



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Índice

Agradecimientos	3
Resumen	4
Introducción	5
Antecedentes	22
Justificación	26
Objetivos	27
Diseño experimental	28
Materiales y métodos	31
Resultados	37
Discusión	60
Conclusiones	70
Bibliografía	72
Anexo	
Método de “Jack-knife”	80

Agradecimientos

Deseo expresar mi enorme agradecimiento a la Dra. Nandini Sarma, directora del presente trabajo, por su invaluable guía académica, ayuda generosa e infinita paciencia durante el dilatado proceso de investigación y escritura de esta tesis.

De igual forma mi gratitud para el Dr. S. S. S. Sarma, jefe del Laboratorio de Zoología Acuática de la FES Iztacala, por su inestimable apoyo al permitirme trabajar en su laboratorio haciendo uso de todos los recursos disponibles, pero en especial por su desinteresada ayuda en la producción de los documentos académicos generados a partir de ésta investigación.

Mi reconocimiento para el M. en C. Mario Alfredo Fernández Araiza, entrañable colega y profesor asociado “C” de la FES Iztacala, por su colaboración en el análisis estadístico y la presentación de la parte demográfica de esta tesis.

La ayuda de algunas personas resultó altamente valiosa para la culminación del proyecto. Por lo que deseo mencionar a Cesar, estudiante de maestría bajo la dirección de la Dra. Nandini Sarma, por su colaboración en la elaboración de las gráficas que acompañan esta tesis, a Carlos Urban Estrella, encargado del departamento de informática del plantel Belisario Domínguez, del IEMSDF, por sus múltiples, consejos y asesorías en la parte informática. Una mención especial para la M. en C. Lucía Pavón Meza, con quien coincidí durante la parte experimental de este trabajo y cuya amable ayuda, evitó en más de una ocasión que mis cepas experimentales se perdiesen irremediablemente.

A los revisores del manuscrito agradezco profundamente sus valiosos comentarios e indicaciones.

Finalmente mi profundo agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México (*alma mater*) y en particular a la FES Iztacala por haberme cobijado una vez más para la culminación de este proyecto.

Ricardo Gerardo Pérez Chávez

Resumen

Con la finalidad de valorar el comportamiento predatorio de *Asplanchna sieboldii*, (Leidy, 1854) se cuantificaron diversos componentes del proceso que incluyeron; voracidad, respuestas funcionales, preferencias alimenticias, respuestas numéricas, tasas de crecimiento poblacional y los índices de fecundidad, proporcionando como presas, cinco especies no evasivas de braquiópidos; *Brachionus calyciflorus*, *B. havanaensis*, *B. rubens*, *Plationus macracanthus* y *P. patulus*.

A cada especie de presa se le realizaron mediciones corporales y de la longitud de las espinas defensivas.

De manera general, a mayor longitud de las espinas, la eficiencia depredadora del aspláncnido es menor. Por el contrario, cuando las espinas no representan un disuasivo determinante, a mayor volumen corporal de una presa, mejores posibilidades de proliferar para *A. sieboldii*.

Los individuos experimentales fueron obtenidos y aislados de cuerpos de agua mexicanos. Los experimentos se realizaron en contenedores de plástico y las observaciones se hicieron con un microscopio estereoscópico binocular en el laboratorio de zoología acuática de la FES Iztacala UNAM.

Las respuestas funcionales comenzaron a producirse con las densidades poblacionales más elevadas de las presas de. No se detectó preferencia por alguna de las presas y las mayores tasas de crecimiento de crecimiento poblacional se produjeron con las presas con menor longitud espinosa.

La mortalidad de las poblaciones del depredador aumenta a partir de la segunda parte del ciclo vital y la fecundidad media alcanza su máximo potencial con el inicio del segundo tercio del periodo vital de los depredadores.

Las esperanzas de vida, las longevidades medias y los tiempos generacionales, permiten inferir el impacto negativo de las longitudes de las espinas.

Introducción

El alimento es uno de los recursos críticos para muchos organismos, de ahí que se considere que la depredación es una de las mayores fuerzas que operan sobre las dinámicas poblacionales y la estructura de las comunidades (Lampert & Sommer, 2007).

Durante su actividad, los depredadores pueden controlar el tamaño de las poblaciones de sus presas, llevarlas a la extinción o alterar sus abundancias relativas y absolutas, aunque también tienen potencial para ejercer efectos indirectos ya sea en su morfología, fisiología, bioquímica, comportamiento o su historia de vida (Sih, 1987).

La importancia de la depredación como fuerza que moldea una comunidad se debe a cuatro aspectos; a) los depredadores tienen un papel preponderante en el flujo de energía a través de la comunidad, b) los depredadores son reguladores de las poblaciones de sus presas, c) la depredación altera la aptitud de las poblaciones de presas, conservándolas sanas y vigorosas y, finalmente, d) los depredadores actúan como agentes de selección, manteniendo la aptitud de sus presas, entendiendo a la aptitud como la capacidad para sobrevivir y dejar descendencia viable (Cain 2008).

Al ser la depredación el aspecto central del flujo de energía de la comunidad e independientemente de que existan múltiples estrategias para realizarla (Krebs, 2009) se distinguen dos formas distintas en la manera en que los

depredadores responden a los cambios de las densidades de las presas, las respuestas; numéricas y funcionales.

La respuesta numérica de una población de depredadores se manifiesta como un aumento en su abundancia y es la reacción que se produce cuando aumenta del número de individuos de la población de su presa (Krebs, 2009).

Al existir un suplemento energético que pueda ser encausado a la reproducción, consecuencia del excedente de comida y de que resulta menos oneroso obtenerla, la población de rapaces tendrá un superávit de neonatos, con lo que se producirá un aumento proporcional de su población (Krebs, 2009).

El otro tipo de efecto que puede producirse durante la depredación fue descrita en 1959 por Holling, (op. cit Krebs, 2009) y la denominó; “respuesta funcional”. Se presenta cuando las respectivas abundancias del sistema depredador/presa son óptimas y los procesos de caza no tienen mayores limitantes que los inherentes a los propios individuos, es decir; si la abundancia es suficiente para ofrecer disponibilidad para todos los consumidores de la población, el tiempo de búsqueda es constante, los depredadores son eficientes y no existen factores de interferencia entre ellos; la tasa de consumo se incrementará progresivamente hasta alcanzar un máximo y entonces, a partir de este, se mantendrá constante.

