Chlorella vulgaris*) food level and temperature on the demography of *Brachionus havanaensis* (Rotifera): a life table study. Hydrobiologia. 546:353-360.

- Pennak, R. W. 1989. Fresh-water invertebrates in the United States. The Ronald-Press Co. New York. pp 168-187.
- Pianka, E.R. 1978. Evolutionary Ecology, 2nd ed. Harper and Row, N.Y.
- Pejler, B. 1995. Relation to habit in rotifers. Hydrobiologia. 313/314:267-278.
- Peredo-Álvarez, V. M.; Sarma, S.S.S. & Nandini, S. 2003. Combined effect of concentrations of algal food (*Chlorella vulgaris*) and salt (sodium chloride) on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera). Rev. Biol. Trop. 51(2):399-408.
- Pourriot, R., 1991. Los rotíferos. Biología. En: Gilbert, B. Acuicultura. Vol. I. Ediciones Omega. Barcelona. pp. 171-187.
- Preston, B. L.; Cecchine, G. & Snell, T. W. 1999. Effects of pentachlorophenol on predator avoidance behavior of the rotifer *Brachionus calyciflorus*. Aquatic Toxicology. 44:201-212.
- Rabinovich J.E. 1980. Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- Repka, S. y Pihlajamaa, K. 1996. Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: uncoupling morphological defenses and life history shifts. Hidrobiologia. 339:67-71.
- Riccardi, N.; Giussani, G. & Lagorio, L. 2002. Morphological variation and life history changes of a *Daphnia hyalina* population exposed to *Chaoborus flavicans* larvae predation (L. Candia, Northern Italy).
- Rico-Martínez, R. & Dodson, S.I. 1992. Aislamiento y cultivo de rotíferos de agua dulce *B. rubens*. Memorias del Congreso Nacional de Zoología. Tomo I, pp. 45-48.

- Rico-Martínez, R. & Silva-Briano, M. 1993. Contribution to the knowledge of rotifera of México. Hydrobiologia. 255/256: 467-474.
- Ritchie, M. E. 1996. Interaction of temperature and resources in population dynamics: an experimental test of theory. *Frontiers of Population Ecology*. R.B. Floyd, A.W. Sheppard & P.J. De Barro (eds). CSIRO Publishing, Melbourne. pp. 79-91
- Roff, D. A. 1992. *The Evolution of life histories. Theory and analysis*. Chapman & Hall Inc. U.S.A.
- Rose, R. M.; Warne, M. ST. J. & Lim, R. P. 2001. Factors associated with fish modify life history traits of the cladoceran *Ceriodaphnia cf. dubia*. J. Plankton Res. 23(1):11-17.
- Rothhaupt, K. O. 1990. Changes of the functional responses of the rotifer *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. Lymnol. Oceanogr. 35:24-32.
- Rothhaupt, K. O. & Lampert, W. 1992. Growth-rate dependent feeding rates in *Daphnia pulicaria* and *Brachionus rubens*: adaptation to intermediate time-scale variations in food abundance. J. Plankton Res. 14(5):737-751.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Plankton rotifers. Biology and taxonomy. pp. 35-45.
- Ruttner-Kolisko, A. 1975. The influence of fluctuating temperature on plankton rotifers. A graphical model based on life data of *Hexarthra fennica* from Neusiedlersee, Austria. Symp. Biol. Hung. 15:197-204.
- Sanoamuang, L. 1993. The effect of temperature on morphology, life history and growth rate of *Filinia terminalis* (Plate) and *Filinia cf. pejleri* Hutchinson in culture. Freshwater biology 30:257-267.
- Sarma, S.S.S. 1985. Effect of food density on the growth the rotifer *Brachionus patulus* Müller. Bulletin of Botanical Society. Sagar. 32:54-59.

- Sarma, S.S.S. 1988. World trends in rotifers research. Biology Education. 5(4):240-243.
- Sarma, S.S.S. 1989. Effect of *Chlorella* density and temperature on somatic growth and age at maturity of rotifer *Brachionus patulus* (Muller) (Rotifera). Current Science. 58(14):788-791.
- Sarma, S.S.S. 1991. Rotifers and Aquaculture. Environment and Ecology. 9(2):414-428.
- Sarma, S.S.S. 1996. Rotifer culture systems. In: International workshop on rotifer culture systems. UNAM Campus Iztalcala, México:28-56.
- Sarma, S.S.S. 1999. Checklist of Rotifers (Rotifera) from México. Environment and Ecology. 17(4): 978-983.
- Sarma, S.S.S.; Nandini, S.; Ramírez García, P. & Cortés Muñoz, E. 2000. New Records of brackish water Rotifera and Cladocera from México. Hidrobiológica. 10(2): 121-124.
- Sarma S.S.S. & Elías-Gutiérrez, M. 1998. Rotifer diversity in a central mexican pond. Hydrobiologia. 387/388:47-54.
- Sarma S.S.S. & Elías-Gutiérrez, M. 1999. A survey on the rotifer (Rotifera) fauna of the Yucatán Peninsula (Mexico). Rev. Biol. Trop. 47(Supl. 1):187-196.
- Sarma, S.S.S. & Rao. 1987. Effect of food level on body size and egg size in a growing population of the rotifer *Brachionus patulus* Muller. Arch. Hydrobiol. 111(2):245-253.
- Sarma, S.S.S. & Rao. 1990. The population dynamics of *Brachionus patulus* Müller in relation to food and temperature. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.). 99:335-343.

- Sarma, S.S.S. & Rao. 1991. The combined effects of food and temperature on the life history parameters of *Brachionus patulus* Muller (Rotifera). Int. Revue ges. Hydrobiol. 76(2):225-239.
- Sarma, S.S.S.; Nandini, S. & Dumont, H.J. 1998. Feeding preference and population growth of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera) offered two non-evasive prey rotifers. Hydrobiologia. 361:77-87.
- Sarma, S.S.S.; Nandini, S.; Rodríguez-García, P. & Cortés Muñoz J.E. 2000. New Records of brackish water Rotifera and Cladocera from México. Hidrobiológica. 10(2):121-124.
- Sarma,.; Rodríguez-Gómez, M. & Luna-Andrade, A. 1999. Rotifer cultivation technology for aquaculturists. Field and Laboratory Manual. U.N.A.M.
- Sarma, S.S.S.; Pavón-Meza, E.L. & Nandini, S. 2003. Comparative population growth and life table demography of the rotifer *Asplanchna girodi* at different prey (*Brachionus calyciflorus* and *Brachionus havanaensis*) (Rotifera) densities. Hydrobiologia. 491:309-320.
- Saunders, J.F. 1980. Diel patterns of reproduction in rotifer populations from a tropical lake. Freshwater Biology. 10:35-39.
- Seale, D. B.; Boraas, M. E. & Horton, J. B. 1993. Use of semicontinuous Culture Methods for Examining Competitive Outcome Between Two Freshwater Rotifers (Genus *Brachionus*) Growing on a Single Algal Resource. En *Plankton Regulation Dynamics*. Norbert Walz (Ed.). Springer-Verlag. 161-177.
- Seitz, A. & Halbach, U. 1973. How is the population density regulated? *Die Naturwissenschaften*.
- Sell, A. F. 2000. Morphological defenses induced *in situ* by the invertebrate predator *Chaoborus*: comparison of responses between *Daphnia pulex* and *D. rosea*. Oecologia. 125:150-160.

- Serra, M., Galiana, A. & Gómez, A. 1997. Speciation in monogonont rotifers. Hydrobiologia. 358:63-70.
- Siewertsen, K. 1979. Een biochemisch planktononderzoek in het plasje “Vechten” (in Duch). Intern. Rep. Limnol. Inst. Alemania. 29 pp.
- Sládeček, V. 1983. Rotifers as indicators of water quality. Hydrobiologia. 100 :169-201.
- Snell, T. W.; Childress, M.J.; & Boyer, E.M. 1987. Assessing the status of rotifer mass cultures. Journal of the world aquaculture society. 18(4):270-275.
- Snell, T. W.; Dingmann, B.J. & Serra, M. 2001. Density-dependent regulation of natural and laboratory rotifers populations. Hydrobiologia. 446/447:39-44.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F. J. 1985. Biometry (2nd edn). W. H. Freeman and Company, San Francisco. 859 pp.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press. U.S.A. 249 pp.
- Stelzer, C. P. 2005. Evolution of rotifer life histories. Hydrobiologia. 546:335-346.
- Stemberger, R. S. 1988. Reproductive costs and hydrodynamic benefits of chemically induced defenses in *Keratella testudo*. Limnol. Oceanogr. 33(4-part1):593-606.
- Stemberger, R. S. 1990. Food limitation, spination and reproduction in *Brachionus calyciflorus*. Limnol. Oceanogr. 85(1):33-44.

- Stemberger, R. S. & Gilbert, J., 1984. Defenses of Planktonic rotifers against predators. Predation: Direct and indirect Impacts on aquatic communities. W Charles Kerfoot & Andrew Sih (Eds). Princeton University Press. U.S.A. pp. 227-239.
- Stemberger, R. & Gilbert, J., 1985. Body size, food concentration and population growth in planktonic rotifers. Ecology. 66(4):1151-1159.
- Strile, D & Halbich, A. 2000. Life History and multiple antipredator defenses of an invertebrate pelagic predator, *Byotrephes longimanus*. Ecology. 81(1):150-163.
- Tollrian, R. 1995. Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. Ecology. 76:1691-1705.
- Torres-Orozco B., R. E. & Zanatta S. A. 1998. Species composition, abundance and distribution of zooplankton in a tropical eutrophic lake: lake Catemaco, Mexico. Rev. Biol. Trop., 46:285-296.
- Umebayashi, O. 1973. Manual of practical culture of microalgae. pp. 5-6.
- Underwood, A. J. 1997. Experiments in ecology: their logical desing and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press. 504 pp.
- Vega Quintero, M. S. 1996. Caracterización y análisis bromatológico de una cepa monoalgal: *Chlorella vulgaris* Beijerinck colectada de la atmósfera con posible uso en acuacultura. Tesis de licenciatura. U.N.A.M. México.
- Verschoor, A. M. 1972. Hard to Handle. Inducible defences in plankton. 200 pp.
- Wallace, R. L. & Snell, T.W., 1991. Rotífera. Editado por James H. Trop y Alan. Academic Press Inc.
- Walls, M. & Ketola, M. 1989. Effects of predator-induced spines on individual fitness in *Daphnia pulex*. Limnol. Oceanogr. 34(2):390-396.

- Walz, N. 1993. Life History Strategies of Rotifers. En Plankton Regulation Dynamics. Norbert Walz (Ed.). Springer-Verlag. 193-214.
- Weber, A. 2001. Interactions between predator kairomone and food level complicate the ecological interpretation of *Daphnia* laboratory results. J. Plankton Res. 23(1):41-46.
- Yoshinaga, T.; Hagiwara, A. & Tsukamoto, K. 2000. Effect of periodical starvation on the life history of *Brachionus plicatilis* O.F. Muller (Rotifera): a strategy for population stability. Exp. Mar. Biol. Ecol. 253:253-260.
- Yoshinaga, T.; Hagiwara, A. & Tsukamoto, K. 2001. Why do rotifer populations present a typical sigmoid growth curve? Hydrobiologia. 446/447:99-105.
- Yurista, P. M. 2000. Cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi* induced by temperature. Freshwater Biology. 43:207-213.
- Zaret, T. 1980. Predation and freshwater communities. London. Yale University Press. 187 pp.

APÉNDICE 1.

Generalidades de rotíferos.

Los rotíferos (Rotifera) constituyen una clase de pseudocelomados dentro de la línea de los asquelmintos (Nogrady *et al.*, 1993). Son los metazoos eutélicos más pequeños, están compuestos de alrededor de un millar de células y su cuerpo está cubierto con una cutícula delgada y flexible que se extiende sobre la hipodermis (Pourriot, 1991). Existen dos características que los distinguen: una región ciliada llamada corona que constituye la cabeza en la región apical, cuya función es locomotora y de alimentación al mismo tiempo (Ooms-Wilms, 1998) y el mástax, una “faringe” muscular armada con un grupo de mandíbulas que se denomina trofi; esta estructura se encuentra presente en todos los rotíferos y se utiliza para la identificación de género a especie (Pennak, 1989; Wallace y Snell, 1991). Hasta el momento se han descrito aproximadamente 2000 especies. Su tamaño oscila entre los 45 μm y 2.5mm, siendo la longitud más común de 100 a 500 μm (Sládeček 1983).

El sistema reproductor es de importancia taxonómica básica para la división sistemática del grupo en clases, ya que se hace con base al número de ovarios presentes y el desarrollo de machos en la población (Edmondson, 1959), de tal forma que el tipo de reproducción varía según las tres clases de rotíferos. En las especies de la clase Seisonidea se reproducen exclusivamente en forma bisexual (meiosis clásica y producción de dos cuerpos polares para la gametogénesis); en otro extremo, los Bdelloideos, miembros de la clase Digononta, se reproducen exclusivamente por partenogénesis asexual y no se han observado machos; por último, las especies de la clase Monogononta presentan partenogénesis cíclica, donde la reproducción asexual predomina, pero la reproducción sexual también puede ocurrir ocasionalmente (Wallace y Snell, 1991).

La partenogénesis cíclica (Fig. 1) consiste en la alternancia de generaciones, en donde un variado número de generaciones son monogámicas y bajo ciertas condiciones externas cambia a una reproducción sexual. Este cambio en la reproducción se lleva a cabo de una generación a la siguiente; es decir, una hembra normalmente sólo se reproduce por partenogénesis diploide (amíctica) o por huevos mícticos haploides, los cuales pueden ser fertilizados (Ruttner-Kolisko, 1974). Por otro lado, la producción de hembras mícticas y la duración de su reproducción depende de la duración del estímulo

desencadenante, ya que la formación de hembras míticas es sólo el paso inicial para la formación de un embrión de diapausia, llamado huevo de resistencia (Wallace y Snell, 1991).

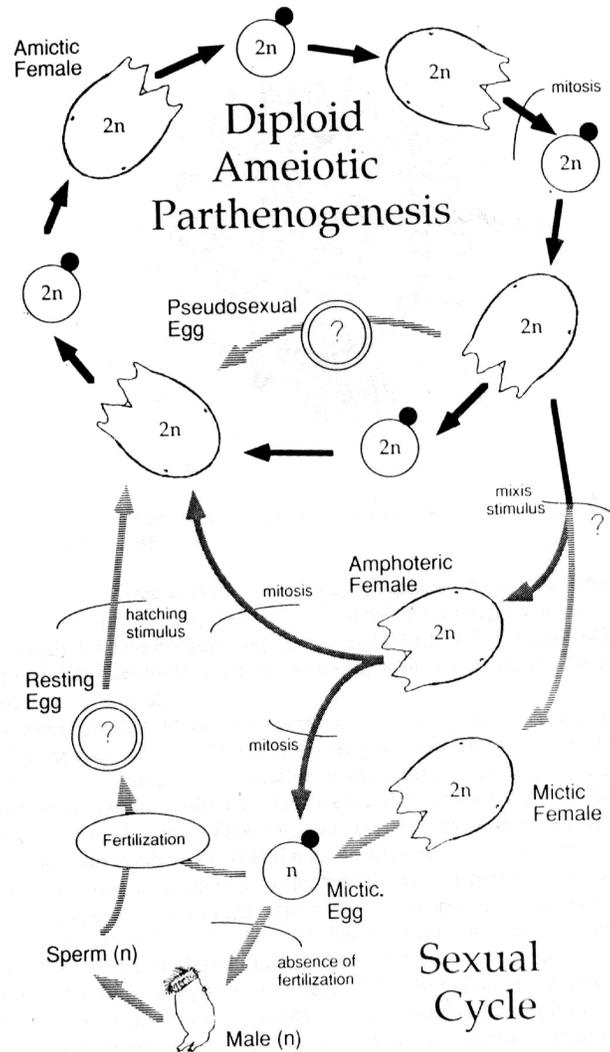


Fig. 1. Fases de la partenogénesis cíclica en rotíferos (tomado de Nogrady *et al.*, 1993).

Aunque la presencia de machos es rara en el campo, cuando estos se encuentran puede ser en gran número (Edmondson, 1959; Pennak, 1989). Estos son pequeños, tienen aproximadamente la tercera parte de la longitud de las hembras, son de vida corta. El tracto digestivo está ausente o es vestigial y el saco espermático ocupa la mayor parte del pseudoceloma. En algunas especies los machos presentan mástax y estómago, pero la boca y el ano nunca se presentan. Su forma es muy diferente a la de las hembras pues no tienen una lórica bien desarrollada ni presentan espinas y la corona siempre es anterior y bien provista con cilios, por lo que su desplazamiento es muy rápido. En la copulación el macho inyecta el esperma, a través de la cutícula de la hembra, dentro de la cavidad del cuerpo de ésta mediante un pene, que es una proyección cónica situada atrás del pie en posición dorsal (Fig. 2).

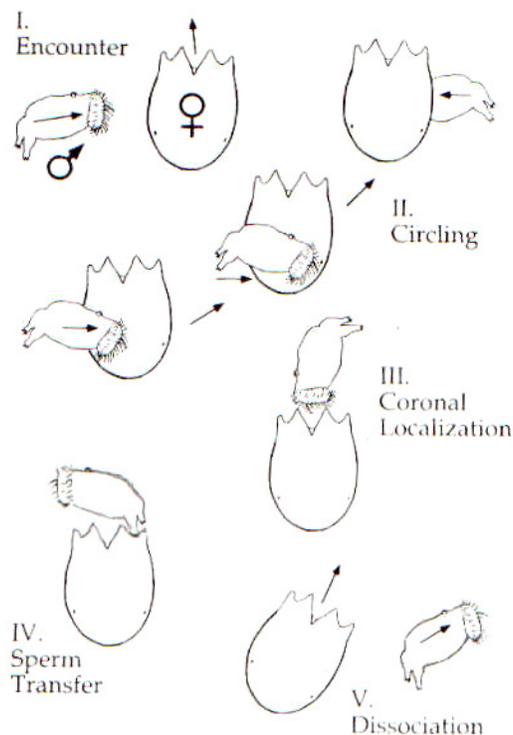


Fig. 2. Dimorfismo sexual y etapas del cortejo en una especie de *Brachionus*, las flechas indican la dirección del nado (tomado de Nogrady, *et al.*, 1993).

En general, los rotíferos son ovíparos, es decir, forman huevos fuera del cuerpo de la hembra, en los que se desarrolla cada embrión. Muchas especies planctónicas cargan sus huevos adheridos al cuerpo, mientras que otros los fijan a un sustrato o los liberan en el plancton. Algunas especies retienen el embrión en el cuerpo hasta su eclosión, por lo que se les considera ovovivíparas. Por otra parte, los huevos de resistencia (también llamados de invierno o fertilizados) presentan una gruesa cubierta y a menudo están ornamentados; son sumamente resistentes a la desecación durante largos periodos de tiempo, a altas y bajas temperaturas y a condiciones químicas adversas (Pennak, 1989; Wallace y Snell, 1991).

La mayoría de los rotíferos son de amplia distribución y ocupan gran diversidad de ambientes (Sládeček, 1983; Pejler, 1995), muy pocas especies son parásitas y en general, todos son herbívoros o depredadores de vida libre (Wallace y Snell, 1991; Rao, 1996). Casi el 75% de las especies conocidas de rotíferos son sésiles o están asociados a sustratos litorales. Aproximadamente 100 especies son completamente planctónicas y forman una parte significativa del zooplancton; se mencionan entre los invertebrados más importantes del zooplancton de ríos y lagos. Generalmente pueden alcanzar altas densidades en agua dulce, mientras que son menos numerosos en ambientes marinos o salinos, de tal forma que en aguas continentales se encuentran densidades de aproximadamente 1000 ind.L^{-1} , pero si disponen de suficiente alimento, ocasionalmente pueden existir densidades mayores a 5000 ind.L^{-1} (Wallace y Snell, 1991).

APÉNDICE 2.

Generalidades de *Asplanchna girodi*.

El género *Asplanchna* se caracteriza por incluir organismos sin lóriga, traslúcidos, cuyo cuerpo es generalmente en forma de saco y con un modo de vida estrictamente planctónico, ya que carecen de pie. Este género está dividido en dos subgéneros: 1) *Asplanchna* (*A. herricki* y *A. priodonta*) y 2) *Asplanchnella* (*A. brightwelli*, *A. girodi*, *A. intermedia*, *A. sieboldi* y *A. silvestri*). La longitud de las hembras varía de 350 a 2000 μm , mientras que los machos son más pequeños (250-500 μm). El trofi que presentan es incudado y su función es de una pinza, ya que no es útil para apretar o masticar la presa. Cuando ésta entra en contacto con la corona, después de ser reconocida y capturada por la faringe, entonces los músculos de la corona se contraen y disminuyen en diámetro, con el fin de atrapar a la presa dentro de la faringe; una vez capturada por el mástax, la presa es empujada dentro del esófago ciliado y desde ahí alcanza el estómago, el cual es una bolsa escondida (Ruttner-Kolisko, 1974; Koste, 1978).

En los cuerpos de agua de México se han registrado seis de las siete especies de *Asplanchna* que se conocen a escala mundial, entre éstas se menciona al rotífero *A. girodi* (Sarma, 1999; Fig. 3). Este se caracteriza por ser un depredador capaz de controlar la abundancia de algunos rotíferos herbívoros más pequeños, por ejemplo, se ha observado que puede alimentarse selectivamente de hembras reproductivas de *Keratella cochlearis* y disminuir así la tasa de natalidad de esta especie (Dumont y Sarma, 1995; Conde-Porcuna y Sarma, 1995). Su longitud es de 500-700 μm las hembras tienen la capacidad de ser anfotéricas (reproducirse de forma mítica y amítica al mismo tiempo; Gilbert y Litton, 1978).