La respuesta funcional se produce como consecuencia de que cada depredador requiere buscar, localizar, cazar y devorar a su presa y cada una de

estas actividades concurrirán para hacer que el tiempo empleado en cada individuo sea similar en cada evento de cacería (Van Donk et al., 1999).

Esta clase de respuesta además estaría relacionada con la saciedad y con el hecho de que una vez sobrepasado el umbral energético, es posible que el predador emplee su tiempo en otras actividades, algunas especialmente importantes, como la reproducción; por lo que los depredadores no dedicarán más esfuerzo en la consecución de presas (Van Donk et al., 1999).

Uno de los puntos cruciales establecidos al describir el proceso mencionado, es que una vez alcanzado el valor de saturación, sin importar la disponibilidad, el número de capturas se mantiene estable y los datos del número de presas aprehendidas a través del tiempo, corresponden con una curva de tipo exponencial (Krebs, 2009).

En términos biológicos, la asíntota en una curva que describe la depredación, significa que los depredadores han alcanzado su eficiencia máxima, tanto a nivel etológico, como a nivel funcional, mientras que la pendiente de dicha curva define lo que se conoce como afinidad, que para efectos de la depredación, representaría la habilidad del predador para usar el recurso (Krebs, 2009).

La curva de saturación representativa de muchos casos de depredación por invertebrados y parasitoides, cuyos lapsos de manipulación de presas son poco variables, pero de corta duración se conoce como “respuesta funcional tipo II” (Krebs, 2009). Se asume que los rotíferos depredadores operan con este tipo de respuesta, cuando se alimentan de otros rotíferos (Van Donk et al., 1999).

Existen también respuestas funcionales de tipo III y de tipo I. La primera es frecuente encontrarla entre vertebrados con capacidad de aprendizaje y la otra corresponde a depredadores cuyo tiempo de manipulación es prácticamente inexistente (Krebs, 2009; Van Donk et al., 1999).

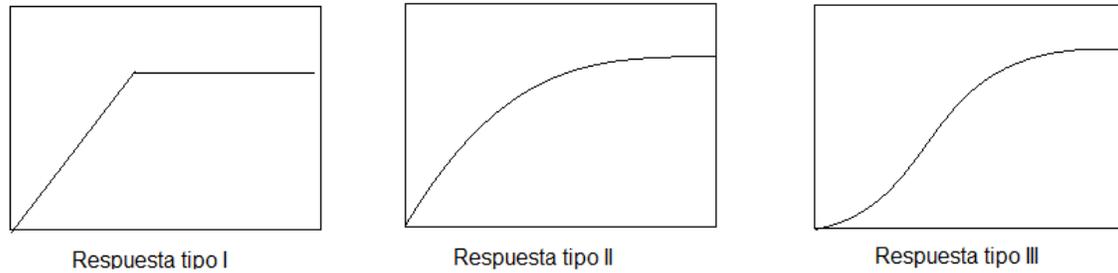


Figura 1. Formas de respuesta funcional.

La respuesta funcional tipo II fue corroborada como la más común de las tres (Krebs, 2009). En este tipo de respuesta el tiempo de manipulación de la presa está determinado por los siguientes procesos: a) tiempo de persecución, captura y manipulación, b) lapso para devorar a la presa, c) periodo de limpieza y digestión, d) interés del rapaz por obtener su presa (prioridad en su panoplia de actividades esenciales), relacionado con su edad y su habilidad, el tamaño y rentabilidad de la presa y su palatabilidad (Pastor, 2008).

Una vez coincidentes en tiempo y espacio, el depredador debe detectar a su presa, el radio de percepción es la distancia o el espacio en el que logra ubicarla, lo cual depende de las capacidades sensitivas y el ambiente en que ambos se encuentran (Lampert & Sommer, 2007).

Tras la detección, la presa debe ser capturada, sometida e ingerida. En cada una de estas etapas existe la posibilidad de que se produzca el escape (Lampert & Sommer, 2007).

El comportamiento alimenticio de un depredador es, en esencia, una función de las relaciones o tasas que se producen entre el número de ataques, capturas e ingestiones que siguen a los encuentros con las presas. El éxito de la captura, es decir, la ingestión, depende de variables como el tamaño y las defensas corporales, así como, la velocidad y los patrones de desplazamiento de la presa y la propia saciedad del depredador (Iyer, 1989).

De manera simple la coreografía entre presas y depredadores puede presentarse de manera resumida en el siguiente esquema.

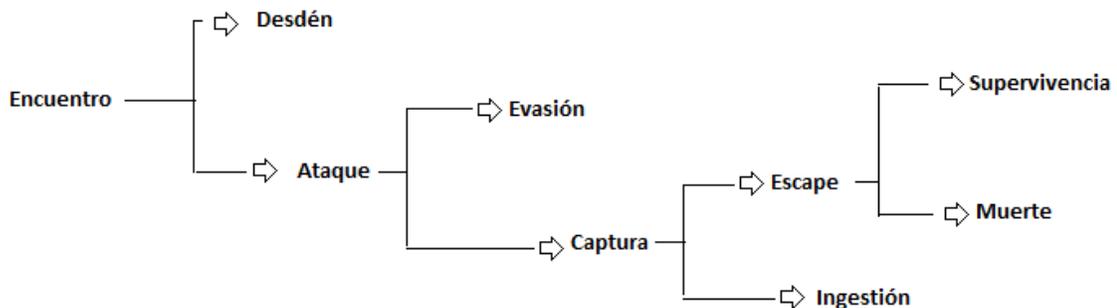


Figura 2. Eventualidades entre un depredador y su presa. En este caso, encuentro implica detección y reconocimiento (modificado de Williamson & Gilbert, 1980).

En la perspectiva ecológica del corto plazo, hay un interés práctico en las estrategias inmediatas de evasión o escape, que aun siendo constreñidas por las historias evolutivas de cada especie, representan las respuestas para reducir las

presiones inmediatas de la depredación y en lugar de hablar de adaptaciones, en un contexto evolutivo, se trata dilucidar las adaptaciones, con significado en un estricto escenario ecológico (Sih, 1987).

El efugio puede presentarse de diversas formas, pero su finalidad es evitar la detección o el reconocimiento de la presa por parte del depredador, el contacto o en última instancia huir tras la captura (Lampert & Sommer, 2007).

Las presas potenciales pueden evadir a sus depredadores eludiendo el campo sensorial, por ocultamiento físico o camuflaje (apariencias crípticas) o mediante un comportamiento esquivo, al restringir los lapsos de uso del hábitat óptimo o su permanencia en él, incluso trasladándose a alguno que sea poco acogedor, a costa del propio estrés fisiológico, pero que posiblemente lo sea y ocurra también para el depredador (Sih, 1987).

Un caso interesante de efugio es el que se produce con los organismos acuáticos que tienen cuerpos translúcidos, para evitar ser detectados visualmente, pero que quedan poco protegidas del efecto pernicioso de las radiaciones ultravioleta (Stemberger & Gilbert, 1987).

También son de especial interés las respuestas de mediano plazo para evitar los ataques, que pueden incluir la producción de morfotipos “exuberantes”, con defensas, por lo común físicas, pero sin descartar las químicas o las conductuales, que no se encuentran de manera normal, en los llamados individuos “salvajes” o “básicos”, y que representan la respuesta a la presencia de un depredador específico (Gilbert, 1980a).

El escape es la estrategia que emplea la presa una vez detectada. Su finalidad es evitar el ataque, la captura o ser comida. Por lo común está asociada a diferentes procesos, sin embargo en este caso resultan relevantes estrategias asociadas a tener formas de manejo difícil; como ocurre con la corpulencia y la presencia de espinas o cubiertas gruesas y resistentes a los ataques (Krebs, 2009).

En el zooplancton dulceacuícola existen diferentes niveles tróficos. Además del fitoplancton, entre los consumidores primarios se encuentran rotíferos, copépodos y cladóceros, todos filtradores con capacidad para nadar (Margalef, 1981). Como consumidores secundarios existen diversas formas larvarias de peces, invertebrados, además de aquellos especialistas en el consumo de rotíferos herbívoros, como copépodos y otros rotíferos, estos últimos insaciables carnívoros (Wetzel, 2001).

Como se mencionó antes, muchos de los habitantes heterótrofos del plancton, tienen cuerpos translucidos, lo que probablemente les brinde protección contra depredadores visuales, como peces, aunque al vivir en medios turbulentos y con poca transparencia, los hace vulnerables a los depredadores cuya forma de detección de presas se produce a través de receptores químicos y de contacto (Kerfoot et al., 1980).

En los lagos de agua dulce los rotíferos tienen especial importancia ya que representan el puente más importante entre microplancton y macroplancton. La cantidad de materia que trasiegan entre diferentes niveles tróficos tiene un fuerte

impacto en la biocenosis, gracias a sus altas tasas reproductivas (Kerfoot et al., 1980).

Los rotíferos limnícolas pueden acaparar el 50%, a veces más, de la producción de la comunidad y, a su vez, su propia productividad, puede ser aprovechada y transferida por copépodos y rotíferos carnívoros, hacia crustáceos, larvas de insectos, como *Chaorobus*, y muchas especies de peces o sus larvas (Wetzel, 2001).

Los rotíferos filtradores son capaces de procesar, por día, una cantidad de agua que equivale más de 1000 veces su propio volumen corporal y su porcentaje de eficiencia alimenticia, es decir la cantidad de biomasa alimenticia que transforman en tejidos propios, supera al 20%; uno de los más altos para cualquier consumidor, pudiendo llegar al 80% (Nogrady et al., 1993).

Los rotíferos representan un nodo crucial en las transferencias de materia y energía de las comunidades zooplanctónicas, especialmente en lagos oligotróficos y mesotróficos (Lampert & Sommer, 2010), pues aunque no son tan conspicuos como los cladóceros o los copépodos y tampoco su contribución en biomasa es la más importante, sí pueden llegar a ser responsables del 25% al 30% del consumo del nanoplancton y del microplancton; muy por encima del 1% que consumen los mencionados microcrustáceos; sus tasas de recambio son mayores que para otros consumidores (Nogrady et al., 1993).

Los rotíferos pertenecientes a la familia Brachionidae grupo al cual pertenecen los géneros *Asplanchna*, *Brachionus* y *Plationus*, se ajustan a las descripciones generales para los monogonontidos ploimidos (Koste, 1978).



Brachionus calyciflorus



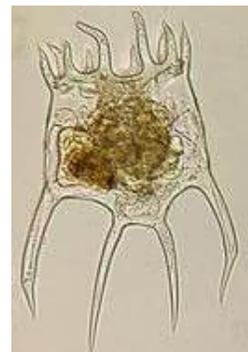
Brachionus rubens



Brachionus havanaensis



Plationus patulus



Plationus macracanthus

Figura 3. Especies de braquiiónidos usados como presas durante la investigación. Las imágenes son sólo ilustrativas y no existe correspondencia con los tamaños reales de los organismos (Tomado de Nandini et al., 2009).

Sus cuerpos están ligeramente aplanados en sentido dorso-ventral. Las placas dorsal y ventral de la lorica están completamente fusionadas en la región lateral. En el borde dorsal de la cubierta anterior sobresalen de cuatro a seis espinas y el canto posterior carece de ellas. El pie es retráctil, pero no es segmentado, aunque puede tener una cutícula anillada. El mástax es del tipo martillo y funciona como una muela que aplica su fuerza de forma horizontal o perpendicular al eje cefalocaudal, para moler algas o detritus de los que se alimentan (Barnes *et al.*, 2001).

Son individuos planctónicos, que por lo común habitan en aguas duras, con elevadas densidades de población. El género incluye aproximadamente 20 especies (Koste, 1978).

El género *Asplanchna* es un grupo al que se le ha dedicado bastante atención, debido a una excepcional conjunción de características, ecológicas, fisiológicas, reproductoras y etológicas, que les permiten producir, de forma simultánea, respuesta funcional y numérica, contrariamente a lo que ocurre con otros depredadores que, por lo común, sólo producen una de las dos (Iyer, 1989, Murdoch & Bence, 1980). Esta ambivalencia de tales rotíferos depredadores, contribuye a proporcionar estabilidad a los tamaños de población de sus presas y, a la larga, influyen en la diversidad y la organización de su comunidad (Gilbert, 1980a).

Sin embargo, aunque los rotíferos carnívoros pueden llegar a controlar las poblaciones de otros rotíferos en algunos lagos, de manera general, son los

copépodos los depredadores más influyentes en la dinámica de la comunidad limnética (Stemberger & Gilbert, 1987).

Puesto que los aspláncnidos no son depredadores visuales, ni tienen la capacidad para detectar turbulencias producidas por sus posibles presas, son incapaces de ubicarlas a distancia; entonces, para poder atacar, dependen de contactos fortuitos (Iyer & Rao, 1996). Sólo hasta que algo toca la corona, es que uno de estos organismos tiene la opción de, iniciar un ataque o desdeñar un encuentro (Gilbert, 1980a).