Cabe señalar que se eligió al rotífero *A. girodi* como depredador de *B. havanaensis*, considerando que ambas especies fueron aisladas de la misma muestra colectada en el Canal Nacional de Xochimilco y que también están registradas en otros cuerpos de agua de la República Mexicana, como son la Laguna de Zempoala (Flores-Burgos, 1997), la Laguna salobre de Mecocacán, Tabasco (Sarma *et al.*, 2000) y el Lago de Zumpango (Pavón-Meza, observación personal. Además, en el análisis del contenido

estomacal de algunos *A. girodi*, se encontraron algunos individuos de *B. havanaensis* recién ingeridos (Pavón-Meza, observación personal).

A diferencia de sus congéneres, *A. girodi* no presenta polimorfismo ni canibalismo y es capaz de alimentarse de un amplio espectro de especies de rotíferos, ya sea con o sin espinas (Gilbert, 1980*b*). Es por ello que funciona como un excelente modelo de depredador y permite analizar también su relación con los cambios en la morfología de la presa y la manera de sobrevivir conjuntamente en el campo.

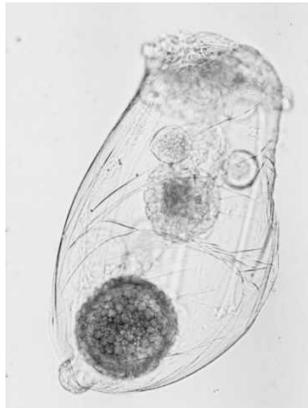


Fig. 3. *Asplanchna girodi*

Apéndice 3.
Tablas de vida.

Tiempo en días (x)	15 °C							
	0.5 X10 ⁶				1.0 X10 ⁶			
	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción De Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.000	0.667	0.950	0.035	20.000	0.400	1.000	0.020
3	16.833	1.667	0.842	0.099	19.200	0.600	0.960	0.031
4	15.167	1.167	0.758	0.077	17.000	3.000	0.850	0.176
5	13.833	5.000	0.692	0.361	16.400	8.600	0.820	0.524
6	13.500	5.000	0.675	0.370	15.600	5.600	0.780	0.359
7	12.833	5.500	0.642	0.429	15.200	8.800	0.760	0.579
8	12.167	4.500	0.608	0.370	14.600	14.600	0.730	1.000
9	11.833	4.500	0.592	0.380	13.800	12.000	0.690	0.870
10	11.167	5.500	0.558	0.493	12.400	7.800	0.620	0.629
11	10.500	4.667	0.525	0.444	12.000	5.400	0.600	0.450
12	10.333	3.500	0.517	0.339	11.600	5.800	0.580	0.500
13	9.500	3.500	0.475	0.368	11.200	5.000	0.560	0.446
14	9.000	2.333	0.450	0.259	10.600	3.800	0.530	0.358
15	8.167	1.667	0.408	0.204	10.000	2.600	0.500	0.260
16	6.833	2.667	0.342	0.390	8.400	1.400	0.420	0.167
17	6.000	0.833	0.300	0.139	7.400	1.000	0.370	0.135
18	4.833	0.833	0.242	0.172	6.400	0.800	0.320	0.125
19	4.000	0.500	0.200	0.125	5.200	0.600	0.260	0.115
20	2.600	0.400	0.130	0.154	4.200	0.200	0.210	0.048
21	2.333	0.667	0.117	0.286	2.600	0.400	0.130	0.154
22	1.667	0.000	0.083	0.000	1.750	0.000	0.088	0.000
23	3.000	0.000	0.150	0.000	2.000	0.000	0.100	0.000
24	1.000	0.000	0.050	0.000	2.000	0.500	0.100	0.250
25	1.000	0.000	0.050	0.000	1.000	0.000	0.050	0.000
26					1.000	0.000	0.050	0.000

Tabla 1. Tablas de vida de *B. havanaensis* en tratamiento de 15 °C y dos niveles de disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

15 °C				
2 X 10⁶ cel.ml⁻¹				
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. De crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.167	0.000	0.958	0.000
3	18.833	0.000	0.942	0.000
4	17.833	0.833	0.892	0.047
5	16.667	8.667	0.833	0.520
6	15.667	6.167	0.783	0.394
7	13.667	6.667	0.683	0.488
8	12.000	5.500	0.600	0.458
9	7.167	5.667	0.358	0.791
10	6.667	2.333	0.333	0.350
11	6.000	0.667	0.300	0.111
12	4.500	2.833	0.225	0.630
13	2.667	1.333	0.133	0.500
14	2.500	0.333	0.125	0.133
15	2.500	0.500	0.125	0.200
16	1.667	0.000	0.083	0.000
17	1.333	0.500	0.067	0.375
18	1.000	0.333	0.050	0.333
19	1.000	0.000	0.050	0.000
20	1.000	0.000	0.050	0.000

Tabla 2. Tablas de vida de *B. havanaensis* en tratamiento de 15 °C de temperatura y un nivel de disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

20 °C								
0.5 X 10 ⁶ cel.ml ⁻¹					1.0 X 10 ⁶ cel.ml ⁻¹			
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.333	0.000	0.967	0.000	19.833	0.167	0.992	0.008
3	18.167	11.333	0.908	0.624	19.333	21.833	0.967	1.129
4	17.333	21.833	0.867	1.260	17.500	27.167	0.875	1.552
5	16.333	22.500	0.817	1.378	16.333	23.333	0.817	1.429
6	15.833	18.500	0.792	1.168	15.333	18.333	0.767	1.196
7	14.667	12.833	0.733	0.875	14.167	13.167	0.708	0.929
8	14.000	11.000	0.700	0.786	13.000	7.833	0.650	0.603
9	11.833	7.000	0.592	0.592	11.500	4.333	0.575	0.377
10	10.000	4.167	0.500	0.417	8.333	1.833	0.417	0.220
11	6.667	2.167	0.333	0.325	6.667	1.667	0.333	0.250
12	4.500	1.500	0.225	0.333	5.333	1.833	0.267	0.344
13	3.167	1.167	0.158	0.368	4.333	1.500	0.217	0.346
14	2.600	0.800	0.130	0.308	3.833	0.667	0.192	0.174
15	2.600	0.600	0.130	0.231	2.667	0.167	0.133	0.063
16	1.400	0.800	0.070	0.571	1.833	0.500	0.092	0.273
17	1.500	0.000	0.075	0.000	1.500	0.333	0.075	0.222
18					1.400	0.000	0.070	0.000
19					1.000	0.000	0.050	0.000

Tabla 3. Tablas de vida de una población de *B. havanaensis* expuesta a 20 °C de temperatura y dos niveles de disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

	20 °C			
	2.0 X 10 ⁶ cel.ml ⁻¹			
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.833	0.333	0.992	0.017
3	19.000	25.167	0.950	1.325
4	18.333	28.167	0.917	1.536
5	17.167	25.500	0.858	1.485
6	16.333	23.667	0.817	1.449
7	15.500	18.833	0.775	1.215
8	14.167	11.333	0.708	0.800
9	12.500	5.167	0.625	0.413
10	8.833	3.667	0.442	0.415
11	6.500	2.333	0.325	0.359
12	5.167	2.500	0.258	0.484
13	4.000	2.333	0.200	0.583
14	3.500	1.833	0.175	0.524
15	2.667	0.500	0.133	0.188
16	2.167	1.333	0.108	0.615
17	1.667	0.333	0.083	0.200
18	1.333	0.333	0.067	0.250
19	1.000	0.400	0.050	0.400
20	1.000	0.000	0.050	0.000

Tabla 4. Tablas de vida de una población de *B. havanaensis* expuesta a 20 °C de temperatura y un nivel de disponibilidad de alimento (*C. vulgaris*). Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

25 °C				
0.5 X 10 ⁶ cel.ml ⁻¹				
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	4.167	1.000	0.208
2	17.500	28.833	0.875	1.648
3	15.667	30.833	0.783	1.968
4	12.667	25.333	0.633	2.000
5	8.333	19.667	0.417	2.360
6	4.333	12.333	0.217	2.846
7	1.400	4.600	0.070	3.286
1.0 X 10 ⁶ cel.ml ⁻¹				
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	4.333	1.000	0.217
2	17.000	37.667	0.850	2.216
3	16.167	36.667	0.808	2.268
4	13.500	25.833	0.675	1.914
5	8.833	21.667	0.442	2.453
6	3.333	13.333	0.167	4.000
7	1.600	5.400	0.080	3.375

Tabla 5. Tablas de vida de una población de *B. havanaensis* expuesta a 25 °C de temperatura y dos concentraciones de alimento (0.5 y 1.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*). Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

	2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹			
Tiempo en días (x)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	3.667	1.000	0.183
2	18.500	39.833	0.925	2.153
3	15.833	34.000	0.792	2.147
4	13.167	27.000	0.658	2.051
5	7.000	21.667	0.350	3.095
6	4.833	14.500	0.242	3.000
7	3.250	12.000	0.163	3.692
8	1.000	6.667	0.050	6.667

Tabla 6. Tabla de vida de una población de *B. havanaensis* expuesta a 25 °C de temperatura y 2.0 X 10⁶ cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*. Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

	15 °C-0.5 Control				15 °C-0.5 Depredador			
	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción De Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
x	Prom-nx	Prom-m	lx	mx	Prom-nx	Prom-m	lx	mx
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.500	0.000	0.975	0.000	19.000	0.000	0.950	0.000
3	19.333	0.000	0.967	0.000	17.600	0.000	0.880	0.000
4	18.333	0.500	0.917	0.027	17.400	0.000	0.870	0.000
5	15.167	8.167	0.758	0.538	14.600	0.400	0.730	0.027
6	12.333	4.833	0.617	0.392	11.600	1.800	0.580	0.155
7	9.000	5.333	0.450	0.593	8.600	4.200	0.430	0.488
8	6.833	2.000	0.342	0.293	8.000	2.500	0.400	0.313
9	5.167	2.000	0.258	0.387	5.250	3.250	0.263	0.619
10	4.500	1.667	0.225	0.370	3.500	0.000	0.175	0.000
11	3.000	1.167	0.150	0.389	3.333	0.333	0.167	0.100
12	1.667	1.000	0.083	0.600	1.500	1.500	0.075	1.000
13	1.333	0.333	0.067	0.250				
14	1.500	0.500	0.075	0.333				
15	1.500	0.500	0.075	0.333				
16	1.500	0.500	0.075	0.333				
17	1.000	0.000	0.050	0.000				

Tabla 7. Tabla de vida de *B. havanaensis* del experimento de depredación. Tratamiento a 15 °C de temperatura y 0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*. Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

Tiempo en días (x)	15°C-2.0 Control				15°C-2.0 Depredador			
	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción De Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
2	19.667	0.000	0.983	0.000	19.167	0.000	0.958	0.000
3	19.000	0.000	0.950	0.000	18.833	0.000	0.942	0.000
4	17.500	1.833	0.875	0.105	17.833	0.833	0.892	0.047
5	15.500	11.000	0.775	0.710	16.667	8.667	0.833	0.520
6	13.000	8.333	0.650	0.641	15.667	6.167	0.783	0.394
7	11.667	6.000	0.583	0.514	13.667	6.667	0.683	0.488
8	9.667	4.833	0.483	0.500	12.000	5.500	0.600	0.458
9	8.667	3.500	0.433	0.404	7.167	5.667	0.358	0.791
10	7.000	3.500	0.350	0.500	6.667	2.333	0.333	0.350
11	5.667	3.833	0.283	0.676	6.000	0.667	0.300	0.111
12	4.500	1.667	0.225	0.370	4.500	2.833	0.225	0.630
13	4.000	1.500	0.200	0.375	2.667	1.333	0.133	0.500
14	3.667	0.500	0.183	0.136	2.500	0.333	0.125	0.133
15	3.000	0.333	0.150	0.111	2.500	0.500	0.125	0.200
16	2.500	0.667	0.125	0.267	1.667	0.000	0.083	0.000
17	2.167	0.667	0.108	0.308	1.333	0.500	0.067	0.375
18	1.500	0.333	0.075	0.222	1.000	0.333	0.050	0.333
19	1.500	0.500	0.075	0.333	1.000	0.000	0.050	0.000
20	1.600	1.000	0.080	0.625	1.000	0.000	0.050	0.000
21	1.750	0.750	0.088	0.429				
22	1.250	0.000	0.063	0.000				
23	1.000	0.000	0.050	0.000				
24	1.000	0.000	0.050	0.000				

Tabla 8. Tabla de vida de *B. havanaensis* del experimento de depredación. Tratamiento a 15 °C de temperatura y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*. Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

Tiempo en días (x)	25°C-0.5 Control				25°C-0.5 Depredador			
	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.500	1.000	0.025	20.000	0.833	1.000	0.042
2	18.000	27.667	0.900	1.537	17.833	13.167	0.892	0.738
3	14.500	27.500	0.725	1.897	15.167	23.833	0.758	1.571
4	7.667	14.333	0.383	1.870	8.667	18.833	0.433	2.173
5	4.833	6.667	0.242	1.379	5.333	11.000	0.267	2.063
6	2.333	4.333	0.117	1.857	2.833	4.167	0.142	1.471
7	1.500	2.750	0.075	1.833	1.800	2.200	0.090	1.222
8	1.000	1.000	0.050	1.000	1.000	1.000	0.050	1.000
9	1.000	0.000	0.050	0.000	1.000	1.000	0.050	1.000

Tabla 9. Tabla de vida de *B. havanaensis* del experimento de depredación. Tratamiento a 25 °C de temperatura y 0.5×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*. Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

Tiempo en días (x)	25 °C-2.0 Control				25 °C-2.0 Depredador			
	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)	No. de rots. vivos (nx)	No. de crías producidas (m)	Proporción de Superv. (lx)	Proporción de crías (mx)
0	20.000	0.000	1.000	0.000	20.000	0.000	1.000	0.000
1	20.000	0.833	1.000	0.042	20.000	1.500	1.000	0.075
2	18.667	26.167	0.933	1.402	17.167	14.000	0.858	0.816
3	14.000	30.333	0.700	2.167	14.333	29.167	0.717	2.035
4	7.167	20.333	0.358	2.837	7.833	17.500	0.392	2.234
5	4.333	6.333	0.217	1.462	4.667	7.667	0.233	1.643
6	2.167	3.167	0.108	1.462	2.500	3.500	0.125	1.400
7	1.333	2.667	0.067	2.000	1.000	2.500	0.050	2.500
8	1.000	0.000	0.050	0.000	1.000	0.000	0.050	0.000

Tabla 10. Tabla de vida de *B. havanaensis* del experimento de depredación. Tratamiento a 25 °C de temperatura y 2.0×10^6 cel.ml⁻¹ de *C. vulgaris*. Los valores representan el promedio de 6 cohortes de 20 individuos cada una.

Apéndice 4. Análisis de residuales

Correlación LL-AL- sin depredador					
Estadística de la regresión					
R	0.78	> 0.098			
R2	0.62				
r2-ajustada	0.62				
Error típico	4.37				
Observaciones	405				
Análisis de varianza	Gl	SC	SM	F	Valor crítico
Regresión	1	12321.0568	12321.0568	646.366516	0
Residuos	403	7681.9973	19.062028		
Total	404	20003.0541			
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	39.0392996	2.34268273	16.6643562	0	
variable x	0.48724526	0.01916497	25.4237394	0	
Correlación LL-AL- con depredador					
estadística de la regresión					
R	0.74	> 0.098			
R2	0.55				
r2-ajustada	0.55				
Error típico	4.3				
Observaciones	404				
Análisis de varianza	Gl	SC	SM	F	Valor crítico
Regresión	1	9024.19746	9024.19746	487.216736	0
Residuos	402	7445.81868	18.521937		
Total	403	16470.0161			
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	37.7199812	2.98550113	12.6343885	4.79E-31	
variable x	0.50403533	0.02283494	22.0729863	0	

Tabla 1. Resultados del análisis de correlación entre los valores de longitud (LL) y ancho (AL) de la lóriga de *B. havanaensis*, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*.

Correlación LL-LE- sin depredador					
estadística de la regresión					
R	0.017	< 0.098			
R2	0.0003				
r2-ajustada	-----				
Error típico	13.013				
Observaciones	405				
Análisis de varianza					
	GI	SC	CM	F	valor crítico
Regresión	1	21.6871396	21.6871396	0.12807178	0.72062707
Residuos	403	68242.3324	169.335812		
Total	404	68264.0195			
coeficientes					
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	102.133724	6.9823776	14.6273561	3.6243E-39	
variable x	0.02044207	0.0571213	0.35787118	0.72062707	
Correlación LL-LE- con depredador					
estadística de la regresión					
R	0.62	> 0.098			
R2	0.38				
r2-ajustada	0.38				
Error típico	17.8				
Observaciones	404				
Análisis de varianza					
	GI	SC	CM	F	valor crítico
Regresión	1	79564.6548	79564.6548	249.901871	4.0638E-44
Residuos	402	127990.201	318.383584		
Total	403	207554.856			
coeficientes					
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	-55.6830403	12.3779685	-4.49856053	8.9672E-06	
variable x	1.49663804	0.09467428	15.808285	4.0638E-44	

Tabla 2. Resultados del análisis de correlación entre los valores de longitud de la lóriga (LL) y longitud de la espina posterior (LE) de *B. havanaensis*, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*.

Correlación VC-VH- sin depredador					
Estadística de la regresión					
R	0.299	> 0.098			
R2	0.89				
R2-ajustada	0.87				
Error típico	17401				
Observaciones	405				
Análisis de varianza	GI	SC	CM	F	valor crítico
Regresión	1	1.1949E+10	1.1949E+10	39.4616585	8.6807E-10
Residuos	403	1.2203E+11	302811301		
Total	404	1.3398E+11			
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	112476.352	5863.86643	19.1812609	0	
variable x	0.11767871	0.01873313	6.28185149	8.6807E-10	
Correlación VC-VH- con depredador					
Estadística de la regresión					
R	0.23	> 0.098			
R2	0.53				
R2-ajustada	0.05				
Error típico	0.26				
Observaciones	405				
Análisis de varianza	GI	SC	CM	F	valor crítico
Regresión	1	1.4613E+10	1.4613E+10	22.4023304	3.0658E-06
Residuos	403	2.6288E+11	652303405		
Total	404	2.7749E+11			
	coeficientes	error típico	estadístico t	probabilidad	
Intercepción	146098.961	6489.1243	22.5144341	0	
variable x	0.07174707	0.01515855	4.7331101	3.0658E-06	

Tabla 3. Resultados del análisis de correlación entre los valores de Volumen del cuerpo (VC) y volumen del huevo (VH) de *B. havanaensis*, tanto en ausencia como en presencia del depredador *A. girodi*.

Apéndice 5

Artículos publicados

Effect of different densities of live and dead *Chlorella vulgaris* on the population growth of rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera)

E. Lucía-Pavón¹, S.S.S. Sarma^{1,*} and S. Nandini²

1 Laboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Edificio UMF, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de México. México. FAX: +52 5 623 1256, corel: sarma@servidor.unam.mx

2 División de Investigación y Posgrado, Proyecto CyMA, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de México.

* Corresponding author

Recibido 12-VI-2000. Corregido 31-I-2001. Aceptado 25-II-2001.

Abstract: In order to maintain rotifer populations during periods of low algal production, it is necessary to offer alternate diets, some of which include forms of preserved algae. The present work is based on the effect of live and dead *Chlorella vulgaris* on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus*. The experimental design consisted of three algal levels (0.5×10^6 , 1.5×10^6 and 4.5×10^6 cells ml^{-1}) offered in three forms (living, frozen and heat-killed). The maximal population density values for *B. calyciflorus* ranged from 55 ± 1 ind. ml^{-1} (at 0.5×10^6 cells ml^{-1}) to 471 ± 72 ind. ml^{-1} (at 4.5×10^6 cells ml^{-1}) with live *Chlorella*, but was much lower (6 ± 1 to 26 ± 6 ind. ml^{-1}) with frozen or heat-killed alga under comparable food levels. However, the maximum population density of *B. patulus* under live or or heat-killed *Chlorella* was similar at comparable algal levels but when offered frozen algae it was four times less. The highest mean peak population density was $1\ 227 \pm 83$ ind. ml^{-1} under 4.5×10^6 cells ml^{-1} . The rate of population increase for *B. calyciflorus* varied from 0.50 to 0.79 using live *Chlorella*, but under comparable conditions, this range was lower (0.21 to 0.31) for *B. patulus*. Results have been discussed in light of possible application for aquaculture.

Key words: Rotifera, *Chlorella*, population growth, live-alga, dead-alga.

Rotifers of the genus *Brachionus* are widely used as live food in rearing larval fish, crabs, prawns, shrimps and molluscs under both marine and freshwater culture conditions (Sarma 1991). For mass production of *B. plicatilis* various types of food, both natural (e.g., algae) and artificial diets (microencapsulated pellets) have been used. Hirata and Mori (1967) replaced green algae with baker's yeast for mass production of *B. plicatilis*. However, due to low nutritional value of normal yeast-fed rotifers, a number of enrichment procedures have to be followed (Hirayama and Funamoto 1983). Although some of these

enrichment procedures are easily done, the use of microalgae in rotifer cultures has been largely practised (Pourriot 1991).

Since large-scale algal production is relatively cheap, both under field and laboratory conditions, various types of algae are routinely being produced for feeding planktonic rotifers (Groeneweg and Schluter 1981). However, some times algal cultures crash (Suminto and Hirayama 1997) which may, in turn, lead to problems of finding adequate food for rotifers. Therefore, stored algae could be used as substitute. On the other hand, at times there may be excessive production of microalga which

could be stored for future use (Millamena *et al.* 1990, Martínez-Jeronimo and Espinosa-Chavez 1994). The nutritional quality as well as the digestibility of the stored-microalga may vary considerably and consequently the growth responses of zooplankton feeding on them (Gatesoupe and Robin 1981, Dobberfuhl and Elser 1999). In this context, population level responses of rotifers to stored microalgae has not been well documented (Starkweather and Bogdan 1980, Lubzens *et al.* 1995).

The aim of this study was to compare the population growth of two freshwater rotifers, *B. calyciflorus* and *B. patulus* using *Chlorella vulgaris* in live, frozen and heat-killed forms under three food levels.

MATERIALS AND METHODS

The test rotifer species *B. calyciflorus* and *B. patulus* were isolated from lake Chapultepec (Mexico City) and the waterbody Presa Santa Elena (State of Mexico), respectively. Clonal populations of both these species were established using the single celled green algae *C. vulgaris*. For mass cultures as well as for experiments, we used *C. vulgaris*, raised on Bold's basal medium (Borowitzka and Borowitzka 1988). Algae in log phase of growth were harvested, centrifuged at 3 000 rpm for 5 min., rinsed with distilled water and resuspended in reconstituted moderately hardwater, (the EPA medium), which was prepared by dissolving 96 mg NaHCO₃, 60 mg CaSO₄, 60 mg MgSO₄ and 4 mg KCl in one litre of distilled water (Anonymous 1985). The stock algal density was estimated using a haemocytometer. Test rotifers were offered *C. vulgaris* in three forms: live, cold-killed (freshly frozen) and heat-killed (with boiling water). For experiments, we used algae of no more than two days old, following harvest.

The experimental design for *B. calyciflorus* consisted a total of 27 transparent test jars (50 ml capacity) containing 50 ml EPA medium. We used three food levels namely, 0.5x10⁶, 1.5x10⁶ and 4.5x10⁶ cells ml⁻¹ in EPA

medium. For each food density and form, we used three jars per treatment. Into each of the test jars we inoculated individuals of *B. calyciflorus* at an initial density of 5 ind ml⁻¹ using finely drawn Pasteur pipette. The test jars were maintained at 22±2 °C, pH 7.2-7.5 and continuous but diffused fluorescent illumination (1 000 lux). Following inoculation the density of *B. calyciflorus* was estimated daily using total counts or 2-3 aliquots of 1 ml each. We counted the number live rotifers (females). Due to uncertainty of the time of death, dead individuals were not estimated. After estimating the density, rotifers were transferred using 50 mm mesh to new jars containing appropriate algal food density and form (*i.e.* live, frozen or heat-killed state). The experiment was discontinued after two weeks by which time *B. calyciflorus* in most replicates began to decline. Concurrently but separately, experiments were also conducted using the other brachionid rotifer *B. patulus*. For this species also, the experimental design and the test conditions were similar to those *B. calyciflorus*, except for the duration, which was 40 days.

Based on the data collected, we calculated the rate of population increase (*r*) using the exponential growth equation: $r = (\ln N_t - \ln N_0)/t$, where, *N*₀ = initial population density, *N*_t = density of population after time *t* (days) (Krebs 1985). The *r* was obtained from a mean of 4-5 values during the exponential phase of the population growth for each species.

RESULTS

Population growth curves of *B. calyciflorus* in relation to different *Chlorella* levels and forms are presented in Fig. 1. Regardless of form in which *Chlorella* was offered, *B. calyciflorus* showed increased population abundance with increasing food level. Within the three forms of *Chlorella*, live algae supported the best growth of *B. calyciflorus*. The maximal population density values for *B. calyciflorus* ranged from 55±1 ind. ml⁻¹ (under 0.5x10⁶ cells ml⁻¹) to 471±72 ind. ml⁻¹ (under

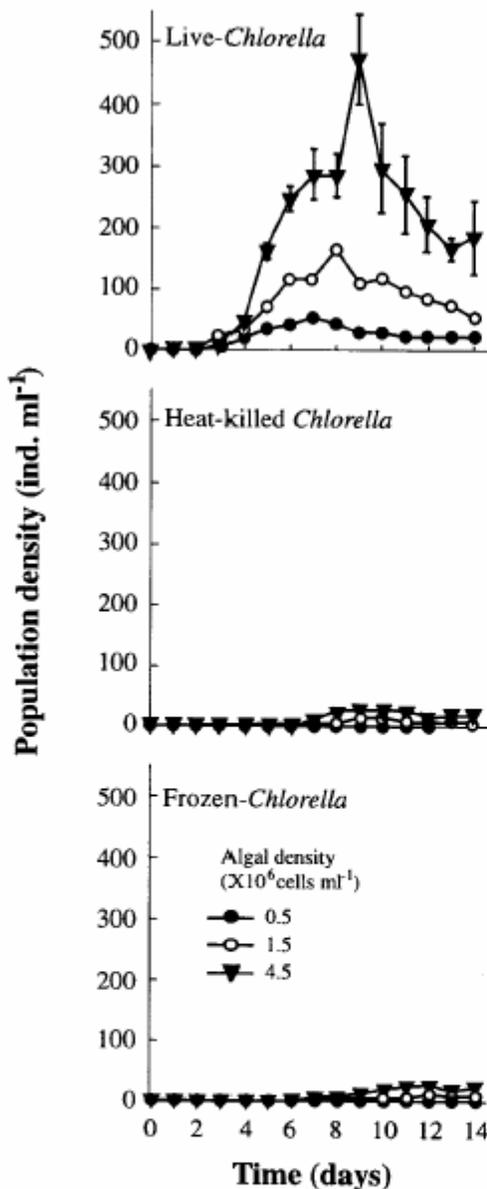


Fig. 1. Population growth curves of *B. calyciflorus* in relation to *Chlorella* density offered as live, heat-killed and frozen forms. Shown are the mean \pm SE values based on three replicate recordings.

4.5×10^6 cells ml^{-1}) with live *Chlorella*, but was much lower (6 ± 1 to 26 ± 6 ind. ml^{-1}) with frozen alga under comparable food levels (Fig. 2A). The maximum population density of rotifers was significantly affected by both the

algal level and the form (Table 1, $p < 0.001$, ANOVA, Sokal and Rohlf 1985). The rate of population increase for *B. calyciflorus* varied from 0.50 to 0.79 on live algae, depending on the food level. However, the values were much lower (0.10 to 0.41) when heat-killed or frozen *Chlorella* was used as food (Fig. 3A). Thus, both food level and form as well as their interaction had a significant effect on the rate of population increase of *B. calyciflorus* (Table 1).

Brachionus patulus needed from 27 to 40 days to show a declining trend in the population densities (Fig. 4). The maximum population density of *B. patulus* under live or heat-killed *Chlorella* was similar at comparable algal levels (Fig. 2B), with the trend of increasing population abundance with increasing availability of food. Thus the highest mean peak population density was $1\,227 \pm 83$ ind. ml^{-1} under 4.5×10^6 cells ml^{-1} . *Brachionus patulus* offered frozen algae increased only one-fourth of this. The rate of population increase varied from 0.21 ± 0.003 to 0.31 ± 0.002 under 0.5×10^6 cells ml^{-1} and 4.5×10^6 cells ml^{-1} of live *Chlorella*, respectively (Fig. 3B). Both form and level of *Chlorella*, as well as their interactions significantly ($p < 0.05$, ANOVA, Table 1) influenced the mean maximal population density and rate of increase.

DISCUSSION

Various studies have shown the importance of food density on the population growth of zooplankton, both from field collections and laboratory studies (Edmondson 1960, Halbach and Halbach-Keup 1974). Rotifers being opportunistic species, respond more rapidly to changes in food levels (Nogrady *et al.* 1993). It is known that rotifers show an almost linear numerical increase with increasing food levels (Dumont *et al.* 1995). *Chlorella* is one of the most widely used food for culturing planktonic rotifers (Pourriot and Rougier 1997). Studies on the use of preserved algae for zooplankton growth are rare because of a general idea that non-living algae do not support their growth

TABLE I
 Analysis of variance on maximal population density and the rate of population increase
 in *B. calyciflorus* and *B. patulus* offered *C. vulgaris* in three forms at three densities

Source of variation	DF	SS	MS	F
<i>B. calyciflorus</i>				
Max. population density				
Algal form (A)	2	271 055.03	135 527.52	75.56***
Algal density (B)	2	118 384.06	59 192.03	33.00***
Interaction (A x B)	4	164 411.72	41 102.93	22.92***
Error	18	32 286.69	1 793.70	
Rate of population increase				
Algal form (A)	2	0.965	0.482	280.20***
Algal density (B)	2	0.305	0.152	88.56***
Interaction (A x B)	4	0.022	0.006	3.19*
Error	18	0.031	0.002	
<i>B. patulus</i>				
Max. population density				
Algal form (A)	2	314.740	157.370	132.78***
Algal density (B)	2	16.963	8.482	7.16**
Interaction (A x B)	4	24.814	6.203	5.23**
Error	18	21.334	1.185	
Rate of population incr				
Algal form (A)	2	0.026	0.013	234.00**
Algal density (B)	2	0.093	0.0465	837.00**
Interaction (A x B)	4	0.002	0.0005	9.00***
Error	18	0.001	5.556x10 ⁻⁵	

DF = degrees of freedom, SS = sum of square, MS = mean square, F = F ratio, levels of singificance *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.

(Kumlu 1997, Baer and Goulden 1998). Our study showed that this is true for *B. calyciflorus* but not for *B. patulus*. For example, *B. calyciflorus* did not grow well on either heat-killed or frozen *Chlorella* while, *B. patulus* was able to utilize heat-killed (but not to the same extent on frozen) algae more effectively and reached densities comparable to those of live *Chlorella* at all tested levels.

Data available in literature on the use of various forms of algae such as frozen, dry powder and freeze-dried so far have concentrated on *B. plicatilis* and usually under a single food density (Yamasaki *et al.* 1989, Yúfera and Navarro 1995, Navarro 1999). Although these results form the basis, they cannot be extrapolated to other commonly co-occurring species of the same genus. Thus, the present

study provides the possibility of comparing two rotifer species belonging to the same genus, not only under the same food levels, but also under identical test conditions. It is evident from the data on population growth that *B. calyciflorus* (Fig. 1) could reach peak abundances much earlier than *B. patulus* (Fig. 4). This was also reflected in the rates of population increase. Among the planktonic rotifers, *B. calyciflorus* is known to have the highest growth rates (Bennett and Boraas 1989). In the present study also, under comparable live *Chlorella* levels, *B. calyciflorus* had higher growth rates than those of *B. patulus* (Fig. 3). The mean maximal population density reached by a given rotifer species is dependent on its body-size. Generally, large rotifer species have lower numerical abundance per unit volume of

TABLE I
 Analysis of variance on maximal population density and the rate of population increase
 in *B. calyciflorus* and *B. patulus* offered *C. vulgaris* in three forms at three densities

Source of variation	DF	SS	MS	F
<i>B. calyciflorus</i>				
Max. population density				
Algal form (A)	2	271 055.03	135 527.52	75.56***
Algal density (B)	2	118 384.06	59 192.03	33.00***
Interaction (A x B)	4	164 411.72	41 102.93	22.92***
Error	18	32 286.69	1 793.70	
Rate of population increase				
Algal form (A)	2	0.965	0.482	280.20***
Algal density (B)	2	0.305	0.152	88.56***
Interaction (A x B)	4	0.022	0.006	3.19*
Error	18	0.031	0.002	
<i>B. patulus</i>				
Max. population density				
Algal form (A)	2	314.740	157.370	132.78***
Algal density (B)	2	16.963	8.482	7.16**
Interaction (A x B)	4	24.814	6.203	5.23**
Error	18	21.334	1.185	
Rate of population incr				
Algal form (A)	2	0.026	0.013	234.00**
Algal density (B)	2	0.093	0.0465	837.00**
Interaction (A x B)	4	0.002	0.0005	9.00***
Error	18	0.001	5.556x10 ⁻⁵	

DF = degrees of freedom, SS = sum of square, MS = mean square, F = F ratio, levels of singificance *** = $p < 0.001$, ** = $p < 0.01$, * = $p < 0.05$.

(Kumlu 1997, Baer and Goulden 1998). Our study showed that this is true for *B. calyciflorus* but not for *B. patulus*. For example, *B. calyciflorus* did not grow well on either heat-killed or frozen *Chlorella* while, *B. patulus* was able to utilize heat-killed (but not to the same extent on frozen) algae more effectively and reached densities comparable to those of live *Chlorella* at all tested levels.

Data available in literature on the use of various forms of algae such as frozen, dry powder and freeze-dried so far have concentrated on *B. plicatilis* and usually under a single food density (Yamasaki *et al.* 1989, Yúfera and Navarro 1995, Navarro 1999). Although these results form the basis, they cannot be extrapolated to other commonly co-occurring species of the same genus. Thus, the present

study provides the possibility of comparing two rotifer species belonging to the same genus, not only under the same food levels, but also under identical test conditions. It is evident from the data on population growth that *B. calyciflorus* (Fig. 1) could reach peak abundances much earlier than *B. patulus* (Fig. 4). This was also reflected in the rates of population increase. Among the planktonic rotifers, *B. calyciflorus* is known to have the highest growth rates (Bennett and Boraas 1989). In the present study also, under comparable live *Chlorella* levels, *B. calyciflorus* had higher growth rates than those of *B. patulus* (Fig. 3). The mean maximal population density reached by a given rotifer species is dependent on its body-size. Generally, large rotifer species have lower numerical abundance per unit volume of

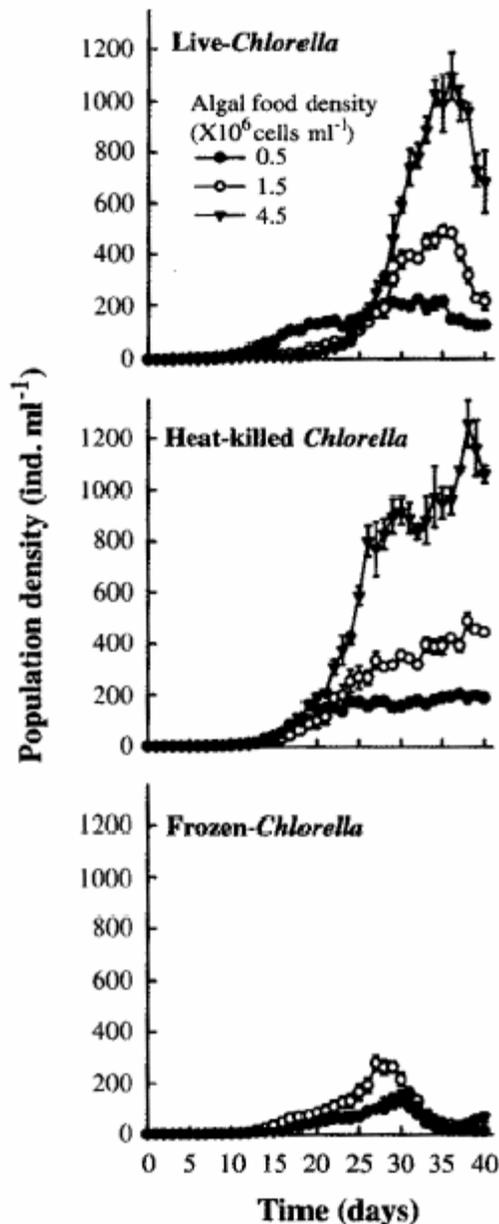


Fig. 4. Population growth curves of *B. patulus* in relation to *Chlorella* density offered as live, heat-killed and frozen forms. Shown are the mean \pm SE values based on three replicate recordings.

live alga. When heat-killed, algal digestibility probably would increase but the nutritional quality may decrease (Hohman *et al.* 1982, Brown 1995). However, the fact that *B. patulus* could grow well on the heat-killed

Chlorella suggests that the response of brachionids could vary considerably based on their adaptations to the natural conditions they inhabit. This could also be due to the discriminatory capacity of rotifer species to live versus dead food particles (Starkweather and Bogdan 1980, DeMott 1986).

In conclusion, some implications of the present work are that although frozen *Chlorella* could not support growth of the test species, it could be used just for maintaining the high densities of rotifers, until live alga is available. Also, if the nutritional quality of rotifers fed on heat-killed algae is found comparable to those fed on live alga, then it could be possible to heat-kill and preserve algae for later use to maintain rotifer cultures.

ACKNOWLEDGMENTS

This investigation was supported by a Project from PAPIIT (IN223799). Additional support from a grant awarded for SNI members by ENEP-Iztacala to SSSS is gratefully acknowledged. ELP thanks CONACyT (Ref. 67991017) for a scholarship. SN thanks the National System of Investigators (SNI-20520).

RESUMEN

Para mantener poblaciones de rotíferos durante periodos con escasez de microalgas, es necesario ofrecer dietas alternativas, incluyendo algunas formas de microalgas preservadas. El presente trabajo analiza el efecto de *Chlorella vulgaris* viva y muerta sobre el crecimiento poblacional de *Brachionus calyciflorus* y *B. patulus*. El diseño experimental consistió en tres niveles de algas (0.5×10^6 , 1.5×10^6 y 4.5×10^6 células ml^{-1}) ofrecidas en tres formas (viva, congelada y muerta con agua caliente). Las abundancias máximas de población de *B. calyciflorus* variaron desde 55 ± 1 ind. ml^{-1} (en 0.5×10^6 células ml^{-1}) a 471 ± 72 ind. ml^{-1} (en 4.5×10^6 células ml^{-1}) con *Chlorella* viva, mientras que, cuando se utilizó alga congelada o muerta con agua caliente, la abundancia fue mucho menor (6 ± 1 a 26 ± 6 ind. ml^{-1}). Sin embargo, la máxima densidad de población de *B. patulus* con *Chlorella* viva o muerta con calor fue similar bajo niveles de algas comparables, mientras que cuando se ofreció alga congelada, la abundancia fue cuatro veces menor. La abundancia máxima de *B. patulus* fue 1227 ± 83 ind. ml^{-1}

bajo 4.5×10^6 células ml^{-1} . La tasa de crecimiento poblacional de *B. calyciflorus* varió desde 0.50 hasta 0.79 usando *Chlorella* viva, pero bajo las mismas condiciones, el rango es menor (0.21 a 0.31) para *B. patulus*. Los resultados se discuten para su posible aplicación en la acuicultura.

REFERENCES

- Anonymous. 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013, Washington.
- Baer, K.N. & C.E. Goulden. 1998. Evaluation of a high-hardness COMBO medium and frozen algae for *Daphnia magna*. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 39: 201-206.
- Bennett, W.N. & M.E. Boraas. 1989. A demographic profile of the fastest growing metazoan a strain of *Brachionus calyciflorus* (Rotifera). *Oikos* 55: 365-369.
- Borowitzka, M.A. & L.J. Borowitzka. 1988. Micro-algal biotechnology. Cambridge University, London. 480 p.
- Brown, M.R. 1995. Effects of storage and processing on the ascorbic acid content of concentrates prepared from *Chaetoceros calcitrans*. *J. Appl. Phycol.* 7: 495-500.
- DeMott, W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- Dobberfuhl, D.R. & J.J. Elser. 1999. Use of dried algae as a food source for zooplankton growth and nutrient release experiments. *J. Plankton Res.* 21: 957-970.
- Dumont, H.J., S.S.S. Sarma & A.J. Ali. 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density. *Freshwater Biol.* 33: 39-46.
- Edmondson, W.T. 1960. Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 12: 21-77.
- Gatesoupe, F. J. & J. H. Robin. 1981. Commercial single-cell proteins either as sole food source or in formulated diets for intensive and continuous production of rotifers (*Brachionus plicatilis*). *Aquaculture* 25: 1-15.
- Groeneweg, J. & M. Schluter. 1981. Mass production of freshwater rotifers on liquid wastes II. Mass production of *Brachionus rubens* Ehrenberg, 1838 in the effluent of high-rate algal ponds used for the treatment of piggy waste. *Aquaculture* 25: 25-33.
- Halbach, U. & G. Halbach-Keup. 1974. Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.* 73: 273-309.
- Hirata, H. & Y. Mori. 1967. Cultivation of the rotifer *Brachionus plicatilis* fed on a mixed diet of marine *Chlorella* and baker's yeast. *Saibai Gyogyo* 5: 36-40.
- Hirayama, K. & H. Funamoto. 1983. Supplementary effect of several nutrients on nutritive deficiency of baker's yeast for population growth of the rotifer *Brachionus plicatilis* Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 49: 505-510.
- Hohman, T.C., P.L. McNeil & L. Muscatine. 1982. Phagosome-lysosome fusion inhibited by algal symbionts of *Hydra viridis*. *J. Cell Biol.* 94: 56-61.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York. 789 p.
- Kumlu, M. 1997. The effect of feed types on survival and trypsin activity in *Temora longicornis* (Crustacea: Copepoda). *Isr. J. Aquacult.* 49: 199-204.
- Lubzens, E., O. Gibson, O. Zmora & A. Sukenik. 1995. Potential advantages of frozen algae (*Nannochloropsis* sp.) for rotifer (*Brachionus plicatilis*) culture. *Aquaculture* 133: 295-309.
- Martínez-Jeronimo, F. & F. Espinosa-Chavez. 1994. A laboratory-scale system for mass culture of freshwater microalgae in polyethylene bags. *J. Appl. Phycol.* 6: 423-425.
- Millamena, O.M., E. J. Aujero & I. G. Borlongan. 1990. Techniques on algae harvesting and preservation for use in culture and as larval food. *Aquacult. Engineer.* 9: 295-304.
- Navarro, N. 1999. Feeding behaviour of the rotifers *Brachionus plicatilis* and *Brachionus rotundiformis* with two types of food: Live and freeze-dried microalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 237: 75-87.
- Nogrady, T., R.L. Wallace & T. W. Snell. 1993. Rotifera. Vol. 1. Biology, ecology and systematics. SBP Academic Pub., The Hague. 142 p.
- Pourriot, R. 1991. Los rotíferos. *Biología*, p. 171-187. In B. Gilbert (ed.). *Acuicultura*. Omega, Barcelona.
- Pourriot, R. & C. Rougier. 1997. Reproduction rates in relation to food concentration and temperature in

- three species of the genus *Brachionus* (Rotifera). *Ann. Limnol.* 33: 23-31.
- Ruttner-Kolisko, A. 1972. Rotatorien. Die Binnen-gewässer Bd. 26: 99-234.
- Sarma, S.S.S. 1991. Rotifers and aquaculture (Review). *Environ. Ecol.* 9: 414-428.
- Sarma, S.S.S., N. Iyer & H. J. Dumont. 1996. Competitive interactions between herbivorous rotifers: Importance of food concentration and initial population density. *Hydrobiologia* 331: 1-7.
- Sarma, S.S.S., M.A. Fernández-Araiza & S. Nandini. 1999. Competition between *Brachionus calyciflorus* Pallas and *Brachionus patulus* (Müller) (Rotifera) in relation to algal food concentration and initial population density. *Aquat. Ecol.* 33: 339-345.
- Sarma, S.S.S., P.S. Larios-Jurado & S. Nandini. 2001. Effect of three food types on the population growth of the rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *Rev. Biol. Trop.* 49: 75-82.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco. 859 p.
- Starkweather, P.L. & K.G. Bogdan. 1980. Detrital feeding in natural zooplankton communities: discrimination between live and dead algal foods. *Hydrobiologia* 73: 83-85.
- Suminto, K. & K. Hirayama. 1997. Application of a growth-promoting bacteria for stable mass culture of three marine microalgae. *Hydrobiologia* 358: 223-230.
- Yamasaki, S., K. Tanabe & H. Hirata. 1989. Efficiency of chilled and frozen *Nannochloropsis* sp. (marine *Chlorella*) for culture of rotifer. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 38: 77-82.
- Yúfera, M. & N. Navarro. 1995. Population growth dynamics of the rotifer *Brachionus plicatilis* cultured in non-limiting food condition. *Hydrobiologia* 313/314: 399-405.