Los aspláncnidos son considerados consumidores omnívoros ya que ingieren casi cualquier clase de presa; ciliados, rotíferos, cladóceros y copépodos e, incluso se han reportado casos en que se alimenta como filtrador ficófago, aunque una alimentación exclusiva a base de *Euglena* no fue suficiente para que proliferaran (Williamson 1983).

Su cacería es un proceso exitoso gracias a que su “trophy” es del tipo “incudate”, cuya función básica es la de sujetar y hacer tracción; puede eyectarse desde la cavidad bucal con rapidez y distenderse casi 180°, por lo que es eficiente para atrapar a sus presas, pero no para llevar a cabo algún tipo de procesamiento, motivo por el cual debe tragarlas enteras y digerirlas, principalmente, por medios bioquímicos en la cavidad del saco entérico ciego (de Paggi, 2002).

Asplanchna sieboldii (Leydig, 1984) es una especie representada principalmente por hembras solitarias de nado libre, cuya corona ciliada es

discreta. Su cuerpo es traslúcido en forma de saco, cuyas dimensiones varían entre 400 μm y 2000 μm (Wallace et al., 1989).

El proceso reproductivo más frecuente corresponde a la partenogénesis de hembras ovovivíparas diploides, pero existen algunas variantes, que incluyen hembras haploides y una forma de sexualidad, pero los machos son raros, poco conspicuos y efímeros (Iyer, 1989).

Las hembras de *A. sieboldii* (figura 6), presentan tres morfotipos; “*saccate*”, que es el tipo salvaje o básico, “*campanulate*” y “*cruciform*” (Iyer, 1989).

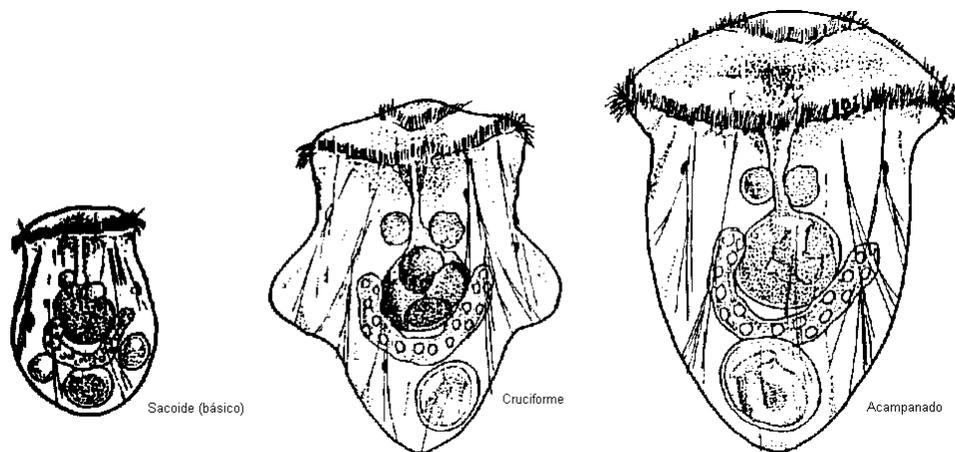


Figura 6. Morfotipos de *Asplanchna sieboldii* (tomado de Iyer, 1989).

Esta especie se desarrolla en múltiples sistemas acuáticos y puede subsistir sin problemas en ambientes casi anóxicos, incluidos los del hipolimnion, que se consideran subóptimos para otros rotíferos; tanto en el verano, como el invierno, asumiéndose que las turbulencias generadas por la corona, aportan un suplemento suficiente de O_2 (Iyer, 1989).

En general son depredadores voraces, incapaces de regular su consumo, son poco selectivos e ingieren casi cualquier tipo de presa a condición de que su rango de longitud se encuentre entre 50 μm y 400 μm , aunque se reporta que piezas de hasta 15 μm pueden desencadenar la conducta cinegética (Arndt,1993).

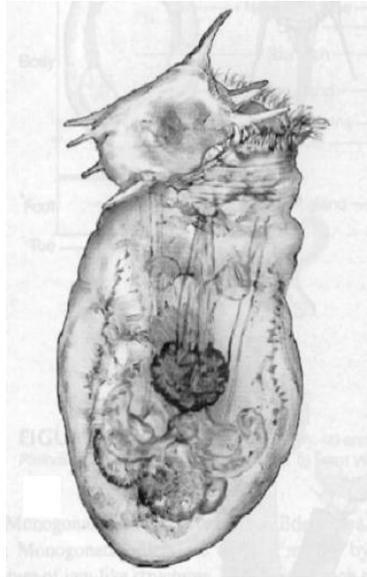


Figura 7. *Asplanchna sieboldii* en el proceso de capturar un braquiónimo (tomado de Wetzel 2001).

Cuando una posible presa entra en contacto con la corona de *A. sieboldii* y el ataque se desencadena, la boca se abre, atrae a la víctima, la musculatura del mastax se contrae, el trophy es eyectado, sujeta al individuo para jalarlo hacia el esófago y de ahí al estómago (Iyer & Rao, 1996).

En cada una de estas etapas el proceso puede abortar. En principio, la presa debe tener el tamaño y quizá el sabor adecuado; nada más grande que la corona producirá un intento de ingestión, finalmente, tanto en el paso a través de

la faringe, el esófago y al llegar al estómago, el bocado debe ser procesable y tener la posición correcta para ser englutido (Gilbert, 1980a).



Figura 8. Trophy de *A. sieboldii* (tomado de Walsh 2015).

En general, para defenderse de *A. sieboldii*, a sus potenciales presas les basta desplazamientos bruscos y rápidos, tamaños corporales que excedan a los de su capacidad de atezar y las espinas; mientras mayores longitudes tengan; mejor (Nandini & Sarma, 1999).

De forma natural, es posible encontrar especies en las que las espinas defensivas de las potenciales presas de los aspláncnidos son constitutivas y otras en las que se producen de manera facultativa, como respuesta a la presencia de “kairomonas”, producidas por los aspláncnidos (Gilbert, 1980a; Gilbert, 1980b).

Algunas presas de los aspláncnidos que responden a las kairomonas son *Brachionus calyciflorus* (Gilbert, 1999) y *Platonus patulus* (Sarma, 1987).

Otras potenciales presas de los aspláncnidos son especies que producen espinas de manera constitutiva, como en *B. havanaensis* y en *P. macracanthus*, (Stemberger & Gilbert, 1987).