Comparative population growth and life table demography of the rotifer *Asplanchna girodi* at different prey (*Brachionus calyciflorus* and *Brachionus havanaensis*) (Rotifera) densities

S.S.S. Sarma¹, E. Lucía Pavón-Meza¹ & S. Nandini²

¹Laboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Edificio UMF, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de México, México

Fax: +52 5 623 1256

E-mail: sarma@servidor.unam.mx

²Proyecto CyMA, División de Investigación y Posgrado, Edificio UMF, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de México, México

Received 22 July 2002; accepted 13 August 2002

Key words: demography, life table, rotifera, population growth, predation

Abstract

Population growth and life table demography of the predatory rotifer *A. girodi* using spineless *Brachionus calyciflorus* and spined *Brachionus havanaensis* as prey at densities of 1, 2, 4 and 8 ind. ml⁻¹ at 25 °C were studied. Regardless of the prey species, the population of *A. girodi* increased with increasing availability of *Brachionus* in the medium. At any given prey density, *A. girodi* fed *B. calyciflorus* showed consistently better growth than when fed *B. havanaensis*. The maximum population densities of *A. girodi* varied from 0.28 to 1.8 ind. ml⁻¹ depending on the prey species and the density. The rate of population increase observed in population growth studies varied from 0.17 to 0.43 day⁻¹ when fed *B. calyciflorus* and 0.09 to 0.27 day⁻¹ when fed *B. havanaensis*. Male population of *A. girodi* was closely related to female density. The lowest average lifespan was observed for *A. girodi* when fed *B. havanaensis* at 1 ind. ml⁻¹, while the converse was the case when fed *B. calyciflorus* at comparable prey concentration. Net reproductive rates varied from 16 to 26 offspring female⁻¹ lifespan⁻¹ depending on the prey species and concentration. Generation time of *A. girodi* decreased with increasing food concentrations for both the prey species. The rates of population increase obtained from life table demography were lower for *A. girodi* when fed *B. havanaensis* than when fed *B. calyciflorus*.

Introduction

Regulation of zooplankton density and diversity in freshwater bodies is a result of a number of factors. Among the abiotic factors, temperature and pH play an important role (Hutchinson, 1967) while among the biotic interactions food availability and predation are the major forces influencing the abundance of zooplankton (Lampert & Sommer, 1997). Metazoan zooplankton in freshwater bodies is mainly composed of rotifers, cladocerans and copepods. Except for a few taxa found in temperate lakes, most cladocerans are herbivores (Dodson & Frey, 2001). Cyclopoid copepods, on the other hand, are predominantly carni-

vorous in the adult stage, although nauplii and intermediate developmental forms are phytoplanktivorous. Calanoid copepods are generally herbivorous (Williamson & Reid, 2001). Most planktonic rotifers are herbivores. However, the family Asplanchnidae has members which are predominantly carnivorous, often engulfing other rotifers, ciliates and some crustaceans including small chydorid cladocerans (Koste, 1978). While most crustacean zooplankton may escape predation by *Asplanchna* due to their large size (Williamson, 1983), rotifers are more susceptible. Therefore *Asplanchna*-controlled changes in the abundance and diversity of herbivorous rotifers can be significant (Dumont, 1977; Pourriot, 1977).

Among the members of the genus *Asplanchna*, *A. girodi* is a cosmopolitan species, feeding on a variety of planktonic ciliates (e.g., *Paramecium*, Robertson & Salt, 1981) and rotifer genera such as *Anuraeopsis*, *Brachionus* and *Keratella* (Dumont & Sarma, 1995). *A. girodi* is known to selectively engulf egg-bearing *Keratella* causing strong reductions in the fecundity of its prey (Conde-Porcuna & Sarma, 1995). *Anuraeopsis* lacks morphological defences against *Asplanchna* predation. Several species of *Keratella* and *Brachionus* develop posterior and anterior spines on the lorica to deter predation from invertebrates (Stemberger & Gilbert, 1984).

Brachionus is the most common prey for *Asplanchna* in many freshwater bodies. Several studies have been conducted using *Brachionus calyciflorus* as prey for *Asplanchna* (Halbach & Halbach-Keup, 1974; Gilbert, 1999). In tropical and subtropical parts of the American continent, one of the most common brachionids is *Brachionus havanaensis* (Koste, 1978). Since this species invariably has both anterior and posterior spines, its occurrence even under strong predation pressure from *Asplanchna* can be expected. This is in contrast to spineless or occasionally spine-forming prey whose extermination by *Asplanchna* is relatively easy and thus leading to predator's disappearance as well (Dumont & Sarma, 1995). However, in most zooplankton collections from different freshwater bodies in Mexico, simultaneous occurrence of both, predatory species of *A. girodi* and the prey *B. havanaensis*, has been reported (Sarma, 1999). The co-existence of *B. calyciflorus* with *Asplanchna* is possible only when the former has well-developed spines (Halbach & Halbach-Keup, 1974). In field studies, the occurrence of long-spined *B. calyciflorus* and *B. bidentatus* clearly demonstrates the anti-predatory adaptations of the prey (Green & Lan, 1974; Pourriot, 1974). However, when cultured under *Asplanchna*-free conditions, the spines of most but not all brachionids disappear. While *B. calyciflorus*, *B. patulus* and *B. quadridentatus* completely lose or greatly reduce their posterior and postero-lateral spines in the absence of *Asplanchna* (Sarma, 1987; Gilbert, 2001), *B. havanaensis* retains longer posterior spines even when cultured for several months in the absence of predators. Therefore, the dependence of *A. girodi* on its prey rotifers including *B. havanaensis* and *B. calyciflorus* could be helpful for assessment of the effect of differences in morphology, and for the interpretation of seasonal changes of these zooplankton species under field conditions.

The population growth of predatory species of *Asplanchna* feeding on *B. havanaensis* could be expected to be nearly the same when compared to the predator's abundance dynamics using spined or unspined *B. calyciflorus*. Hence, a comparison of two different prey species, one with a tendency to reduce spines while the other, always provided with them, could be interesting to evaluate the life history strategies of their predator. While the effects of *Asplanchna* on the morphology of prey species such as *Brachionus* and *Keratella*, have been documented (Gilbert & Stemberger, 1984), information on the life history of the predator due to morphologically different prey species is scarce (Dumont & Sarma, 1995). Assuming a similar food quality (biochemical or elemental composition, due to similar culture conditions of the prey), morphological characteristics (such as spines and body size) among species of *Brachionus* could be functional on the predator's life history, i.e., leading to less ingestion by their predators (Sarma, 1993). By investigating the life history of one potential predator species (in this case *A. girodi*) (which co-occurs with both the prey species in nature), it can be understood what the fitness effects of the prey morphologies are on this predator.

The life history variables of *A. girodi* are appropriate for evaluating the effect of different prey types and densities because (a) this predator does not change its morphotype (e.g., unlike *A. sieboldi*: Gilbert, 1977), (b) cannibalism is absent or rarely observed (unlike *A. brightwelli*, see Dumont & Sarma, 1995) and (c) is capable of feeding on a wide spectrum rotifer prey species with or without spines, unlike *A. priodonta* (Guiset, 1977; Hofmann, 1985). The influence of prey density and type on *Asplanchna girodi* can be assessed in terms of the predator's population growth and life table demography (Dumont & Sarma, 1995). The former approach is useful to get information on the effect of prey density on individuals of various generations simultaneously occurring in the growing predator's population. This method however, cannot resolve the information into (a) those variables related to survivorship and (b) those related to reproduction (Krebs, 1985). Life table demographic studies are thus useful to get data on age-specific mortality and fecundity, although they cannot give information on the possible influence of offspring on the growth of the predator's population. Thus, life table demographic studies and population growth studies are complementary to clarify an understanding of the life history strategies of both herbivorous and predatory rotifers (King, 1982; Dumont & Sarma, 1995).

The aim of the present study was to quantify the life history strategies of the predatory rotifer *Asplanchna girodi* (De Guerne) using two herbivorous brachionid rotifers (*B. calyciflorus* Pallas and *B. havanaensis* Rousselet) at different prey densities employing both population growth and life table demographic approaches.

Material and methods

The prey rotifers *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* were isolated from the principal canal of Lake Xochimilco in Mexico City. Populations were established from a single female using the single-celled green alga *Chlorella vulgaris* a strain established since 1996 and registered (No. CL-V-3) with Algal Stock Culture Department of CICESE, Ensenada, Baja California, Mexico) as the exclusive food. Alga was cultured in 21 transparent bottles using Bold's basal medium. Algae in the log phase of their growth were harvested, centrifuged at 3000 rpm and resuspended in distilled water. Algal densities were measured using a haemocytometer. From the concentrated stock, desired algal densities were prepared using reconstituted moderate hardwater (EPA medium). The EPA medium was prepared by dissolving 96 mg NaHCO_3 , 60 mg CaSO_4 , 60 mg MgSO_4 and 4 mg KCl in 1 l of distilled water (Anon., 1985). For maintenance of stock and mass zooplankton cultures as well as for the experiments we used EPA medium. The predatory rotifer *Asplanchna girodi* was isolated from Lake Atlangatepec in the State of Tlaxcala (Mexico) and populations were established from a single female using *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* as prey (numerically in equal proportions). In order to avoid sexual reproduction, we maintained *A. girodi* at low densities (100 ind l^{-1}). In general, conditions that favoured parthenogenetic reproduction in *A. girodi* were: the maintaining at low density, changing of the entire culture medium every alternate day and the addition of prey at 1 ind. ml^{-1} .

For population growth studies, we used four food concentrations ($1, 2, 4$ and 8 ind ml^{-1} , individually counted) for each of the two prey species (*B. calyciflorus* and *B. havanaensis*). Into each of the 32 test jars (two prey species \times four prey concentrations \times four replicates) containing 25 ml medium with specified prey species at the desired density, we introduced one individual of *Asplanchna girodi* (neonate, less than 3 h of age). The experiments were conducted at 25°C ,

with continuous but diffused illumination. Following initiation of the experiment, every day we estimated the density of female *A. girodi* (dead individuals and males when present were also counted but eliminated) from each replicate using whole counts. The living individuals of *A. girodi* were then transferred to fresh test jars containing appropriate prey type and density. The experiment was discontinued after 15 days when the populations of *A. girodi* began to show declining trends in most replicates. Based on the data collected, we obtained the rate of population increase (r) using the exponential growth equation: $r = (\ln N_t - \ln N_0)/t$, where N_0 = initial population density, N_t = final population density and, t = time in days (Krebs, 1985). For each replicate we derived five values during the exponential phase of the population and expressed as the mean per replicate following Dumont et al. (1995).

For the life table demography studies, we used the same experimental design as used for the population growth studies except that instead of four we used five replicates for each treatment. Following initiation of the experiment, at every 12-h interval we counted and eliminated the number of neonates born during the successive observations and the number of dead adults. At every 24-h interval, the surviving females were transferred to fresh test jars containing appropriate prey type and density. The experiment was discontinued when every individual of *A. girodi* in each replicate died. We used the standard formulae to derive the life history variables (survivorship and fecundity curves, average lifespan, net reproductive rate and the rate of population growth) (Krebs, 1985). A jack-knife method was used to derive rate of population growth (Meyer et al., 1986). Body size measurements of the test organisms were made using an ocular micrometer calibrated with a stage micrometer following suggestions made by Ruttner-Kolisko, 1977).

Results

Population growth studies

Morphometric data of *A. girodi*, *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* are presented in Table 1. *A. girodi* was the largest rotifer used in this study. Of the two prey species, *B. calyciflorus* (only spineless forms were used here) was larger than *B. havanaensis* when spines of the latter were not included. With spines of *B. havanaensis* included (only spined forms were available in spite of predator-free cultures for more than 2 years),

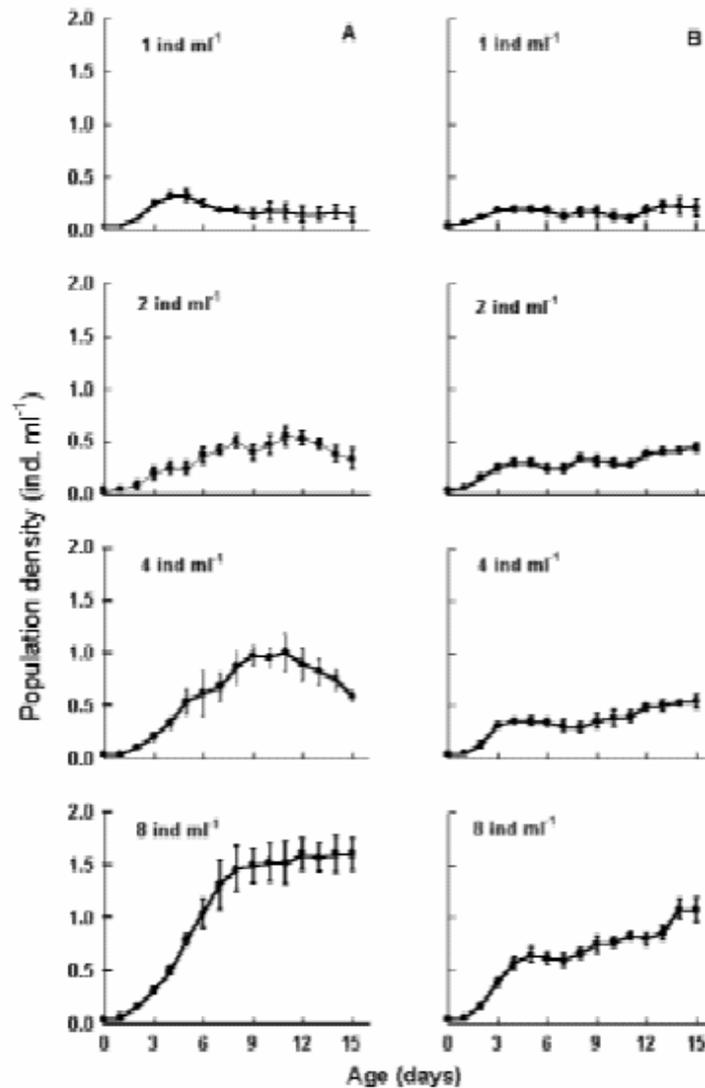


Figure 1. Population growth curves of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* (column A) and *B. havanaensis* (column B) in relation to different prey densities (1, 2, 4 and 8 ind. ml⁻¹). Shown are the mean±standard error values based on four replicates.

the total length of this prey was similar to that of *B. calyciflorus*.

Population growth curves of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* are presented in Figure 1. In general, regardless of the prey species, the population of *A. girodi* increased with increasing availability of *Brachionus* in the medium. At any given prey concentration, *A. girodi* fed *B. calyciflorus* showed consistently better growth than when fed *B. havanaensis*. The peak population densities of

A. girodi varied from 0.28 to 1.8 ind. ml⁻¹ depending on the prey species and the density. The lowest peak population density of *A. girodi* was observed when fed *B. havanaensis* at 1 ind. ml⁻¹. The rate of population increase obtained from the population growth studies varied from, depending on the prey density, 0.16 to 0.43 day⁻¹ when fed *B. calyciflorus* and 0.09 to 0.27 day⁻¹ when fed *B. havanaensis*. Regardless of prey type, increase in the availability of prey density resulted in the increased population growth rate of

Table 1. Morphometric data of the prey (*B. calyciflorus* and *B. havanaensis*) and the predator (*A. girodi*) based on 20 measurements. Shown are the mean±standard deviation

Species	Body length (μm)	Anterior spines (μm)	Posterior spines (μm)
<i>B. calyciflorus</i>	191.8 ± 5.3	38.2 ± 1.1	
<i>B. havanaensis</i>	105.6 ± 3.9	26.5 ± 0.9	69.4 ± 6.8
<i>A. girodi</i>	510.5 ± 15.9		

Table 2. Rate of population increase (day^{-1}) (r) of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* in relation to different prey concentrations (1, 2, 4 and 8 ind. ml^{-1} day^{-1}). Shown are the r (mean±standard error) values derived from population growth studies and life table demography. For deriving the r values from the life table method, a jackknife method was used

Prey density (ind. ml^{-1} day^{-1})	Prey species	
	<i>B. calyciflorus</i>	<i>B. havanaensis</i>
Population growth study		
1	0.160±0.026	0.086±0.030
2	0.285±0.033	0.171±0.006
4	0.389±0.017	0.196±0.009
8	0.430±0.017	0.267±0.010
Life table demography		
1	0.580±0.081	0.457±0.071
2	0.680±0.038	0.478±0.064
4	0.760±0.058	0.538±0.116
8	0.826±0.051	0.592±0.089

the predator (Table 2). Data on the dynamics of male population of *A. girodi* in relation to prey type and density are presented in Figure 2. As in the case of female individuals of the predator, the density of males increased with increasing prey availability. The peak male density was obtained during the period 4–6 days, depending on the prey type. This period was in general earlier than the peak female population obtained during the study. Statistically prey density had significant influence on both the peak population density and the rate of population increase of *A. girodi* for the two prey brachionid species ($P < 0.001$, F -test, Table 3).

Life table demography

Age-specific survivorship data of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* in relation to different

Table 3. Results of analysis of variance performed on the population and life history variables of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis*

Source	DF	SS	MS	F
<i>Prey: B. calyciflorus</i>				
Population growth studies				
Peak abundance				
Among prey densities	3	4.670	1.56	77.70***
Error	12	0.240	0.02	
Rate of population increase				
Among prey densities	3	0.173	0.06	25.24***
Error	12	0.027	0.002	
Life table studies				
Average lifespan				
Among prey densities	3	29.337	9.78	5.06*
Error	16	30.900	1.93	
Net reproductive rate				
Among prey densities	3	96.600	32.20	12.50***
Error	16	41.200	2.57	
Generation time				
Among prey densities	3	11.815	3.94	22.94***
Error	16	2.747	0.17	
<i>Prey: B. havanaensis</i>				
Population growth studies				
Peak abundance				
Among prey densities	3	0.924	0.31	15.55***
Error	12	0.238	0.02	
Rate of population increase				
Among prey densities	3	0.121	0.04	19.71***
Error	12	0.025	0.002	
Life table studies				
Average lifespan				
Among prey densities	3	3.738	1.25	0.51ns
Error	16	38.900	2.43	
Net reproductive rate				
Among prey densities	3	37.000	12.33	6.76**
Error	16	29.200	1.82	
Generation time				
Among prey densities	3	21.674	7.22	80.26***
Error	16	1.440	0.09	

DF – degrees of freedom; SS – sum of squares; MS – mean squares; F – F -ratio.

* = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$, ns = non-significant ($P > 0.05$).

prey densities are presented in Figure 3. In general, regardless of prey species, the survivorship curves were nearly rectangular at lower food concentrations. The survivorship curves began to show steep mortality beyond day 9 when *A. girodi* was fed both prey, espe-

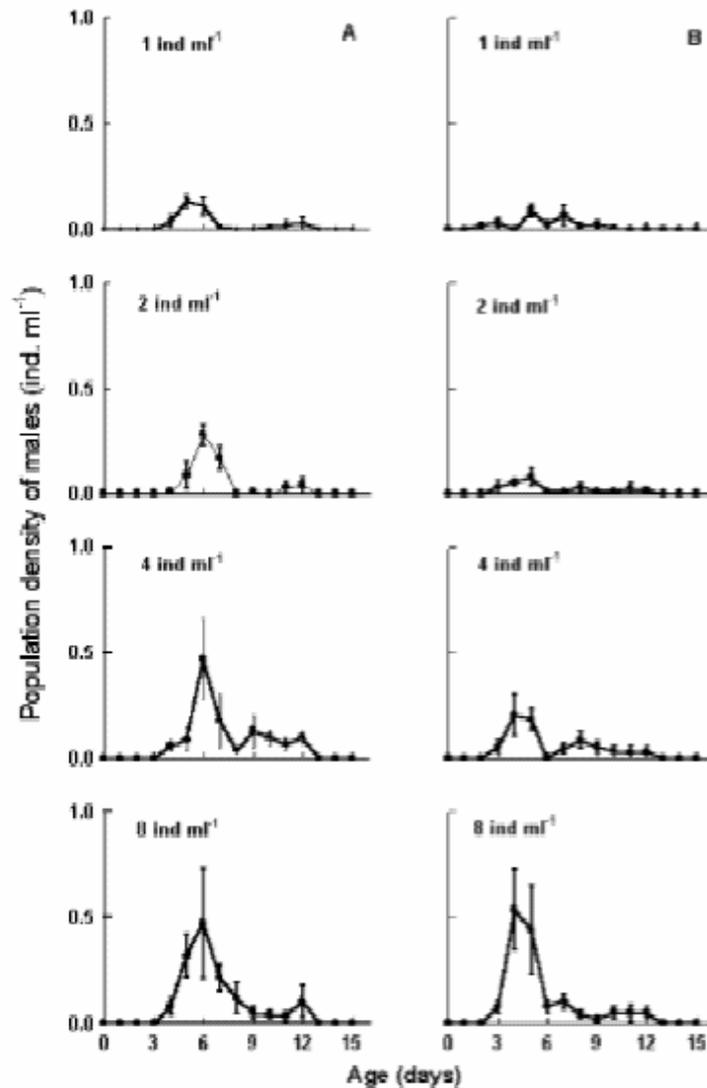


Figure 2. Population dynamics of male *A. girodi* fed *B. calyciflorus* (column A) and *B. havanaensis* (column B) in relation to different prey densities (1, 2, 4 and 8 ind. ml⁻¹). Shown are the mean±standard error values based on four replicates.

cially at higher food concentrations. The age-specific fecundity of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* showed hump-shaped sawtooth-like pattern. The duration of reproductive period decreased with increasing prey density, although for any given day, higher fecundity was observed at higher prey densities (Fig. 4). Data on the average lifespan, net reproductive rates and generation time of *A. girodi* fed the prey *Brachionus* at four densities are presented in Table 4. The lowest average lifespan was observed for *A. girodi* when fed

B. havanaensis at 1 ind. ml⁻¹, while the converse was the case when fed *B. calyciflorus* at comparable prey concentration. However, when the effect of different prey densities on the average lifespan of *A. girodi* fed *B. havanaensis* were tested statistically, there was no significant effect $P > 0.05$, *F*-test, Table 3).

Net reproductive rates varied from 16 to 26 offspring female⁻¹ lifespan⁻¹ depending on the prey species and concentration. Generation time of *A. girodi* decreased with increasing food concentrations for both

Table 4. Data on the selected life history variables (average lifespan, net reproductive rate and generation time) of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* in relation to different prey concentrations (1, 2, 4 and 8 ind ml⁻¹). Shown are the mean±standard error values based on five replicates

Prey species	Prey density (ind. ml ⁻¹ day ⁻¹)	Demographic variable of <i>A. girodi</i> (Mean±SE)		
		Average lifespan (days)	Net repro. rate (offspring female ⁻¹ lifespan ⁻¹)	Gen. time (days)
<i>B. calyciflorus</i>	1	8.7±1.7	21.7±1.2	6.3±0.3
	2	5.7±0.5	15.8±1.1	5.1±0.2
	4	6.0±0.7	19.6±1.2	4.8±0.4
	8	5.8±0.6	18.3±1.2	4.2±0.1
<i>B. havanaensis</i>	1	4.8±0.1	15.6±0.7	6.4±0.2
	2	5.4±0.1	19.1±0.3	5.2±0.2
	4	5.3±0.2	18.6±0.4	4.5±0.2
	8	5.4±0.3	18.5±0.5	4.0±0.1

the prey species. The shortest generation time (4 days) was observed for *A. girodi* when fed *B. calyciflorus* or *B. havanaensis* at 1 ind. ml⁻¹. The rate of population increase obtained from life table demography increased with increasing prey availability in the medium. However, at any given prey concentration, *A. girodi* fed *B. havanaensis* had lower *r* values than the predator fed *B. calyciflorus* (Table 2).

Discussion

Brachionid rotifers are generally the most common prey of *Asplanchna* species (Gilbert, 1999), therefore changes in the densities of *Brachionus* species could cause oscillations in the abundance of their predator. Numerous studies have shown that an increase in the availability of prey results in the increased abundance of *Asplanchna* (*A. brightwelli*: Sarma 1993; *A. girodi*: Dumont & Sarma, 1995; *A. intermedia*: Iyer & Rao, 1996). We also found similar trends. For example, when *B. calyciflorus* was offered at concentrations of 1 ind. ml⁻¹, *A. girodi* had a peak population density of 0.4 ind. ml⁻¹ which increased to 1.8 ind. ml⁻¹, as the food level was enhanced to 8 ind. ml⁻¹. The range of peak population density obtained here (0.28–1.8 ind. ml⁻¹) was similar to the data obtained for *A. sieboldi* (0.4–1.8 ind. ml⁻¹) fed *B. calyciflorus* and *B. patulus* (synonym = *Platyonus patulus*, based on data from mate-crossing: Rico-Martínez (1998) and molecular analysis: García-Varela et al. (2000, wrongly spelt as

B. platus) at concentrations up to 10 ind. ml⁻¹. In most cases, the maximum densities reached by *A. girodi* are equivalent to carrying capacities of the system under specified conditions (Lampert & Sommer, 1997; Nandini & Sarma, 2002). In comparison with many herbivorous rotifers, the population growth of *Asplanchna* generally lacks an initial lag phase due to its short pre-reproductive period (Sarma et al., 2001). In the present study too, *A. girodi* in all the prey concentrations began to grow immediately after the next day following initiation of the experiment. Thus, broadly, the growth curves of *A. girodi* had similar trends to those reported for other species of *Asplanchna* (e.g., *A. intermedia*: Kumar & Rao, 2001; *A. sieboldi*: Sarma et al., 2002a).

The appearance of males in the population of rotifers is generally considered as a strategy for the production of resting eggs which can endure extreme conditions such as draught. This coincided with the higher abundance of the female population, more obviously, the peak male density was observed towards the exponential phase of the female population growth. King & Snell (1980) have noted that males appear a few days earlier than the female peak abundances. This leaves the possibility for resting egg formation by the females when there are still some resources, since cyst production is energetically expensive (Galindo et al., 1993). Although low food might be considered as an extreme condition (which might induce male production) it should be realised that the production of

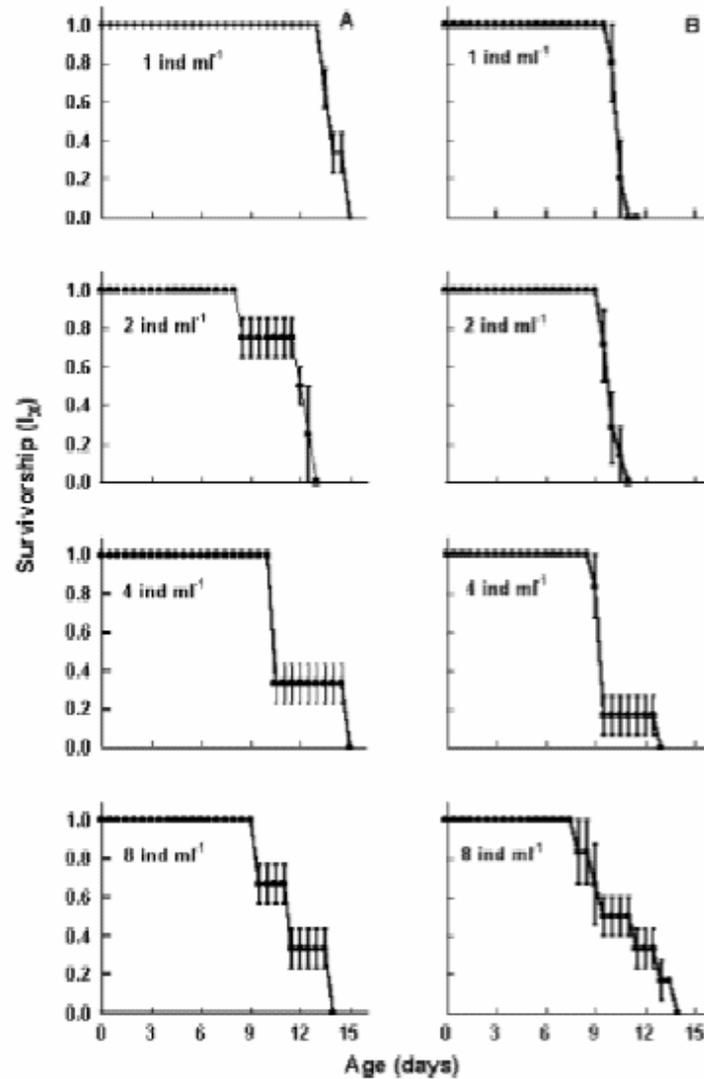


Figure 3. Age-specific survivorship curves of *A. girardi* fed *B. calyciflorus* (column A) and *B. havanaensis* (column B) in relation to different prey concentrations (1, 2, 4 and 8 ind. ml⁻¹). Shown are the mean \pm standard error values based on five replicates.

offspring (including males) is food-limited and male induction is female density-dependent (Gilbert, 1983; Rao & Sarma, 1985).

Rotifers in general are opportunistic and have high population growth rates (r) (Allan, 1976). The r values of certain *Brachionus* species such as *B. calyciflorus* and *B. plicatilis* can be higher than 1 day⁻¹, while most other herbivorous rotifer species usually have r values around 0.5 day⁻¹ (Sarma et al., 2001). On the other hand, carnivorous genera of rotifers may

have r values higher than 0.5 up to 1.5 day⁻¹ (Sarma et al., 1998). The density-dependent effects are visible in population growth studies resulting in r values which are generally smaller than observed from life table demography (Sarma & Rao, 1991). From the present study too, it is evident that the growth rates obtained from population dynamics were much lower than those obtained from life table demography studies. In a previous study on *A. girardi*, Dumont & Sarma (1995) have shown that the r values could range from

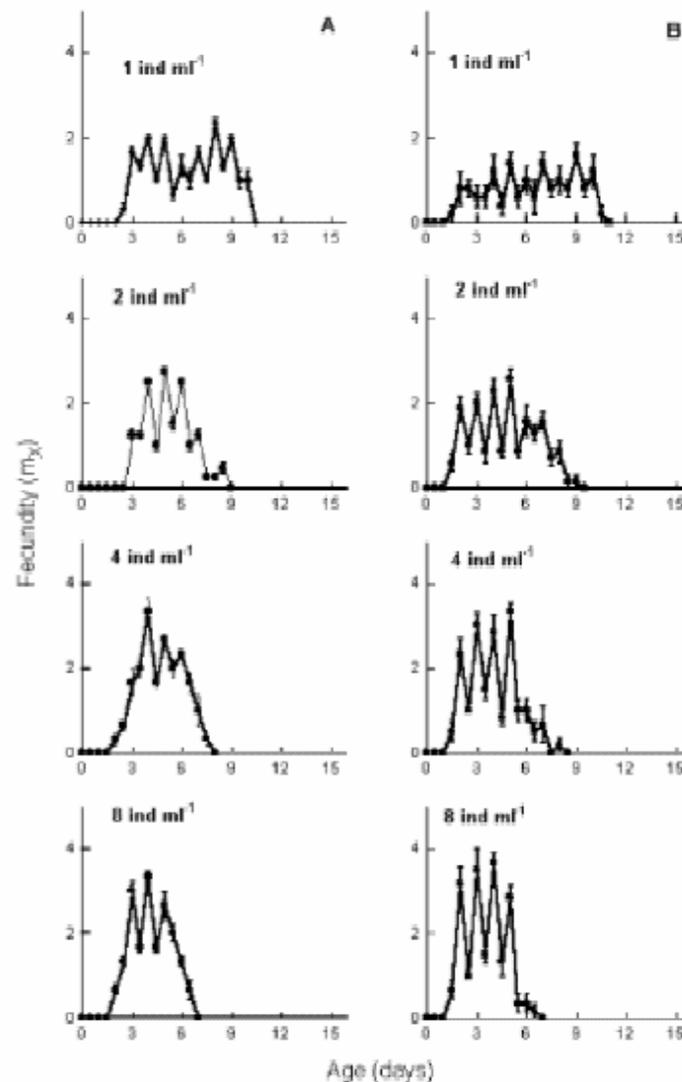


Figure 4. Age-specific fecundity curves of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* (column A) and *B. havanaensis* (column B) in relation to different prey concentrations (1, 2, 4 and 8 ind. ml⁻¹). Shown are the mean±standard error values based on five replicates.

1 to 1.5 day⁻¹ depending on the prey concentration. In the present study, although the r values increased with increasing prey concentration, they were on lower side (up to 0.43 day⁻¹ from population growth data and 0.83 day⁻¹ from life table studies, Table 2) due to the much lower prey concentration used here. However, at comparable prey concentrations (2.5 to 10 ind. ml⁻¹) of *B. calyciflorus* and *B. patulus*, *A. sieboldi* had r values (0.14–0.32 day⁻¹) (Sarma et al., 2002a), which were close to those observed for *A. girodi* in this study.

The r values of *A. intermedia* (Kumar & Rao, 2001) also agree with the range observed for *A. girodi* in this present study. Thus, regardless of the source of data for the r values, the growth rates of *A. girodi* obtained here are in agreement with range documented earlier for other species of *Asplanchna* (Iyer & Rao, 1995; Sarma et al., 1998).

King (1982) has discussed the importance of life history variables in the rotifer *B. plicatilis* from the point of view of evolution of lifespan. In the present

study, the average lifespan varied from 5 to 9 days depending on the food concentration and prey species. While most members of the genus *Brachionus* have a lifespan longer than 2 weeks, members of *Asplanchna* generally are short-lived (less than 10 days). For example, Dumont & Sarma (1995) have observed that the average lifespan of *A. girodi* was about 6 days. This is comparable with data obtained in the present study. However, an extremely wide range of lifespan (1–98 days!) was reported by Jia et al. (2002) for *A. brightwelli* in relation to salinity. As far as we know except some bdelloids (Ricci, 1983), most rotifers do not have lifespans longer than 1 month and *Asplanchna* in particular has much shorter duration of life. Data of gross and net reproductive rates of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* were also in agreement with the range reported for *Asplanchna* (e.g., net reproductive rate of 9–15 offspring female⁻¹ lifespan⁻¹ of *A. girodi*: Dumont & Sarma, 1995).

The survivorship curves obtained for *A. girodi* using both the prey rotifers at lower densities yielded typical Type I pattern with little mortality during the greater part of lifespan (Krebs, 1985). In several genera of rotifers including *Asplanchna*, when conditions are ideal (i.e., appropriate food type and density and optimal reproductive performance), this type of survivorship has been earlier observed (e.g., *B. plicatilis*: King, 1982; *A. girodi*: Dumont & Sarma, 1995). On the other hand, stressful levels of toxicants, food levels or temperatures can lead to type II or type III where the survival of test individuals decreases during the early part of their lifespan (e.g., *B. calyciflorus* fed toxic *Microcystis*: Nandini, 2000). In the present study, majority treatments showed type I survivorship pattern suggesting that the offered food types and levels are appropriate and had no detrimental effects on the survival test cohorts for a reasonable period of time.

While most rotifer species show typical normal distribution pattern of egg or neonate production in relation to time, this pattern could vary depending on the embryonic developmental time of the zooplankton. Most brachionids are oviparous, where eggs hatch into neonates outside the female body. *A. girodi* is ovoviviparous where neonates develop inside the female body (Gilbert, 1983). The energy required to produce an egg and develop into a neonate within the female body until its release into the surrounding environment depends eventually on the quantity of prey ingested by *Asplanchna*. In the zooplankton species where synchronized life histories exist, regular embryonic and post embryonic development times are recorded (see

Sarma et al., 2000b). This results in hump-shaped age-specific fecundity. In our present study too, the age-specific fecundity patterns resulted from nearly regular embryonic and post-embryonic developmental times at 2-day intervals resulting in curves with humps sawtooth.

The generation time of rotifers could vary from several weeks (e.g., Bdelloidea: Ricci, 1983) to a few days (e.g., *Asplanchna*: Dumont & Sarma, 1995). Brachionid rotifers show intermediate generation times of about a week (Sarma & Rao, 1991). Generation time is also apparently related to the body size of the zooplankton. For example, Gillooly (2000) has analyzed the generation time of various zooplankton species and concluded that this parameter is positively related to body size. Gillooly et al. (2002) have further extended this to fishes, amphibians and aquatic insects. Based on this extensive study, Gillooly et al. (2002) have developed a mathematical model that accounts for more than 75% of the variation in the post-embryonic developmental times of zooplankton. In the present study, effect of temperature on the embryonic and post-embryonic development times of *A. girodi* was not done, mainly due to difficulty in distinguishing these two stages in the ovo-viviparous predator. However, it appears that *A. girodi* with biomass 1.22 μg (calculated using the formulae of Dumont et al., 1976; Ruttner-Kolisko, 1977) could yield a generation time of 6 days, nearly consistent with the model of Gillooly et al. (2002). Generation time and the food concentration were inversely related (Table 4). A decrease in the generation time with increasing food availability observed here has also been reported previously (Sarma & Rao, 1991). This is due to the fact that increasing food concentration decreases the juvenile (pre-reproductive) period (Walz, 1995), which accelerates the rate of neonate production and net reproductive rate (Sarma & Rao, 1991). A higher value of net reproductive rate results in a decrease of the generation time (Krebs, 1985).

In the population growth studies, the food becomes limiting at higher densities, which results in not only decreased natality but also increased mortality due to intraspecific competition among individuals of various generations (Krebs, 1985). This has further consequences: initiation of male production, appearance of retardation phase, inverse relation between daily growth rates and population densities (Dumont et al., 1995). However, in life table experiments, such high population densities (and hence less intraspecific competition for resources) are never reached because

of continuous removal of newborn individuals. A comparison of the population growth and life table demographic characteristics of *A. girodi* fed *B. calyciflorus* and *B. havanaensis* is of considerable interest. *B. calyciflorus* is larger than *B. havanaensis* and has nearly 6 times more biomass and hence the relative peak abundance values of *A. girodi*. It is evident from Figure 1 that higher densities of the predator were noted when fed *B. calyciflorus*. This was also observed in the growth rates of *A. girodi*. Since the experiment was not designed to test the prey density effect on a biomass basis, comparison at a given prey concentration may not be effective. This is due to possible differences in the biomass of the predator fed two prey types. There is some indication that rotifer biomass increases with available food concentration in the medium (Sarma & Rao, 1987). In the present study, although we did not measure the biomass of *A. girodi* at different treatments, it is also possible that this predator could be larger in size (and hence biomass) when fed *B. calyciflorus* than *B. havanaensis* at any given prey numerical density. The lower growth rates of *A. girodi* fed *B. havanaensis* could also be due to increased handling time of the prey by the predator (Gilbert, 1980). Normally rotifer prey species with spines are handled longer than those without spines (Sarma, 1993). In the present study, *B. havanaensis* is smaller than *B. calyciflorus* therefore should have been easily captured by the predator, but due to spines both capture and ingestion could be difficult and hence low population growth rates of the predator resulted.

In conclusion, our study showed that not only the biomass but also the prey morphology has a significant role in the dynamics of *A. girodi*. The variables such as population growth rates obtained from both life table demography and population dynamics showed similar trends in that *A. girodi* fed *B. calyciflorus* had higher values than that fed *B. havanaensis* at similar numerical prey densities.

Acknowledgements

This study was supported by a project (PAPIIT IN204101 – UNAM, Mexico) awarded to SSSS. ELPM received a doctoral scholarship from CONACyT-128436 (Mexico). SN thanks National System of Investigators (SNI-20520). Thanks are due to three anonymous reviewers and Prof. T. R. Rao (Delhi), Dr. R. D. Gulati (The Netherlands) and A. M. Verschoor (The Netherlands) for improving the manuscript.

References

- Allan, J. D., 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110: 165–180.
- Anonymous, 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwat. and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Conde-Porcuna, J. M. & S. S. S. Sarma, 1995. Prey selection by *Asplanchna girodi* (Rotifera): The importance of prey defence mechanisms. *Freshwat. Biol.* 33: 341–348.
- Dodson, S. I. & D. G. Frey, 2001. Cladocera and other Branchiopoda. In: Thorp, J. H. & Covich (eds), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, Second Edition, Academic Press, San Diego: 848–913.
- Dumont, H. J., 1977. Biotic factors in the population dynamics of rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8: 98–122.
- Dumont, H. J., I. van de Velde & S. Dumont, 1976. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75–97.
- Dumont, H. J., S. S. S. Sarma & A. J. Ali, 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density. *Freshwat. Biol.* 33: 39–46.
- Dumont, H. J. & S. S. S. Sarma, 1995. Demography and population growth of *Asplanchna girodi* (Rotifera) as a function of prey (*Anuraeopsis fissa*) density. *Hydrobiologia* 306: 97–107.
- Galindo, M. D., C. Guisande & J. Toja, 1993. Reproductive investment of several rotifer species. *Hydrobiologia* 255/256: 317–324.
- García-Varela, M., G. Pérez-Ponce de León, P. de la Torre, P. M. Cummings, S. S. S. Sarma & J. P. LaClette 2000. Phylogenetic relationships of Acanthocephala based on an analysis of 18s ribosomal RNA gene sequences. *J. mol. Evol.* 50: 532–540.
- Gilbert, J. J., 1977. Selective cannibalism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8: 267–269.
- Gilbert, J. J., 1980. Feeding in the rotifer *Asplanchna*: Behaviour, cannibalism, selectivity, prey defenses and impact on rotifer communities. In: Kerfoot, W. C. (ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. Univ. Press of New England, Hanover, NH: 158–172.
- Gilbert, J. J., 1983. Rotifera. In: Adiyodi, K. G. & R. G. Adiyodi (eds), *Reproductive Biology of Invertebrates 1. Oogenesis, oviposition and oosorption*. John Wiley, New York: 181–209.
- Gilbert, J. J., 1999. Kairamone-induced morphological defenses in rotifers. In: Tollrian, R. & C. D. Harvell (eds), *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 127–141.
- Gilbert, J. J., 2001. Spine development in *Brachionus quadridentatus* from an Australian billabong: genetic variation and induction by *Asplanchna*. *Hydrobiologia* 446/447: 19–28.
- Gilbert, J. J. & R. S. Stemberger, 1984. *Asplanchna*-induced polymorphism in the rotifer *Keratella slacki*. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1309–1316.
- Gillooly, J. F., 2000. Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *J. Plankton Res.* 22: 241–251.
- Gillooly, J. F., E. L. Charnov, G. B. West, V. M. Savage & J. H. Brown, 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70–73.
- Green, J. & O. B. Lan, 1974. *Asplanchna* and the species *Brachionus calyciflorus* in two Javanese sewage ponds. *Freshwat. Biol.* 4: 223–226.
- Guiset, A. 1977. Stomach contents in *Asplanchna* and *Ploesoma*. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8: 126–129.