La duración del ciclo vital en *A. sieboldii* es un aspecto nodal en la comprensión de sus características como depredador, pues sus lapsos vitales son más cortos que los de sus presas preferentes, los rotíferos herbívoros. Ello implica que cuando la densidad de los carnívoros alcanza el máximo, la de su presa, aún continúa aumentando y, para cuando la población de herbívoros entra en la fase de decaimiento, la de los carnívoros ha dejado de ejercer presión significativa sobre el número de individuos de los cuales se alimenta. Lo que disminuye la posibilidad de exterminar a sus presas (Sarma et al., 2002).

Estos depredadores, al depender, de encuentros aleatorios, consumirán con mayor frecuencia las presas que encuentran más a menudo, por lo que en términos probabilísticos, eso implica atacar a la especie cuya densidad es más abundante y en términos ecológicos, indican que son poco selectivas, aspectos que han sido dejados de lado por la mayoría de los estudios que se enfocan en los procesos de depredación que ocurren entre los invertebrados acuáticos (O'Brien, 1987), pero que son esenciales para explicar las posibilidades que los aspláncnidos tienen para regular a las poblaciones de sus presas (Gilbert, 1999).

En cualquier población los cambios numéricos que ocurren a través del tiempo, dependen de los individuos que se agregan o se pierden en cada momento. Para ambos parámetros, es deseable discriminar las fuentes específicas que los producen y dilucidar las formas en que tales variables actúan (Krebs, 2009).

El instrumento analítico básico para analizar los cambios poblacionales es la construcción de las “tablas de vida”, que representan una manera de plasmar de manera sinóptica y sintética, las características numéricas de la mortalidad y la natalidad específica por edades (Sarma, 1996), lo que a su vez permite calcular parámetros relacionados con la población en estudio (Krebs, 2009).

En el caso de las gráficas de supervivencia, los incrementos bruscos en la pendiente (negativa) de la curva, ayudan a detectar las fuentes de mortalidad, no aleatorias, que operan durante el desarrollo vital de los individuos y que cambian según envejecen los organismos y por tanto su susceptibilidad a cada fuente de mortalidad (Krebs, 2009).

Cuando se comparan diferentes morfologías defensivas de las presas, las tasas de supervivencia pueden modificarse drásticamente, pues una presa altamente evasiva o difícil de procesar, no permitirá que los individuos de una cohorte de depredadores tenga una elevada esperanza de vida al nacer y por lo tanto, la fracción de la población que sobrevivirá en cada momento será exigua desde el principio del lapso vital (Krebs, 2009).

Cada tipo de presa, acorde con el tipo de efugio que desarrolle, tendrá al menos un efecto significativo en los parámetros poblacionales de un depredador; como la longevidad media, pues mientras mejores sean las defensas contra la depredación, las penurias del cazador para obtener su alimento terminarán por afectarlo, disminuyendo su aptitud biológica (Lampert & Sommer, 2007).

Antecedentes

El estudio formal de las relaciones entre presas y depredadores fue propuesto independientemente por Lotka (1925) y Volterra (1926), aunque sus respectivas ecuaciones descriptivas son en esencia idénticas. El meollo de los modelos propone que se producen oscilaciones periódicas de las respectivas poblaciones de presas y sus predadores, como resultado directo de sus interacciones (Pianka, 1982).

La descripción de la depredación, los depredadores y las estrategias que las presas usan para evitar servir como alimento dentro de la comunidad zooplanctónica, han sido ampliamente tratados. Por ejemplo, estudios como los de Dodson (1970) y Zaret (1972), han descrito a los depredadores vertebrados; Fedorenko (1975), Brandl & Fernando (1975) y Gophen (1977), a su vez, han tratado a los depredadores invertebrados, especialmente copépodos, otros, como Beauchamp (1952), Gilbert (1967) y Halbach (1969), por citar sólo algunos, se enfocaron en los rotíferos depredadores, como *A. sieboldii*.

Las preferencias alimenticias de los aspláncnidos han sido determinadas en estudios de campo, en los cuales, los análisis de contenido estomacal fueron parte integral. En general, son organismos del tipo omnívoro (Gilbert, 1980a), su dieta abarca ciliados (Arndt, 1993), cladóceros (Guiset, 1997), copépodos (Williamson, 1983) y pequeños rotíferos ficófagos (Ejsmont-Karabian, 1974), aunque también presentan canibalismo en diversos grados (Gilbert, 1976), además, se han detectado algunos tipos de algas en sus sacos estomacales, pero es poco

probable que puedan subsistir exclusivamente a base de una dieta vegetariana (Salt et al., 1978; Gilbert, 1980a).

Los enfoques de dinámica poblacional, comparan las abundancias relativas de las presas en el ambiente, con las proporciones encontradas en los tractos digestivos de los aspláncnidos (Iyer, 1989). Pero en este tipo de estudios es difícil cuantificar algunos parámetros importantes, como los cambios en las tasas de crecimiento de los depredadores, cuando cambian las densidades una población de presas (Sarma, et al., 1998).

Gilbert (1980a) desarrolló métodos de observación directa, en los cuales clasificó y cuantificó, detalladamente, el conjunto de comportamientos que se producen a partir del encuentro entre *A. sieboldii* y sus presas.

Aspectos más detallados, también han sido tratados; selectividad y vulnerabilidad de las presas (Stemberger & Gilbert, 1987); comparación de las respuestas alimenticias en el campo y el laboratorio (Sarma, 1993), efecto de la disponibilidad del alimento sobre las respuestas funcional y numérica (Dumont et al., 1995); respuestas funcional y numérica ante diferentes vulnerabilidades en las presas (Iyer & Rao, 1996); crecimiento poblacional ante diversas fuentes alimenticias para la presa (Sarma et al., 1998); preferencias alimenticias (Sarma et al., 1998); comportamiento rapaz en diferentes niveles de ayuno (Nandini & Sarma, 1996) y crecimiento poblacional ante diferentes calidades de presas (Sarma et al., 2002).

El efecto de los aspláncnidos en sus comunidades ha sido estudiado en trabajos como los de Stemberger & Gilbert (1987); Murdoch & Bence (1987) e Iyer & Rao (1996), revelando que en este grupo existen características que los distinguen de otros depredadores zooplanctónicos, una de ellas, gracias a la cual se les dedica considerable atención, es la de permitir que las densidades poblacionales de sus presas se mantengan estables por largos periodos, pues en estos depredadores, las respuestas numérica y funcional no son excluyentes. Posteriormente Conde-Porcuna & Sarma (1995), propusieron que el mantenimiento de estas simbiosis está influida por factores como la disponibilidad y tipo de alimento, pero especialmente, por las defensas desarrolladas por las presas contra los ataques del depredador.