- Halbach, U. & G. Halbach-Kaup, 1974. Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des rotatorischen *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. Arch. Hydrobiol. 73: 273–309.
- Hofmann, W., 1985. Food selection of a predominantly phytophagous population of the plankton rotifer *Asplanchna priodonta* (Grosser Poenitzer See) (Eastern Holstein, West Germany). Faun.-Oekol. Mitt. 5: 365–373.
- Hutchinson, G. E. 1967. A Treatise on Limnology. Introduction to the lake biology and the limnoplankton. Vol. 2, John Wiley & Sons, New York, 1115 pp.
- Iyer, N. & T. R. Rao, 1995. The epizotic mode of life in *Brachionus rubens* Ehrenberg as a deterrent against predation by *Asplanchna intermedia* Hudson. Hydrobiologia 313–314: 377–380.
- Iyer, N. & T. R. Rao, 1996. Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: Laboratory and field studies. Freshwat. Biol. 36: 521–533.
- Jia, F., Y. Zhou, S. Jin & L. Lu, 2002. Influence of salinity on survival, development, reproduction and intrinsic growth rate of *Asplanchna brightwelli*. J. Dalian Fish. Coll. 17: 37–41.
- King, C. E., 1982. The evolution of lifespan. In: Dingle, H. & J. P. Hegmann (eds), Evolution and Genetics of Life Histories. Springer, New York: 121–128.
- King, C. E. & T. W. Snell, 1980. Density dependent sexual reproduction in natural population of the rotifer *Asplanchna girodi*. Hydrobiologia 73: 149–152.
- Koste, W., 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Bonträger, Stuttgart, Vol. 1: Textband 673 pp., Vol. 2: Tafelband 234 pp.
- Krebs, C. J., 1985. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper and Row, New York.
- Kumar R. & T. R. Rao, 2001. Effect of the cyclopoid *Mesocyclops thermocyclopoides* on the interaction between the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* and its prey *Brachionus calyciflorus* and *B. angulatus*. Hydrobiologia 453/454: 261–268.
- Lampert, W. & U. Sommer, 1997. Limnocoecology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford University Press, New York.
- Meyer, J. S., C. G. Ingersoll, L. L. McDonald & M. S. Boyce, 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: Jackknife vs bootstrap techniques. Ecology 67: 1156–1166.
- Nandini, S., 2000. Responses of rotifers and cladocerans to *Microcystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study. Aquat. Ecol. 34: 227–242.
- Nandini, S. & S. S. S. Sarma, 2002. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. Hydrobiologia (Present volume).
- Pourriot, R., 1974. Relations prédateur-proie chez les Rotifères: influence du prédateur (*Asplanchna brightwelli*) sur la morphologie de la proie (*Brachionus bidentata*). Ann. Hydrobiol. 5: 43–55.
- Pourriot, R., 1977. Food and feeding habits of Rotifera. Arch. Hydrobiol. Beih. 8: 243–260.
- Rao, T. R. & S. S. S. Sarma, 1985. Mictic and amictic modes of reproduction in the rotifer *Brachionus patulus* Mueller. Curr. Sci. 54: 499–501.
- Ricci, C., 1983. Life histories of some species of Rotifera Bdelloidea. Hydrobiologia 104: 175–180.
- Rico-Martínez, R., 1998. Cross-mating tests re-discovered: a tool to assess species boundaries in rotifers. Hydrobiologia 387/388: 109–115.
- Robertson, J. R. & G. W. Salt, 1981. Responses in growth, mortality, and reproduction to variable food levels by the rotifer, *Asplanchna girodi*. Ecology 62: 1585–1596.
- Rutner-Kolisko, A., 1977. Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. Arch. Hydrobiol. Beih. 8: 71–76.
- Sarma, S. S. S., 1987. Experimental studies on the ecology of *Brachionus patulus* (Müller) in relation to food, temperature and predation. Doctoral thesis, University of Delhi, Delhi, India.
- Sarma, S. S. S., 1993. Feeding responses of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera): Laboratory and field studies. Hydrobiologia 255/256: 275–282.
- Sarma, S. S. S., 1999. Checklist of rotifers (Rotifera) from Mexico. Envir. Ecol. 17: 978–983.
- Sarma, S. S. S. & T. R. Rao, 1987. Effect of food level on body size and egg size in a growing population of the rotifer *Brachionus patulus* Müller. Arch. Hydrobiol. 111: 245–253.
- Sarma, S. S. S. & T. R. Rao, 1991. The combined effects of food and temperature on the life history parameters of *Brachionus patulus* Müller (Rotifera). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 76: 225–239.
- Sarma, S. S. S., H. J. Dumont & S. Nandini, 1998. Feeding preference and population growth of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera) offered two non-evasive prey rotifers. Hydrobiologia 361: 77–87.
- Sarma, S. S. S., P. S. Larios-Jurado & S. Nandini, 2001. Effect of three food types on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). Rev. Biol. Trop. 49: 75–82.
- Sarma, S. S. S., P. S. Larios-Jurado & S. Nandini, 2002a. Population growth of *Asplanchna sieboldi* fed two *Brachionus* spp. (Rotifera) raised on green alga and baker's yeast. Hydrobiologia 467: 63–69.
- Sarma, S. S. S., S. Nandini & R. D. Gulati, 2002b. Cost of reproduction in selected species of zooplankton (rotifers and cladocerans). Hydrobiologia (In press).
- Snell, T. W. & C. E. King, 1977. Lifespan and fecundity patterns in rotifers: the cost of reproduction. Evolution 31: 882–890.
- Stemberger, R. S. & J. J. Gilbert, 1984. Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis* induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. Freshwat. Biol. 14: 639–648.
- Walz, N., 1995. Rotifer populations in plankton communities: Energetics and life history strategies. Experientia 51: 437–453.
- Williamson, C. E., 1983. Invertebrate predation of planktonic rotifers. Hydrobiologia 104: 385–396.
- Williamson, C. E. & J. W. Reid, 2001. Copepoda. In: Thorp, J. H. & A. P. Covich (eds), Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Second Edition, Academic Press, San Diego: 915–954.

**Combined Effects of Food (*Chlorella vulgaris*)
Concentration and Temperature on the Population Growth of
Brachionus havanaensis (Rotifera: Brachionidae)**

E. Lucía Pavón-Meza^a, S.S.S. Sarma, and S. Nandini

Laboratory of Aquatic Zoology

Division of Research and Postgraduate Studies

National Autonomous University of Mexico, Campus Iztacala, Av. de Los Barrios

s/n Los Reyes, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, State of Mexico, Mexico

ABSTRACT

Brachionus havanaensis is a common rotifer in the North American continent. Its frequent occurrence in relatively high densities and availability throughout the year in several Mexican freshwater bodies prompted us to understand the population dynamics of this species in relation to food level (*Chlorella vulgaris* at 0.5×10^6 , 1.0×10^6 and 2.0×10^6 cells ml^{-1}) and temperature (15°, 20°, and 25°C). We found that regardless of the temperature, an increase in food level resulted in an increase in the population growth of the rotifers. However, at any food level, rotifers cultured at 15°C did not increase beyond 8 ind. ml^{-1} ; on the other hand at comparable food concentrations at both 20 and 25°C, the population densities were higher than 600 ind. ml^{-1} . The rate of population increase per day (d^{-1}) of *B. havanaensis* varied from 0.02 to 0.29 d^{-1} depending on the food density and temperature. Our results also showed that regardless of the food level, at 15°C *B. havanaensis* had no statistically significant relation between the number of eggs per female and the population abundance. On the other hand, significant inverse relationships were observed between the egg ratio and population density of *B. havanaensis* grown at 20° and 25°C, regardless of the food level. When the daily growth rates were plotted against the population densities of the previous day, we found a significantly inverse relation for rotifers grown at 20° and 25°C, but not at 15°C, for all tested food levels. There were statistically significant effects of food level, temperature, and the interaction of both parameters on both the peak population density and the rate of population increase, although temperature had a far greater influence than did food.

INTRODUCTION

Among freshwater zooplankton, rotifers, cladocerans and copepods are often the dominant groups in terms of biomass (Hutchinson 1967). Rotifers, in particular, are of great importance in ponds and lakes because of their ability to co-exist with large fish (Hrbáček 1962), capacity of rapid recovery upon re-establishment of favorable conditions free from toxic substances (Hurlbert et al. 1972), incessant feeding habits (Starkweather 1987), short embryonic and post-embryonic developmental stages (Herzig 1983), and rapid response to changes in both abiotic and biotic factors (Nogrady et al. 1993). Numerous field and laboratory studies have shown the importance of food type and concentration as well as the temperature on the density and diversity of a great number of rotifer species (Tilzer 2000). Edmondson (1957), from field studies, and Halbach and Halbach-Keup (1974), from laboratory data, have shown that food concentration and temperature interact in ways that may stimulate several biological processes or cause rapid declines in many of the life history variables of rotifers. For example, low temperature and high food level could actually reduce population

^aCorresponding author; E-mail: luciapav@hotmail.com

growth rates of some *Brachionus* species such as *B. patulus*. Similarly, high temperature and low food levels could also cause a decline in brachionid rotifers. On the other hand, high food levels and high temperature level could permit rotifer populations to survive for longer periods of time (Sarma and Rao 1990). However, in most studies concerning rotifer population growth, either the effect of temperature (Awaiss and Kestemont 1992) or food level (Sarma and Nandini 2001) was examined; rarely were both of them tested together (Pourriot and Rougier 1975).

Predictions on zooplankton population growth can be done by quantifying the number eggs that a female carries. Edmondson's egg ratio (the number of eggs/female) is widely used not only for estimating the fecundity patterns in a population (Lampert and Sommer 1997) but also for evaluating the health of zooplankton mass cultures (Korstad et al. 1995). However, in most rotifer growth studies, the egg ratios are not included because of the difficulty in obtaining reliable data, especially from non-planktonic taxa (Sarma and Nandini 2002). Although a number of factors influence the egg ratio under field and laboratory conditions such as food (Ooms-Wilms et al. 1999), temperature (Morales-Baquero et al. 1995) and toxicants (Luna-Andrade et al. 2002), the combined effects of two or more factors could yield different results. For example, at an optimal temperature, higher food levels result in an enhanced egg ratio. At an optimal food level, higher temperatures could reduce this ratio because of reduced egg hatching times (Sarma and Rao 1990, 1991). Under sub-optimal temperature levels, even when the food density is low, high egg ratios could be recorded. On the other hand, at low food levels and high temperature, egg ratios could be much lower than at comparable food levels but lower temperatures. At an optimal food and temperature level, rotifer egg ratio (parthenogenetic eggs:females) may be > 1 during the exponential phase of population growth, but this value falls rapidly as the population reaches a stationary stage due to diminished resources (Sarma and Rao 1990). This inverse relation, though recognized, is rarely documented for many of the rotifer species in laboratory cultures. Thus, eggs to female ratio depends not only on the food and temperature, but also on the phase of population growth (reviewed in Sarma et al. 2004).

There are other population characteristics which are also influenced in a density-dependent manner. For example, Kerfoot et al. (1985) have shown daily growth rates decrease as the population density increases in cladocerans. In the rotifer *Anureaopsis fissa*, Dumont et al. (1995) did not find such relation statistically significant, but the trends were similar to those of Kerfoot et al. (1985). On the other hand, Sarma et al. (2001) have shown a negative relation between daily growth rate and the population densities of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* fed *Chlorella vulgaris* and yeast. Although not often documented, this relationship is important because it permits us to understand the impact of population density on the growth rates.

The family Brachionidae is most commonly represented by the genus *Brachionus*, which has about 40 species, many of which occur in tropical and subtropical waters; only a few occur in temperate regions (Koste 1978). *Brachionus havanaensis* is a common rotifer in the Americas and is represented in several freshwater bodies in Mexico (see Sarma 1999). Its frequent occurrence, relatively high densities, availability throughout the year and its role as food for planktonic predators in the next trophic level (Sarma et al. 2003) prompted us to understand the dynamics of this species in relation to food and temperature, two of the most important natural variables affecting rotifer population dynamics.

METHODS AND MATERIALS

The rotifer *Brachionus havanaensis* was isolated from the principal canal of Xochimilco lake (Mexico City, Mexico) during the month of April, 2001 (water temperature about 23°C). A clonal population was established on an exclusive diet of the green alga *Chlorella vulgaris* (a certified strain CL-V-3, CICESE, Ensenada, Mexico), which was mass cultured using Bold's basal medium (Borowitzka and Borowitzka 1988). For regular maintenance of *B. havanaensis* and for the experiments, we used *C. vulgaris* harvested during the log phase, centrifuged at 2000 rpm for 5 min and resuspended in distilled water. The rotifer culture medium was prepared by dissolving 96 mg NaHCO₃, 60 mg CaSO₄, 60 mg MgSO₄ and 4 mg KCl per liter of distilled water (EPA medium, Anon. 1985). Prior to each experiment, the test rotifers were acclimated to the temperature and food level for more than ten days.

In order to test the combined effects of *C. vulgaris* concentrations (0.5X10⁶, 1.0X10⁶ and 2.0X10⁶ cells ml⁻¹) and temperature levels (15°, 20° and 25°C), we used a total of 36 (=3 food densities X 3 temperature levels X 4 replicates) test transparent jars of 100 ml capacity, each containing 50 individuals of *B. havanaensis* in 50 ml EPA medium with a specified food level). The test jars were maintained in BOD incubators set at the chosen temperature and a photoperiod of 12 h light and 12 h dark cycles. Following inoculation, every day we counted the number of live individuals in each replicate. Initially we counted all the individuals but later, as the population increased, rotifers in two aliquots of 1 to 5 ml each were enumerated. At the same time we also enumerated the number of eggs, if any, carried by each female as well as the loose eggs.

The test individuals were then transferred to fresh jars at the appropriate food level and temperature combination. The experiments were terminated after day 24 by which time most test populations showed declining trends.

Based on the data collected we calculated the rate of population increase (r , d⁻¹) using the following equation (Krebs 1985): $r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$, where N_0 is the initial population density and N_t is the density at time t in days (Dumont et al. 1995). The data on the peak population abundance and the rate of population increase d⁻¹ were statistically treated using two-way analysis of variance (ANOVA; Sokal and Rohlf 2000).

RESULTS

Regardless of the temperature, an increase in food concentration resulted in an increase in the population growth of *B. havanaensis* (Fig. 1). However, at any food level, rotifers cultured at 15°C did not increase beyond 8 ind. ml⁻¹; on the other hand at comparable food concentrations, at both 20° and 25°C, the population densities were higher than 600 ind. ml⁻¹. At 20° and 25°C, and at *C. vulgaris* levels of 0.5 X10⁶ and 1.0X10⁶ cells ml⁻¹, *B. havanaensis* showed similar growth trends. However, at a food level of 2.0 X10⁶ cells ml⁻¹ rotifers under 25°C showed much higher population abundances than those at 20°C. The peak population densities of *B. havanaensis* varied from 8 to 600 ind. ml⁻¹ depending on the food level and temperature. There was a direct relation between food level and peak population densities of *B. havanaensis* grown at different temperatures (Fig. 2).

The rate of population of population increase per day (d⁻¹) of *B. havanaensis* varied from 0.02 to 0.29 depending on the food density and temperature. In general, lower food levels and lower temperature contributed to

lower growth rates (Fig. 3). Regardless of the food level, at 15°C *B. havanaensis* showed no statistically significant relation between the number of eggs per female vs the population abundance (Fig. 4). On the other hand, significant inverse relationships were observed between the egg ratio and population density of *B. havanaensis* grown at 20° and 25°C, regardless of the food level. When the daily growth rates were plotted against the population densities of the previous day, we found a significantly inverse relation for rotifers grown at 20° and 25°C at all tested food levels. However, when rotifers were grown at 15°C, this relation tended to be positive but non-significant ($p>0.05$, two-way ANOVA) at 0.5×10^6 cells ml^{-1} , and negative but non-significant at the other food levels (Fig. 5).

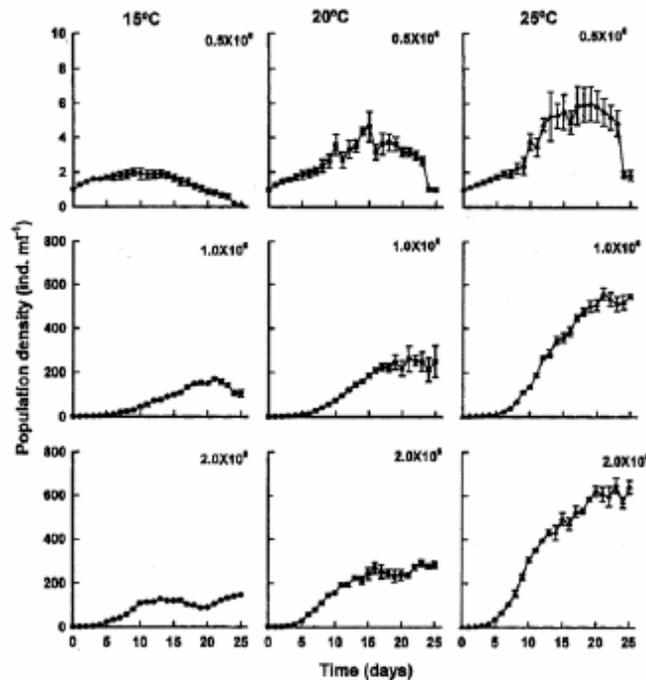


Figure 1. Population growth of *B. havanaensis* in relation to *C. vulgaris* concentration and temperature. Shown are the mean \pm standard error based on three replicates.

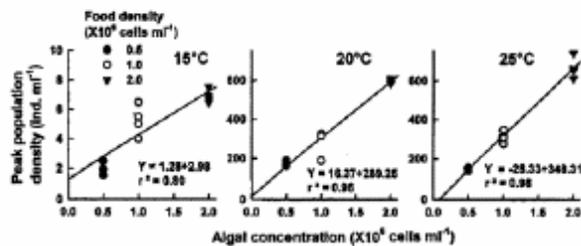


Figure 2. Relation between peak population density and the food concentration for *B. havanaensis*. For each treatment, data from replicates were plotted.

Statistically, there was significant effect of food level, temperature, and the interaction of both parameters on both the peak population density and the rate of population increase ($p < 0.05$, two-way ANOVA). HSD Tukey tests further revealed temperature had a far greater influence on both peak population density and the population growth rate than did food level.

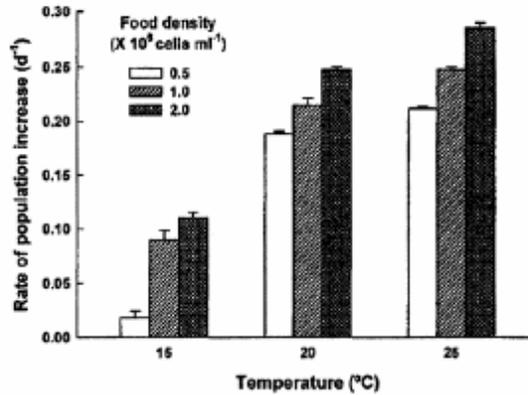


Figure 3. Rate of population increase (r) per day of *B. havanaensis* in relation to different algal food concentrations and temperature. Shown are the mean \pm standard error based on three replicates.

DISCUSSION

The role of food density on the population dynamics of zooplankton in general, and rotifers in particular, has been receiving considerable attention from limnologists since Edmondson's classic works (Edmondson 1946, 1957). The stimulatory effect of elevated temperature and food level in terms of population abundances and growth rates, as observed in this study, has been documented earlier (Halbach and Halbach-Keup 1974, Sarma and Rao 1990). Since *Brachionus* species in general are pantropical, they do not tolerate lower temperatures well (Koste 1978). For example, Sarma and Rao (1990) found that *Brachionus patulus* had negative population growth rates at 15°C regardless of the algal food levels (1.0 to 3.0 X10⁶ cells ml⁻¹ of *Chlorella vulgaris*). The same species, on the other hand, at 25° and 35°C showed increased population growth regardless of the food level. In the present work too, *B. havanaensis* showed little growth when cultured at 15°C at all the tested algal levels. On the other hand, even when cultured at low food levels but at temperatures of 20° and 25°C, we observed higher population abundances.