Aunque las respuestas evasivas del zooplancton han sido reportadas *in extenso*, una buena revisión puede encontrarse en el trabajo Stemberger y Gilbert (1987).

El hecho de que una población de presas no se extinga ante las presiones ejercidas por sus depredadores, ha sido explicada por Kerfoot *et al.*, (1980), como una consecuencia de su plasticidad genética, que ha permitido, al menos a una fracción de la población, alcanzar respuestas adaptativas que les eviten servir de alimento a sus posibles depredadores, Sih (1978) llamó a tales cambios, los efectos indirectos de la depredación y utilizó el término; evolución del estilo de vida de la presa (evolution of prey life-style).

Nogrady et al. (1993), propusieron inicialmente que el polimorfismo posiblemente responda al efecto de ciertas sustancias, denominadas genéricamente “kairomonas”. Y a la fecha han sido detectadas, tanto en rotíferos y copépodos carnívoros, como en cladóceros.

Hallbach (1969) demostró que la producción o ausencia de respuesta polimórfica posiblemente esté determinada por la proximidad del depredador, ya que *P. patulus*; un rotífero perifitónico, que normalmente esta fuera del alcance de *Asplanchna sieboldii*, es sensible a sus kairomonas. Mientras que Gilbert (1980b) y posteriormente Sarma (1987), encontraron que dicha especie es sumamente susceptible a la depredación en experimentos en los cuales, su protección, formada por agrupaciones de algas, está ausente.

Estudios realizados por Williamson & Gilbert (1980) demostraron que géneros como *Polyarthra*, *Filinia* y *Hexarthra* han desarrollado estrategias evasivas, basadas en desplazamientos súbitos y veloces, fenómeno que no se produce cuando las presas pertenecen al grupo de los braquiónidos.

Justificación

Los rotíferos, al ser nodos clave en la regulación de los flujos energéticos y en las transferencias de energía de las redes tróficas de ecosistemas lacustres donde se les encuentra (Wetzel, 2001), merecen la realización de estudios exhaustivos que describan la participación de los aspláncnidos en general y de *A. sieboldii*, en lo particular, como uno de los depredadores más importantes en dichos ambientes Iyer & Rao (1996).

De acuerdo con Taylor (1980), las investigaciones sobre la depredación hacen énfasis en los aspectos iniciales y sus resultados. Por lo cual un trabajo que se enfoque en *A. sieboldii*, al evaluar los escasamente estudiados eventos intermedios del proceso predatorio, como las tasas de encuentro, ataque, captura y consumo, al igual que en la voracidad y las preferencias con que estos organismos se ceban sobre las presas, considerando su vulnerabilidad, adquieren un valor agregado.

El hecho de que las especies del plancton se desenvuelvan en ambientes turbulentos, posean dimensiones que con frecuencia bordean el tamaño microscópico y que sus cuerpos sean casi transparentes, aumentan el interés de su estudio en el laboratorio, con la finalidad de obtener sus parámetros poblacionales; uno de los objetivos de la presente investigación, puesto que esa es una tarea complicada en sus ambientes naturales (Murdoch & Bence, 1987; Stembreger & Gilbert, 1987).

Objetivos

Objetivo general

Valorar la eficiencia predatoria de *Asplanchna sieboldii*, ante cinco especies de braquiónidos; *Brachionus calyciflorus*, *B. havanensis*, *B. rubens*, *Plationus macracanthus* y *P. patulus*.

Objetivos particulares

- *Dimensiones*

Cuantificar las longitudes corporales y de las espinas de cada una de las especies proporcionadas como presas.

- *Voracidad – vulnerabilidad*

Valorar la voracidad de *A. sieboldii* ante las diversas vulnerabilidades de sus presas, comparando las tasas obtenidas al contabilizar los eventos del comportamiento alimenticio del depredador (encuentros, ataques, capturas e ingestas), al alimentarse por separado de cada una de las especies de braquiónidos.

- *Respuesta funcional*

Obtener los parámetros de las respuestas funcionales de los depredadores cuando se alimentan, por separado, de cada una de las especies de braquiónidos, a través de una ecuación del tipo Michaelis-Menten.

Determinar los tipos de curvas de saturación de las poblaciones de *A. sieboldii*.

- *Preferencia alimenticia*

Obtener los valores de preferencia alimenticia del depredador mediante el cálculo del índice “ α ” de Mainly, cuando las cinco especies de presas se presentan en conjunto, con igual número de individuos por especie de presa.

- *Respuesta numérica*

Comparar las tasas de crecimiento y el día de máximo crecimiento de la población de los depredadores, cuando son alimentados por separado de cada una de las cinco especies de presas.

- *Tablas de vida*

Obtener las curvas de supervivencia de las poblaciones del depredador cuando se alimentan por separado de cada una de los tipos de presas.

Comparar las fecundidades medias de las poblaciones de *A. sieboldii*, producidas cuando son alimentadas por cada una de las especies de presas.

Comparar los valores correspondientes a las tasas natalidad, neta y bruta, así como las esperanzas de vida, las longevidades medias y los tiempos generacionales de las poblaciones de depredadores.

Diseño experimental

La hipótesis nula asumida para cada uno de los experimentos, indica la inexistencia de diferencias significativas al comparar las respuestas poblacionales de *A. sieboldii*, ante cada una de sus presas.

Todos los procedimientos y tratamientos estadísticos fueron realizados siguiendo las propuestas de Krebs (1999).

Dimensiones

Se obtuvieron valores promedio de los datos morfométricos de cada una de las especies de braquiiónidos, para generar sendos porcentajes de la longitud de las espinas respecto al tamaño total del organismo.

Voracidad / vulnerabilidad

Para los eventos de ataque (A), encuentro (E), captura (C) e ingesta (I), se calcularon las tasas (A/E, C/A, I/C e I/E), para identificar las etapas críticas del proceso depredador y determinar la vulnerabilidad de las presas.

La determinación de diferencias significativas entre las voracidades de *A. sieboldii*, se realizó mediante análisis de varianza, comparando independientemente cada una de las etapas del comportamiento alimenticio con cada una de las especies de presas.

Para discriminar la fuente de variación entre cada uno de los eventos del proceso alimenticio y obtener las agrupaciones de los datos, se realizó un análisis de Tukey.

Preferencia

Mediante el análisis de α Mainly se determinó la existencia de preferencia o rechazo, hacia alguna de las especies de presas, que en este caso se presentaron de manera simultánea a cada uno de los depredadores, durante lapsos fijos para cada una de las concentraciones usadas.