As observed in many previous studies, a population growth curve of *B. havanaensis* has a short (about five days) lag phase followed by a long exponential phase (about two weeks) and thereafter populations either reach a stationary phase or begin to decline with time. Although a clearly identifiable distinct peak was often not clear in the population growth curves, it was possible to record the peak densities. At the highest food density and at 25°C, *B. havanaensis* reached peak abundances higher than 600 ind. ml⁻¹. The numerical abundance of a zooplankton species in general is known to depend on the food concentration, temperature, and the body size. Under similar conditions, larger zooplankton occur in smaller numbers. For example, Nandini and Sarma (2003) observed that *Daphnia laevis* (a large species) reached peak abundances of less than 4 ind. ml⁻¹, while the smaller *Alona rectangula* under similar test conditions reached peak densities higher than 70 ind. ml⁻¹. From the diverse studies on

rotifers, it is known that members of Brachionidae with a body length of 75 to 250 μm could reach densities from 50 to 2000 ind. ml^{-1} when cultured on food levels 0.5 to 4.5×10^6 cells ml^{-1} (Dumont et al. 1995, Sarma et al. 1996). In the present study with *B. havanaensis*, which has much smaller body size (120 μm), the rotifer reached much higher peak abundances. This information is particularly important in the selection of species for aquaculture where the maximal population density reached by a population could be more important than its growth rate.

The rate of population increase is yet another variable, sensitive not only to food level and temperature but also to their interaction. Usually at optimal food levels, an increase in temperature results in higher r -values. Similarly at optimal temperatures, increase in the food level could result in a higher r . However, changes in r can be difficult to predict when rotifers are subjected to sub-optimal levels of one or both of these variables. For example Sarma and Rao (1990) found that heavy metabolic demands due to high temperature were compensated by high food level and thus allowed a positive growth rate of *B. patulus*. On the other hand, low food level and low temperature caused negative effects on r . In the present study, the negative effects of low temperature were reduced to some extent by high food levels. The increase in r with increasing food levels, as observed in many previous studies, was also recorded here for *B. havanaensis*. For example, Sarma et al. (1996) observed an increased r with increasing food levels for *B. calyciflorus* from 0.5×10^6 until 40.5×10^6 cells ml^{-1} of *Scenedesmus obliquus*. In the present study the food levels chosen were within

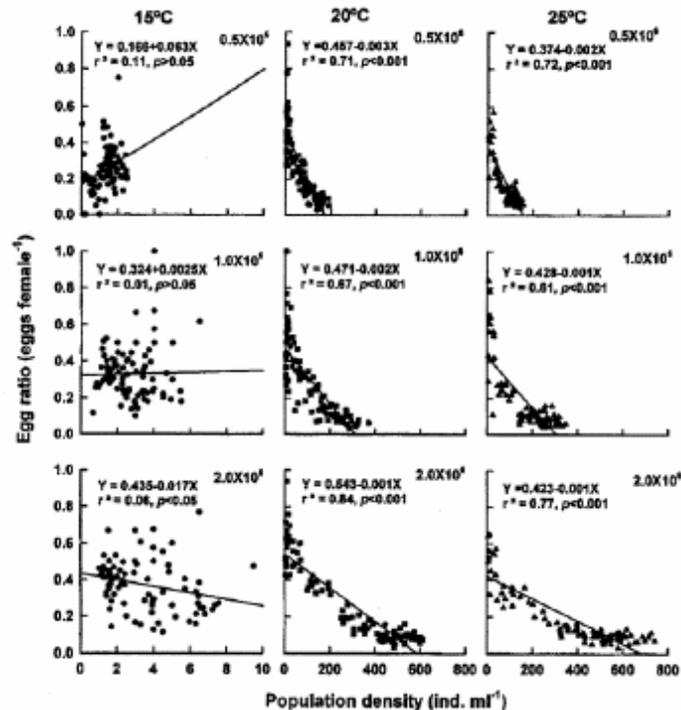


Figure 4. Relation between egg ratio (no. of parthenogenetic eggs to females) and the population density of *B. havanaensis*. For each treatment data from the replicates were plotted.

the range widely used to study different *Brachionus* species. The range of temperature levels chosen here was also within the natural variations observed for *B. havanaensis* from the lake from where it was originally isolated (Juan-Burgos et al. 2003). Depending on the food level, an increase in temperature may increase or decrease the population growth rate. For example, *B. patulus* showed lower r when cultured on low algal food (0.5×10^6 cells ml^{-1} of *C. vulgaris*) but at high (35°C) temperature. In *B. havanaensis*, since higher temperature (25°C) is still appropriate, the negative influence of temperature was not evident even at low food levels (0.5×10^6 cells ml^{-1}).

The importance of egg ratio as an indicator of the trophic status of the system, phase of population growth (e.g., exponential vs stationary), stressful conditions, or predation pressure has been documented. Usually at optimal food concentrations and temperature, rotifer egg ratios could vary from 0.5 to 1.5 during the exponential phase. In the present study, 2.0×10^6 cells and 25°C could be considered optimal, since not only growth rates were higher but also a greater proportion of the population had egg ratios higher than 0.5 during the exponential phase. As the population began to increase, the availability of algal cells per individual diminished leading to reduced egg output and hence a steady fall in the egg number. Thus, decreased egg output with increasing rotifer density led to an inverse relation between egg ratio and the population abundance. Our observations were similar to those for other members of Brachionidae such as *Anuraeopsis fissa* (Ooms-Wilms 1998) and *B. patulus*

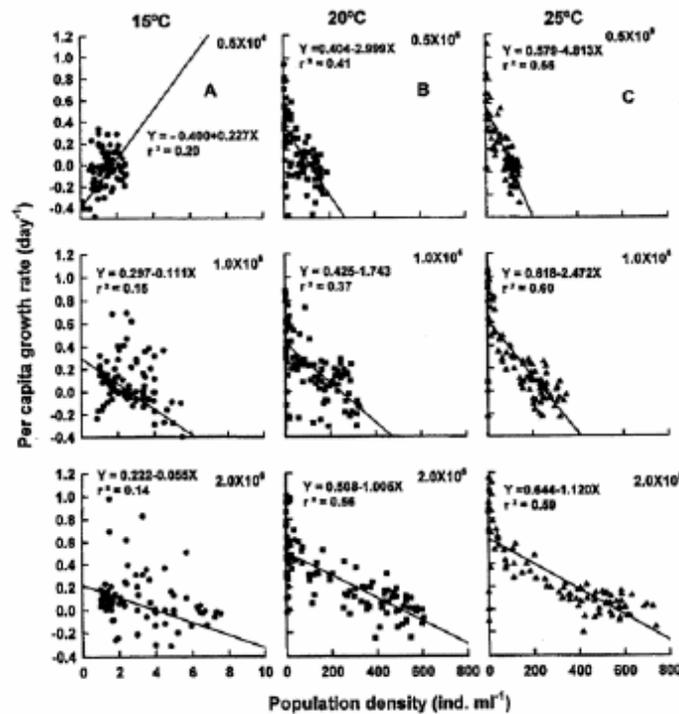


Figure 5. Relation between the daily growth rate and the population density of *B. havanaensis*. For each treatment data from the replicates were plotted.

(Sarma and Rao 1990) based on field and/or laboratory studies. However at low temperatures, the egg ratios showed no significant relation, mainly due to the fact that low population densities observed at 15°C did not cause a resource limitation even at low algal levels. Though we did not measure the number of cells that remained unconsumed daily, a *C. vulgaris* density of 0.5×10^6 cells ml⁻¹ could support rotifer densities higher than 300 ind. ml⁻¹ even at 25°C. We did not observe such high densities of *B. havanaensis* at 15°C, regardless of the food level. Thus, it is reasonable to speculate that this low temperature rather than the food level was limiting for the population growth of *B. havanaensis*.

Under optimal conditions of food level and temperature, population growth rates of rotifers reflect trends observed by analyzing the egg ratios. The higher the egg ratio, the higher is the growth rate (Sarma et al. 2003b). However, sub-optimal temperatures cause variations in this relation. For example, at 15°C, Sarma and Rao (1991) have observed higher number of individuals bearing one or two eggs in *B. patulus* at 15°C, while at 35°C the egg bearers were nearly absent; nevertheless, at the higher temperature higher growth rates were observed. In the present study, though high egg ratios were recorded, the growth rates were low at 15°C regardless of the food levels. This could be due to the fact that at a low temperature, increased egg retention time by the ovigerous females enhanced the egg ratio (Sarma et al. 2003b). Prolonged egg hatching times and delayed age at first reproduction followed by lower frequency of egg production contribute to lower growth rates at 15°C. At both 20° and 25°C, we observed a statistically significant inverse relation between the growth rate and the population abundance. This is in agreement with earlier studies on the other zooplanktonic species such as *Daphnia pulex* (Kerfoot et al. 1985) and *Brachionus plicatilis* (Luna-Andrade et al. 2002).

ACKNOWLEDGEMENTS

The first author thanks CONACyT (Mexico) for a scholarship (Ref. 128436). SSSS and SN are grateful for receiving a grant from CONACyT (Ref. SEP-41786). The experiments conducted in this work fully comply with the current Mexican laws.

LITERATURE CITED

- Anonymous. 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Awaiss, A. and P. Kestemont. 1992. An investigation into the mass production of the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. 2. Influence of temperature on the population dynamics. *Aquaculture* 105: 337-344.
- Borowitzka, M.A. and L. J. Borowitzka. 1988. Micro-algal biotechnology. Cambridge University Press, London.
- Dumont, H.J., S.S.S. Sarma, and A.J. Ali. 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density. *Freshwater Biology* 33: 39-46.
- Edmondson, W.T. 1946. Factors in the dynamics of rotifer populations. *Ecological Monographs* 16: 357-362.
- Edmondson, W.T. 1957. Trophic relations of the zooplankton. *Transactions of the American Microscopical Society* 76: 225-246.
- Halbach, U. and G. Halbach-Keup. 1974. Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und der Populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. Archiv fuer Hydrobiologie* 73: 273-309.

- Herzig, A. 1983. Comparative studies on the relationship between temperature and duration of embryonic development of rotifers. *Hydrobiologia* 104: 237-244.
- Hrbáček, J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to fish stock. *Rozpr. Cesl. Akad. Ved. Řada přír. Věd.* 72: 1-116.
- Hurlbert, S.H., M.S. Mulla, and H.R. Willson. 1972. Effects of organophosphate insecticides on the phytoplankton, zooplankton and insect populations of freshwater ponds. *Ecological Monographs* 42: 269-299.
- Hutchinson, G.E. 1967. A treatise on limnology. Vol. II. Introduction to lake biology and limnoplankton. Wiley and Sons, N.Y.
- Juan-Burgos, F., S.S.S. Sarma, and S. Nandini, 1998. Estudio preliminar sobre la fauna de rotíferos de Xochimilco (México). Sus problemas históricos y perspectivas de solución. Proceedings of the Second International Conference on Xochimilco, Ecological Park of Xochimilco, U.A.M. Xochimilco, Mexico City, Mexico. Vol. 1, pp: 163-171.
- Kerfoot, W.C., W.R. DeMott, and C. Levitan. 1985. Non-linearities in competitive interactions: component variables or system response. *Ecology* 66: 959-965.
- Korstad, J., A. Neyts, T. Danielsen, I. Overrein, and Y. Olsen. 1995. Use of swimming speed and egg ratio as predictors of the status of rotifer cultures in aquaculture. *Hydrobiologia* 313/314: 395-398.
- Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voigt. Monogononta. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Krebs, C.J. 1985. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 3rd edn. Harper and Row, New York.
- Lampert, W. and U. Sommer. 1997. *Limnology: The ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, New York.
- Luna-Andrade, A., R. Aguilar-Duran, S. Nandini, and S.S.S. Sarma. 2002. Combined effects of copper and microalgal (*Tetraselmis suecica*) concentrations on the population growth of *Brachionus plicatilis* Müller (Rotifera). *Water Air and Soil Pollution* 141: 143-153.
- Morales-Baquero, R., P. Carrillo, and L. Cruz-Pizarro. 1995. Effects of fluctuating temperatures on the population dynamics of *Hexarthra bulgarica* (Wiszniewski) from high mountain lakes in Sierra Nevada (Spain). *Hydrobiologia* 313/314: 259-263.
- Nandini, S. and S.S.S. Sarma. 2003. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. *Hydrobiologia* 491: 211-219.
- Nogrady, T., R.L. Wallace, and T.W. Snell. 1993. Rotifera. SBP Academic Publishers. The Hague.
- Ooms-Wilms, A.L., G. Postema, and R.D. Gulati. 1999. Population dynamics of planktonic rotifers in Lake Loosdrecht, the Netherlands, in relation to their potential food and predators. *Freshwater Biology* 42: 77-97.
- Pourriot, R. and C. Rougier 1975. The dynamic of a laboratory population of *Brachionus dimidiatus* (Bryce) (Rotatoria) in relation to food and temperature. *Annee du Limnologie* 11: 125-143.
- Sarma, S.S.S. 1999. Checklist of rotifers (Rotifera) from Mexico. *Environment and Ecology* 17: 978-983.
- Sarma, S.S.S. and S. Nandini. 2001. Life table demography and population growth of *Brachionus variabilis* Hampel, 1896 in relation to algal (*Chlorella vulgaris*) density. *Hydrobiologia* 446/447: 75-83.
- Sarma, S.S.S. and T.R. Rao. 1990. Population dynamics of *Brachionus patulus* Müller (Rotifera) in relation to food and temperature. *Proceedings of Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)* 99: 335-343.

- Sarma, S.S.S. and T.R. Rao. 1991. The combined effects of food and temperature on the life history parameters of *Brachionus patulus* Müller (Rotifera). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 76: 225-239.
- Sarma, S.S.S., N. Iyer, and H.J. Dumont. 1996. Competitive interactions between herbivorous rotifers: importance of food concentration and initial population density. *Hydrobiologia* 331: 1-7.
- Sarma, S.S.S., P.S. Larios-Jurado, and S. Nandini. 2001. Effect of three food types on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *Revista de Biología Tropical* 49: 75-82.
- Sarma, S.S.S. and S. Nandini. 2002. Comparative life table demography and population growth of *Brachionus macracanthus* Daday, 1905 and *Platyias quadricornis* Ehrenberg, 1832 (Rotifera, Brachionidae) in relation to algal (*Chlorella vulgaris*) food density. *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 30: 128-140.
- Sarma, S.S.S., E.L. Pavón-Meza, and S. Nandini. 2003. Comparative population growth and life table demography of the rotifer *Asplanchna girodi* at different prey (*Brachionus calyciflorus* and *Brachionus havanaensis*) (Rotifera) densities. *Hydrobiologia* 491: 309-320.
- Sarma, S.S.S., R.D. Gulati, and S. Nandini. 2004. Factors affecting egg-ratios in planktonic rotifer populations under culture conditions. - *Hydrobiologia* (In press).
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 2000. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Starkweather, P.L. 1987. Rotifera. In: T.J. Pandian and F.J. Vernberg (eds) *Animal energetics*. Vol. 1. pp. 159-183. Protozoa through Insecta. Academic Press, London.
- Tilzer, M.M. 2000. Control factors of planktonic population dynamics in freshwater: a review. *Ergebnisse der Limnologie* 55: 471-491.

Combined effects of temperature, food (*Chlorella vulgaris*) concentration and predation (*Asplanchna girodi*) on the morphology of *Brachionus havanaensis* (Rotifera)

E. Lucía Pavón-Meza¹, S.S.S. Sarma² & S. Nandini³

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. National Autonomous University of Mexico. Circuito Exterior s/n, C.U. Mexico City. C.P. 04510.
e-mail: <luciapav@hotmail.com>

²Laboratory of Aquatic Zoology, Division of Research and Postgraduate Studies, National Autonomous University of Mexico, Campus Iztacala, Av. de Los Barrios No. 1, Los Reyes, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, State of Mexico, Mexico.

³UIICSE, Division of Research and Postgraduate Studies, National Autonomous University of Mexico, Campus Iztacala, Av. de Los Barrios No. 1, Los Reyes, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, State of Mexico, Mexico.

Key words: Egg size, Body size, Zooplankton, Kairomones, Spine induction

Abstract

The combined effect of temperature, food level and the presence of an invertebrate predator on the body size of the rotifer *Brachionus havanaensis* was tested in this study. *B. havanaensis* was cultured at 15, 20 and 25 °C under 3 different *Chlorella vulgaris* levels (0.5×10^6 , 1.0×10^6 and 2.0×10^6 cells.ml⁻¹) in the presence and in the absence of *Asplanchna girodi*. For each treatment we maintained 3 replicates and constant (0.4 ind.ml⁻¹) population density of *B. havanaensis*. In treatments containing *A. girodi*, the predator was separated from the prey by a mesh (pore size 50 µm). On the last day of the experiment, a portion of the *B. havanaensis* population was sampled for several morphometric measurements (adult lorica length, width, posterior spine length, body volume, and the egg volume). Size measurements were done by drawing the specimens using a calibrated camera lucida. Statistically significant impact of temperature as well as the predator's presence was observed on the lorica length, posterior spine and egg volume of *B. havanaensis*. The interactions of food X temperature, or predator's presence X food X temperature were non-significant ($p > 0.05$) for lorica length, spine length, body volume and egg volume. Regardless of the type of treatment, there was a direct positive correlation between lorica length and width. Egg volume was linearly related to the adult size. Notably long posterior spines were observed in treatments containing the presence of *A. girodi*.

Introduction

Phenotypic plasticity is one of the important factors in determining the spatial and temporal distribution of zooplankton species (Barry, 2000). Certain plankton predators such as predatory cyclopoid copepods and rotifers induce phenotypic plasticity in their potential prey thereby altering their morphology, physiology, life history or behavior (Halbach & Halbach-Keup, 1974; Lass & Spaak, 2003). In addition to predation, certain environmental factors such as food concentration and food quality and temperature may also cause morphological changes in rotifers (Sarma & Rao, 1987; Sanoamuang, 1993; Hansen *et al.*, 1997).

It is well known that the predator-induced spines in various species of *Brachionus* and *Keratella* are an effective anti-predator defense against predators such as *Asplanchna* species (Gilbert, 1998). Thus, the *Asplanchna*-induced response in these taxa increases their probability of coexistence with this predator. While the lorica of many *Brachionus* species contain both anterior and posterior (including postero-lateral) spines, it is generally the latter which are effective as defense against *Asplanchna* predation (Pourriot, 1974). Certain species of *Brachionus* such as *B. macracanthus* and *B. havanaensis* always have posterior spines while others such as *B. calyciflorus* develop long postero-lateral spines in response to invertebrate predation pressure (Gilbert, 1998).

Since the relative allotment of energy to somatic growth is a function of the quantity of food available and other physico-chemical parameters (particularly temperature due to its influence on metabolic rates), the lorica size may also vary depending on the environmental conditions. Both field and laboratory studies have shown that the presence of *Asplanchna*, food quality and quantity, temperature and phase of population growth affect the lorica size of *Brachionus* species (Sarma & Rao, 1987; Sarma, 1989; Gilbert 1998).

Brachionus havanaensis Rousselet is a common inhabitant of freshwater bodies in Mexico (Sarma & Elías-Gutiérrez, 1999). In lake Xochimilco, a highly eutrophic lake in Mexico city, this species is known to show seasonal shifts in morphology, generally strongly correlated with *Asplanchna* abundance (Garza-Mouriño *et al.*, 2005). However, more laboratory studies are needed to quantify the predator-induced morphological

responses of this species. The aim of this study was to study the impact of predation on the morphology and body size of *B. havanaensis* at different temperatures and food levels. For this we performed different experiments using *Asplanchna girodi* as a predator and a clone of *B. havanaensis* as prey cultured at three algal food levels of *Chlorella vulgaris* and three temperature regimes (15, 20 and 25 °C), the range of which is found in the lake Xochimilco (Nandini et al., 2005).

Material and Methods

Experiments were performed using clonal populations of *Brachionus havanaensis* and *Asplanchna girodi*, both of which were collected during April from the National Canal of Lake Xochimilco (Mexico City, Mexico). These clones were cultured using moderately hardwater as the medium (EPA medium, Weber, 1993), which was prepared by dissolving 96 mg NaHCO₃, 60 mg CaSO₄, 60 mg MgSO₄ and 4 mg KCl in 1 L of distilled water. The stock cultures of both the prey and the predator populations were maintained separately in 20 L glass aquaria. *A. girodi* was daily fed using *B. havanaensis* at a density of about 5 ind. ml⁻¹ while *B. havanaensis* was raised on the alga *Chlorella vulgaris* at a concentration of about 1X10⁶ ml⁻¹. The medium in the aquaria was changed on alternate days. Both the rotifer populations were maintained at 22±2°C under continuous but diffused fluorescent illumination. The alga *C. vulgaris* (Strain No. CL-V-3 Algal Department, CICESE, Ensenada, Baja California, Mexico) was mass cultured in 2-L transparent bottles using Bold's basal medium (Borowitzka & Borowitzka, 1988). Log-phase algae were harvested, concentrated by centrifuging at 3000 rpm and resuspended in distilled water. The density of algal concentrate was measured using a haemocytometer. In terms of dry weight one cell of *C. vulgaris* was considered as 0.0142 ng (Nandini et al., 2007).

Prior to starting the experiments, about 2 L of *B. havanaensis* from cultures were separately maintained for about two weeks at the three chosen temperature levels: low, 15°; medium, 20°; and high, 25 °C). We used three *Chlorella* densities (considered here as low: 0.5X10⁶, medium: 1.0X10⁶ and high: 2.0X10⁶ cells ml⁻¹ based on threshold food levels of rotifers, Nandini et al., 2007) for population growth experiments of *B.*

havanaensis with and without presence of *A. girodi*. For each temperature – food level – predator presence or absence, we used 3 replicates. Thus the experimental design consisted a total of 54 test jars, i.e., 18 treatments in triplicate (= 3 food levels X 3 temperatures X 2 predator treatments (presence/absence) X 3 replicates) transparent jars of 100 ml capacity. In each such test jar containing 50 ml of medium at a specified food concentration and temperature, we introduced 200 individuals of *B. havanaensis*. For the treatments exposed to predators, we introduced a filter with a mesh (pore size 50 μm) containing 2 neonates of *A. girodi* into the appropriate treatment jars. Thus the predators were not in direct contact with the prey. However, in order to feed the predators in the mesh, we added 20 individuals of rotifer *Brachionus patulus* as prey. We also introduced the same number of *B. patulus* (enclosed in a filter with a mesh) to the treatments without the predator.