Respuesta funcional

Los valores promedio de ingesta por lapsos fijos para cada especie de presa se usaron para determinar los parámetros de consumo, usando una variante de la ecuación de Michaelis Menten (Sarma *et al.*, 2003), para elaborar las curvas correspondientes y decidir si los patrones de saturación corresponden a los tipos I, II o III (Krebs, 2009).

Respuesta numérica

Mediante análisis de regresión simple se calcularon los parámetros de la ecuación de crecimiento de la población, durante cada una de las fases

de crecimiento exponencial (Sarma *et al.*, 2003) y se construyeron las curvas correspondientes a cada tipo de presa y concentración de la misma.

Se realizó un análisis de varianza de doble entrada para calcular las correlaciones entre las tasas de incremento y los días de máximo crecimiento de las poblaciones del depredador, ante cada una de las concentraciones de presas ofrecidas por separado.

Para determinar las asociaciones de las tasas de incremento ante diferentes concentraciones de cada una de las presas y entre especies de braquióñidos, se realizó un análisis de Tukey.

Tablas de vida

Las tablas de vida de *A. sieboldii* y los parámetros poblacionales fueron calculados usando el método de “Jack-knife” y se generaron las correspondientes curvas de supervivencia (Sarma *et al.*, 2003).

Los valores de fecundidad media obtenidos por separado con cada especie de braquióñido fueron comparados mediante análisis de varianza, para detectar diferencias significativas.

Se aplicó una prueba de Dunn, que permite realizar comparaciones pareadas múltiples, para discriminar los valores de fecundidad media asociados y no asociados entre sí (Sarma *et al.*, 2003).

Con los valores promedio generados en la tabla de vida se calcularon las tasas reproductivas, esperanzas de vida, longevidades medias y tiempos generacionales para las poblaciones de *A. sieboldii*, ante cada una de las poblaciones de presas que se le ofrecieron como alimento.

Materiales y métodos

Se usaron cepas de rotíferos; obtenidas de hembras partenogénicas, aisladas de cuerpos de agua mexicanos.

Para el mantenimiento rutinario de los cultivos, al igual que los experimentos que se realizaron en este trabajo, se usó agua moderadamente dura reconstituida, medio EPA (Anonymous, 1985).

Asplanchna sieboldii fue alimentado con rotíferos de la familia Brachionidae (10 a 20 individuos/mL), que se desarrollan como cultivos independientes y monoespecíficos, alimentados exclusivamente con algas verdes de la especie *Chlorella vulgaris* ($2 \cdot 10^6$ células/mL), mantenida en medio basal de Bold (Borowitzka & Borowitzka, 1988).

Los experimentos se realizaron en vasos de plástico (60 mL) o en contenedores de acrílico (10 mL), incoloros y translúcidos, mientras que las observaciones se hicieron con microscopio estereoscópico binocular (NIKON E600).

Se usaron individuos de *A. sieboldii* de menos de 48 horas de vida, salvo en la parte correspondiente a tablas de vida, en que se emplearon neonatos, con un máximo de 3 horas de vida.

En el único experimento en que se ofrecieron al depredador de forma conjunta y simultánea las cinco especies de braquiiónidos, fue el de preferencia

alimenticia. En el resto de los experimentos las poblaciones de presas se presentaron de manera uniespecífica a los depredadores.

Los ensayos de la evaluación de preferencia alimenticia y respuesta numérica incluyeron dos depredadores por repetición. El resto de la pruebas se llevaron a cabo con un único ejemplar por réplica.

Dimensiones corporales

Las mediciones para determinar longitudes corporales y de las espinas se realizaron mediante un ocular micrométrico acoplado a un microscopio Nikon E600. Se consideraron al menos 8 individuos por especie de presa y se cuantificaron las dimensiones de longitud corporal total, longitud de las espinas y longitud corporal sin espinas.

Voracidad / vulnerabilidad

Para la evaluación de esta característica, se utilizaron ejemplares de *A. sieboldii* con ayuno previo (2 hrs.), observando en los contenedores de acrílico, con 5 mL de EPA, con una única densidad de presa (50 ind./mL), realizando observaciones continuas por lapsos de 10 mins., para cada una de las especies de presas.

Se contabilizó el número de encuentros (E), ataques (A), capturas (C) e ingestiones (I), ocurridos durante cada repetición.

Finalizado el periodo de observación el depredador y los braquiónicos restantes fueron reemplazados.

Se obtuvieron, para 11 repeticiones por cada una de las 5 especies de presa, las tasas individuales de número de ataques por encuentro (A/E), número de capturas por ataque (C/A) y número de ingestiones por encuentro (A/E).

Se obtuvieron los valores promedio y se realizó análisis de varianza, para determinar si existen diferencias significativas entre las tasas (Sarma, 1993).

Respuesta funcional

En la evaluación de esta característica, mediante análisis de contenido estomacal, se comparó el efecto de seis densidades poblacionales de las presas (0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 8.0 y 16.0 ind./mL), en 20 mL de EPA, con 5 réplicas (5 especies x 6 densidades x 5 repeticiones). Las presas se ofrecieron a dos ejemplares del depredador, cada uno con dos horas previas de ayuno, que se colocaron de manera simultánea en el mismo contenedor, permitiendo que se alimentaran durante 40 minutos. Los promedios de consumo, obtenidos al realizar análisis de contenido estomacal de los predadores, se usaron para calcular las curvas de respuesta funcional, usando la transformación de la ecuación de Michaelis-Menten:

$$V = V_{m\acute{a}x} \cdot S / (S + K_m)$$

donde:

V = tasa de consumo.

$V_{m\acute{a}x}$ = valor de saturación de la tasa de consumo.

S = concentración o disponibilidad de una presa (no. Ind./volumen).

K_m = constante de saturación promedio ($\cong V_{m\acute{a}x}/2$).

Preferencia alimenticia

Durante los ensayos en los que se realizó el análisis del contenido estomacal de los aspláncnidos, hubo un lapso previo de ayuno de 3 horas, para que los tractos digestivos quedasen limpios, tras lo cual, se realizó el periodo experimental de alimentación, durante 45 mins., para posteriormente fijar a los depredadores en formalina al 4% y contabilizar el número de lorigas de cada una de las especies de presas contenidas en el estómago del depredador.