Following inoculation, everyday, we transferred 200 females from each treatment to fresh test jars set at the appropriate test conditions. After 9 days, *B. havanaensis* population from each treatment was removed and fixed with 10% formalin and 15 amictic females with one egg were drawn using calibrated camera lucida. The size measurements (adjusted to nearest μm) included: a) adult lorica length, b) width, c) posterior spine length, d) egg length and e) egg width. The body volume and egg volume were later derived using standard formulae (Ruttner-Kolisko, 1977; Walz et al., 1995).

We derived the correlation between adult lorica length-width, lorica length-posterior spine length and body-egg volume. All measures were analyzed statistically using three way analysis of variance (ANOVA) and a *post hoc* Tukey's test following Sokal & Rohlf (2000).

Results

Independent of the algal density and temperature, the lorica length (mean \pm standard error) of *B. havanaensis* was larger (range: 124 \pm 1 to 137 \pm 1 μm) in the presence of predators than in their absence (110 \pm 1 to 119 \pm 1 μm). Similarly, both lorica width and posterior spine length were larger in the presence of *A. girodi* than in its absence. In the absence of predator, the posterior spine (larger spine) of *B. havanaensis* measured between 97 \pm 2 and

120±12 µm. In the presence of *A. girodi*, the spine length was about 60% longer. Within the predator-free treatments (= treated here as controls), highest lorica lengths were found at 20°- 25 °C and low *Chlorella* concentration (0.5 X10⁶ cells ml⁻¹) (Fig. 1).

Regardless of the presence or absence of the predator, there was a significant linear relation between lorica length and width, where the lorica width increased with increasing lorica length ($p < 0.05$; $r^2 = 0.55$, $n > 400$). The length of the posterior spine plotted as function of lorica length revealed a positive relationship in the presence of *A. girodi*. In the absence of predator, there was no significant relation between lorica length and posterior spine length (Fig. 2). Regardless of temperature and food concentration levels used, the posterior spine length, body volume and egg volume of *B. havanaensis* were significantly larger when the predator *A. girodi* was present. The posterior spine length increased significantly by about 58% and the body volume was also significantly higher (by about 18 to 60%), as compared to the controls, when *A. girodi* was present.

Regardless of the presence of the predator, egg volumes were well correlated with body volume. Thus, increase in body volume led to larger egg sizes (Fig. 3). In treatments containing no predators, smallest eggs were observed at low food concentration (0.5 X10⁶ cells ml⁻¹); however, when the predator was present, largest egg volumes were found at the same food level.

The 3-way analysis of variance showed that temperature as well as the predator's presence separately had significant effect on the lorica length, posterior spine and egg volume of *B. havanaensis*. The interactions of food X temperature, or predator's presence X food X temperature were non-significant ($p > 0.05$) for lorica length, spine length, body volume and egg volume (Table 1).

DISCUSSION

The body size and spine length of *B. havanaensis* measured here are within the range reported for this species in the Lake Xochimilco (Garza-Mouriño et al., 2005).

Temperature and food concentration have strong effect on the body size of rotifers depending their ecological adaptations (Sarma, 1989; Stemberger, 1990; Sanoamuang, 1993). Under optimal temperature conditions, higher food levels lead to a larger body

size. At optimal food levels, very low or very high temperatures result in decreased body size. In the absence of predators, within the optimal temperature range and food level, body size tends to be larger. *B. havanaensis* is considered a warm-stenothermal (Ruttner-Kolisko, 1974; De Ridder, 1981), therefore the higher temperatures (above 25°C) would generally favour larger body size. However, other overriding factors such as food level and strain adaptations may strongly influence this (Sarma & Rao, 1987). This was the case here since the strain we isolated was from a high altitude lake, where the temperatures rarely exceed 25°C (Nandini et al., 2005). Thus, in the present study, in the absence of the predator, the body length of *B. havanaensis* cultured under 15, 20 or 25°C at any one of the given food levels (0.5, 1.0 or 2.0 X 10⁶ cells ml⁻¹) varied little. Under similar conditions, this was also largely the case for other measured variables such as lorica width or egg volume or posterior spine length.

Increase in lorica size and spine length in the presence of *Asplanchna* as observed here has been reported previously in many other brachionid rotifers such as *B. calyciflorus* and *B. bidentatus* (Gilbert, 1998). It is known that larger lorica size and increased spine length are known to protect the prey against *Asplanchna* predation (Nandini et al., 2003). The increased body size and spine length of *B. havanaensis* in the presence of *A. girodi* are anti-predator defense strategies of this species.

The positive correlation between lorica length and width regardless of the treatments, suggests that individuals of *B. havanaensis* population have an isometric body growth pattern. Posterior spine length of *Brachionus* is generally more strongly influenced by predation pressure rather than temperature or food level (Gilbert, 1998). Though it was believed that larger spines of *Brachionus* play a role in food-gathering, Bogdan & Gilbert (1982) did not find any significant role of long posterior spines of *Brachionus calyciflorus* in feeding. Consequently, ecological significance of increase in the spine lengths of rotifers induced by food level, temperature or their combined effects remains unclear other than that it acts as deterrent against predation. This last explanation is supported by the fact that in the absence of predators, there was no significant relation between body length and the posterior spine length of *B. havanaensis*. Thus the increase in spine length appears to be primarily a defense against *Asplanchna*.

The relation between body volume and egg volume has been explored by many workers. Generally, a positive correlation between these two variables has been observed across different genera and species of Rotifera (reviewed in Walz et al., 1995). We also observed this relationship, i.e. that larger adults tend to have larger eggs. Evidently, the egg volume was larger in the presence of the predators, regardless of the food level or temperature. It is possible that *B. havanaensis* produces larger but fewer eggs in the presence of invertebrate predators but small and many eggs in the absence of predation pressure. This strategy is followed by other zooplanktonic taxa too (Stearns, 1982).

Conclusions

Our study showed that *B. havanaensis* responded to the presence of *Asplanchna* by increasing both its body length and posterior spine length. Large individuals of *B. havanaensis* produced larger eggs. Therefore in nature large-bodied individuals of *B. havanaensis* may be found from waterbodies containing its predator *Asplanchna*. In addition, since posterior spine elongation in *Brachionus* is related to its defence against *Asplanchna*, *B. havanaensis* too is capable of co-existing in nature with its predator, provided other factors such as temperature and algal food levels are not limiting.

Acknowledgements

We thank Dr. Ramesh Gulati and two anonymous reviewers for helpful comments on our contribution. E. Lucía Pavón-Meza thanks the Mexican National Council for Science and Technology (CONACyT- 128436) for a scholarship.

References

Barry, M.J., 2000. Effects of endosulfan on *Chaoborus*-induced life history shifts and morphological defenses in *Daphnia pulex*. *Journal of Plankton Research* 22: 1705-1718.

- Bogdan, K.G. & J.J. Gilbert, 1982. The effects of posterolateral spine length and body length on feeding rates in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *Hydrobiologia* 89: 263-268.
- Borowitzka, M.A. & L.J. Borowitzka, 1988. *Micro-algal Biotechnology*. Cambridge University Press, London.
- De Ridder, M. 1981. Some considerations on the geographical distribution of rotifers. *Hydrobiologia* 85:209-225.
- Garza-Mouriño, G., M. Silva-Briano, S. Nandini, S.S.S. Sarma & M.E. Castellanos-Páez, 2005. Morphological and morphometrical variations of selected species of Brachionidae: A seasonal study from Lake Xochimilco (Mexico). *Hydrobiologia* 546: 169-179.
- Gilbert, J. J., 1998. Kairomone-induced morphological defenses in rotifers. In Tollrian, R. & C.D. Harvell (eds), *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton: 127-141.
- Halbach, U. & G. Halbach-Keup, 1974. Quantitative beziehungen zwischen phytoplankton und der Populationsdynamik des rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Archiv für Hydrobiologie* 73: 273-309.
- Hansen, B., T. Wernberg-Møller & L. Wittrup, 1997. Particle grazing efficiency and specific growth efficiency of the rotifer *Brachionus plicatilis* (Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 215: 217-233.
- Lass, S. & P. Spaak, 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* 491: 221-239.
- Maly, E.J., 1975. Interactions among the predatory rotifers *Asplanchna* and two prey, *Paramecium* and *Euglena*. *Ecology* 56: 346-358.
- Nandini, S., R. Pérez-Chávez & S.S.S. Sarma, 2003. The effect of prey morphology on the feeding behaviour and population growth of the predatory rotifer *Asplanchna sieboldi*: A case study using five species of *Brachionus* (Rotifera). *Freshwater Biology* 48: 2131-2140.

- Nandini, S., P. Ramírez-García & S. S. S. Sarma, 2005. Seasonal variations in the species diversity of planktonic rotifers in Lake Xochimilco, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 20: 287-294.
- S. Nandini, S., S.S.S. Sarma, Rómulo Javier Amador-López & Sandra Bolaños-Muñoz, 2007. Population growth and body size in five rotifer species in response to variable food concentration. *Journal of Freshwater Ecology* 22: 1-10.
- Pourriot, R., 1974. Predator-prey relationships in rotifers: Effect of the predator (*Asplanchna brightwelli*) on the morphology of the prey (*Brachionus bidentata*). *Ann. Hydrobiol.* 5: 43-55.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Plankton rotifers. Biology and taxonomy. *Die Binnengewässer* (supplement) 26: 1-146.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestions of biomass calculation of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie Beihaft* 8: 71-76.
- Sanoamuang, L.-O. 1993. The effect of temperature on morphology, life history and growth rate of *Filinia terminalis* (Plate) and *Filinia cf. pejleri* Hutchinson in culture. *Freshwater biology* 30: 257-267.
- Sarma, S.S.S., 1989. Effect of *Chlorella* density and temperature on somatic growth and age at maturity of the rotifer *Brachionus patulus* (Müller) (Rotifera). *Current Science* 58: 788-791.
- Sarma, S.S.S. & T.R. Rao, 1987. Effect of food level on body size and egg size in a growing population of the rotifer *Brachionus patulus* Muller. *Archiv für Hydrobiologie* 111: 245-253.
- Sarma, S.S.S. & M. Elías-Gutiérrez, 1999. A survey on the rotifer (Rotifera) fauna of the Yucatán Peninsula (Mexico). *Revista de Biología Tropical* 47 (Supl. 1):187-196.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 2000. *Biometry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Stearns, S., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.
- Stemberger, R. S. & J.J. Gilbert, 1984. Defenses of planktonic rotifers against predators. In Kerfoot, W.C. & A. Sih (eds). *Predation: Direct and indirect Impacts on aquatic communities*, Princeton University Press, USA: 227-239.
- Stemberger, R.S., 1990. Food limitation, spination and reproduction in *Brachionus calyciflorus*. *Limnology and Oceanography* 85: 33-44.

- Walz, N., S.S.S. Sarma & U. Benker, 1995. Egg size in relation to body size in rotifers: An indication of reproductive strategy? *Hydrobiologia* 313/314: 165-170.
- Weber, C. I., 1993 *Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms*. 4th ed. United States Environmental Protection Agency, Cincinnati, Ohio, EPA/600/4-90/027F.

Figure captions

- Fig. 1. Morphological variables of *B. havanaensis* at different temperature, food concentration and predator presence. Shown are the values mean \pm standard error based on three replicates. Bars with similar alphabets are not statistically significant ($p > 0.05$, Tukey's test).
- Fig. 2. Relation between lorica length vs width and lorica length vs posterior spine length in *B. havanaensis* in the presence and absence of the predator *A. girodi*. Regression lines were drawn using the equation shown.
- Fig 3. Egg volume of *B. havanaensis* at different levels of temperature, food concentration and predator's (*A. girodi*) presence. Shown are the values mean \pm standard error based on three replicates. Other details as in Fig. 1. Letters point out statistical differences between treatments ($p < 0.05$) from Tukey test.

Tabla 1. Results of three-way Analysis of variance (ANOVA) performed for the morphological variables of *Brachionus havanaensis* at different temperatures, food concentration levels and predator presence. *** = $p < 0.001$, * = $p < 0.05$, ns = non-significant.

<i>Variable</i>	<i>DF</i>	<i>MS</i>	<i>DF</i>	<i>MS</i>	
Lorica length	Effect	Effect	Error	Error	F-ratio
Predator's presence (A)	1	306178.4	36	1416.4	216.2***
Temperature (B)	2	6675.9	36	1416.4	4.7*
Food level (C)	2	282.7	36	1416.4	0.2 ^{ns}
Interaction of A x B	2	7669.8	36	1416.4	5.4**
Interaction of A x C	2	14513.9	36	1416.4	10.2***
Interaction of B x C	4	642.0	36	1416.4	0.4 ^{ns}
Interaction of A x B x C	4	1638.8	36	1416.4	1.1 ^{ns}
Spine length					
Predator's presence (A)	1	1747404.1	36	5666.2	308.4***
Temperature (B)	2	132748.5	36	5666.2	23.4***
Food level (C)	2	70438.2	36	5666.2	12.4***
Interaction of A x B	2	16731.6	36	5666.2	2.9 ^{ns}
Interaction of A x C	2	65431.7	36	5666.2	11.5***
Interaction of B x C	4	9031.2	36	5666.2	1.6 ^{ns}
Interaction of A x B x C	4	7414.3	36	5666.2	1.3 ^{ns}
Body volume					
Predator's presence (A)	1	163280X10 ⁶	36	829X10 ⁶	196.7***
Temperature (B)	2	266458X10 ⁴	36	829X10 ⁶	3.2 ^{ns}
Food level (C)	2	102956X10 ⁴	36	829X10 ⁶	1.2 ^{ns}
Interaction of A x B	2	489134X10 ⁴	36	829X10 ⁶	5.9**
Interaction of A x C	2	634115X10 ⁴	36	829X10 ⁶	7.6**
Interaction of B x C	4	137276X10 ³	36	829X10 ⁶	0.2 ^{ns}
Interaction of A x B x C	4	133333X10 ⁴	36	829X10 ⁶	1.6 ^{ns}
Egg volume					
Predator's presence (A)	1	100688X10 ⁵	36	754X10 ⁵	133.4***
Temperature (B)	2	650136X10 ³	36	754X10 ⁵	8.6***
Food level (C)	2	246293X10 ³	36	754X10 ⁵	3.2*
Interaction of A x B	2	574790X10 ³	36	754X10 ⁵	7.6**
Interaction of A x C	2	472666X10 ³	36	754X10 ⁵	6.2**
Interaction of B x C	4	421791X10 ²	36	754X10 ⁵	0.5 ^{ns}
Interaction of A x B x C	4	137589X10 ³	36	754X10 ⁵	0.1 ^{ns}

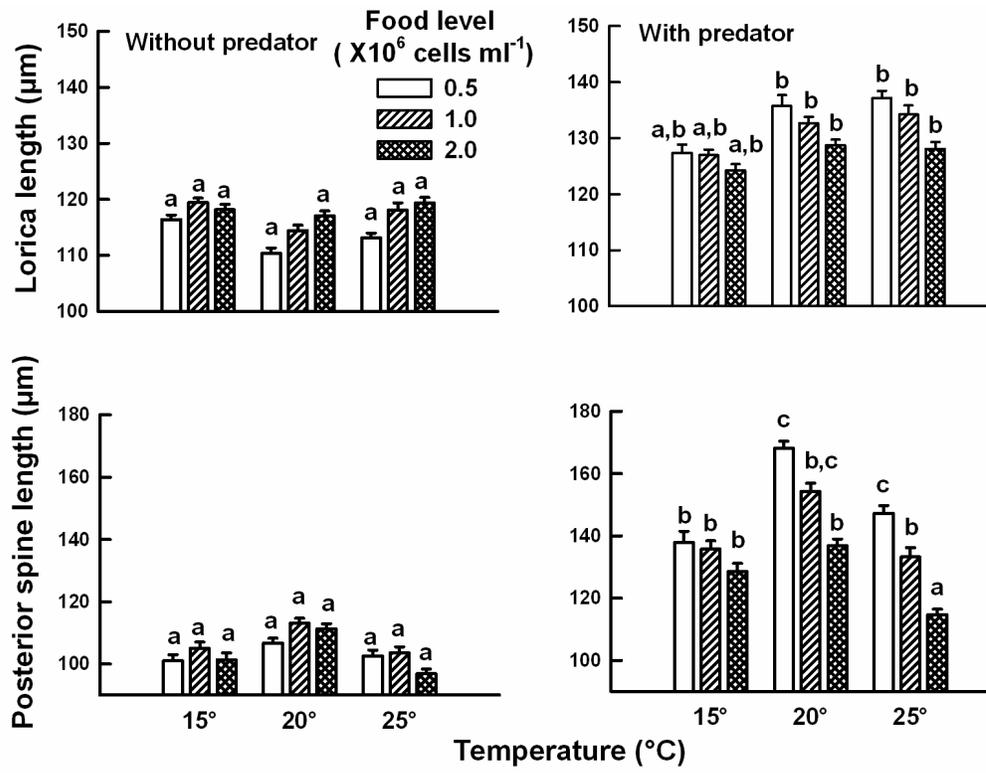


Fig.1.

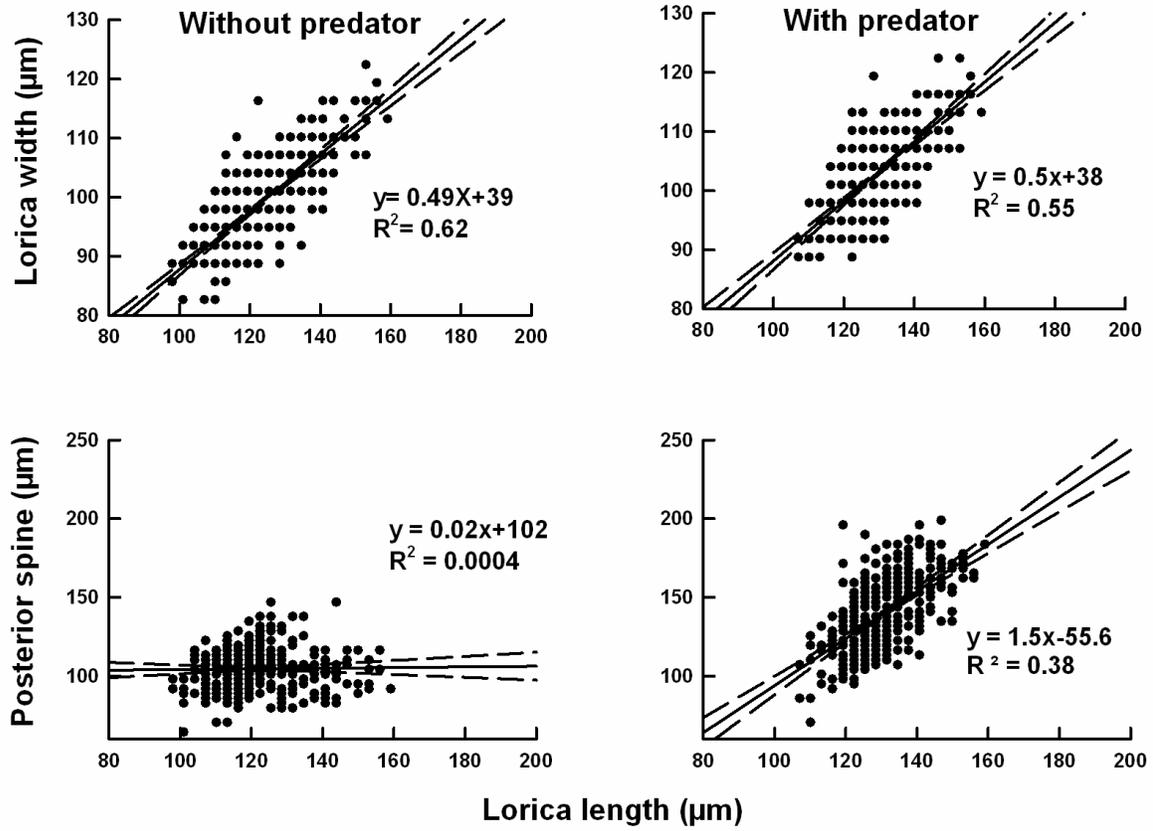


Fig. 2.

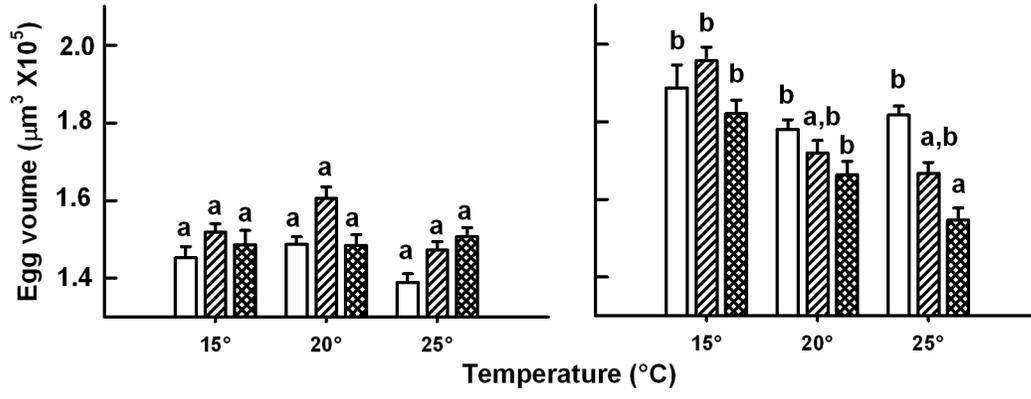


Fig. 3