La evaluación de esta característica se realizó en contenedores con 50 mL de EPA, con 4 densidades poblacionales (10, 20, 40 y 80 ind./especie/10 mL EPA), para obtener totales de 50, 100, 200 y 400 braquiiónidos por vaso, realizando siete repeticiones por concentración, con dos aspláncnidos por vaso (56 eventos totales; 4 densidades x 7 vasos x 2 *A. sieboldii* por vaso). Se realizaron los análisis de los contenidos estomacales y los promedios de las repeticiones se analizaron mediante el índice de preferencia (“electivity”) α Manly:

$$\alpha_i = r_i / n_i (1 / \sum (r_j / n_j))$$

donde: α_i = alfa de Mainly para la presa i.

r_i, r_j = proporción de la presa tipo i o j en la dieta (i y j = 1, 2, 3,...,m) n_i ,

n_j = proporción de la presa tipo i o j en el ambiente. m = número total de presas posibles.

para la cual, si: $\alpha_i = 1 / m \rightarrow$ el depredador no es selectivo.

$\alpha_i > 1 / m \rightarrow$ la especie i es la preferida.

$\alpha_i < 1 / m \rightarrow$ la especie i es evitada.

Respuesta numérica

En esta fase se evaluó, el desarrollo poblacional de *A. sieboldii*, en cuatro concentraciones (1, 2, 4 y 8 ind./mL), con cuatro réplicas (5 especies x 4 concentraciones x 4 repeticiones). Se inició al colocar dos individuos de *A. sieboldii* por vaso, con 20 mL de alga y EPA, contabilizando, cada 24 ± 2 horas, el número total de individuos presentes en cada vaso, hasta que se produjo la fase de decremento poblacional. Tras cada conteo, cada uno de los integrantes de las poblaciones del depredador, fueron trasvasadas a sendos contenedores, en los cuales, tanto el medio como las poblaciones de algas y presas, tuvieron los valores originales.

Los promedios de las repeticiones por día y por especie se ajustaron por el método de regresión lineal simple, para obtener el valor de la tasa de crecimiento r , durante la fase de crecimiento exponencial, usando la forma lineal de la curva de crecimiento:

$$r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$$

donde:

r = tasa instantánea de crecimiento.

N_t = tamaño poblacional (número de individuos) al tiempo, t .

N_0 = tamaño inicial (número de individuos) de la población.

t = tiempo, expresado en días.

Tablas de vida

Para el desarrollo de esta evaluación se usaron aspláncnidos neonatos, que se colocaron por separado en vasos con 20 mL de EPA, alga y presas con una

densidad poblacional de ocho ind./mL. con ocho repeticiones por especie de presa (5 especies x 8 réplicas). Contando y separando cada 12 horas los neonatos por vaso (para evitar el canibalismo del progenitor hacia los neonatos y juveniles), durante el periodo en que el *A. sieboldii* inicial permaneció vivo. El medio y las correspondientes poblaciones de presas se reconstituyeron cada 24 horas. El análisis de los datos se realizó mediante el método de Jackknife and Bootstrap (Myers, 1986), una modificación al procedimiento normal de cálculo de tablas de vida, en el que se compensa el hecho de que en cada vaso la población, es decir, todos los descendientes, sean clones del progenitor.

$$\text{Tasa reproductiva bruta} = \sum m_x$$

donde: m_x = fecundidad

$$\text{Tasa reproductiva neta } R_0 = \sum l_x m_x$$

donde: l_x = supervivencia y m_x = fecundidad

$$\text{Tiempo de generación } (T) = \sum l_x m_x \cdot x / R_0$$

donde: l_x = supervivencia; m_x = fecundidad; x = edad

$$\text{Tasa de incremento poblacional; } r = \sum e^{-rx} l_x m_x = 1$$

donde: $e = 2.718$; x = edad ; $l_x m_x = R_0$

Resultados

De manera general, las tablas representan valores promedio, producto de los tratamientos estadísticos, los valores individuales se presentan en tablas contenidas en el anexo 1.

Dimensiones

Las magnitudes promedio obtenidas para las diferentes dimensiones corporales de los braquiúridos usados durante la investigación se muestran en la tabla 1.

Las mediciones realizadas mostraron que la relación proporcional entre las longitudes de espinas, anteriores y posteriores, consideradas en conjunto, con respecto a la del cuerpo (sin espinas) varía ostensiblemente entre las especies. Por ejemplo, las longitudes espinosas en *B. rubens* tienen proporciones que no llegan al 17% de la longitud corporal, mientras que en *B. havanaensis* y *P. macracanthus*, las especies con espinas proporcionalmente más largas, se alcanzaron tasas que superan el 50% de la longitud total del cuerpo.

Los valores de las respectivas longitudes corporales, sin espinas, indicaron que *B. rubens* es el mayor, seguido, en orden descendente, por *B. calyciflorus*, *P. macracanthus*, *P. patulus* y, finalmente, *B. havanaensis*, el más pequeño.

Tabla 1. Comparativo dimensiones. Valores promedio de la longitud corporal, con y sin espinas, y de las espinas de las cinco especies de braquiiónidos usados como presas.

Especie	Longitud de las espinas anteriores (µm)	Longitud de las espinas posteriores (µm)	Longitud corporal sin espinas (µm)	Longitud corporal total (µm)	Porcentaje de la longitud de las espinas por individuo (%)
<i>B. calyciflorus</i>	39.2	26.1	116.4	179.9	36.3
<i>B. havanaensis</i>	28.5	61.8	86.5	177.7	50.8
<i>P. macracanthus</i>	43.3	76.0	108.7	236.9	50.4
<i>P. patulus</i>	39.8	30.9	97.9	179.9	39.3
<i>B. rubens</i>	16.2	--	131.6	157.4	16.3

Comportamiento alimenticio

Los datos que cuantifican las fases del proceso predatorio (encuentro, ataque, captura e ingestión), cuando cada una de las especies de presas fue presentada de manera exclusiva ante *A. sieboldii*, se observan en la tabla 2.

De forma general puede decirse que, independientemente de la especie involucrada, las proporciones de encuentros y subsecuentes ataques fueron mucho menores al 50%. Los valores más bajos se registraron, respectivamente, para *P. macracanthus* y *B. havanaensis*. Mientras que *B. calyciflorus* fue el más alto, seguido por *P. patulus* y *B. rubens*, para los que se registraron valores muy parecidos, aunque lejanos al mayor.

Una vez se desencadenaban los ataques, los números de capturas fallidas no fue muy elevado, excepto con *B. havanaensis*, pues los apresamientos sólo fueron exitosos en poco más de la mitad de los ataques. Para el resto de las

especies de presas *A. sieboldii* demostró ser bastante eficaz, pues en estos casos las tasas alcanzaron valores, no muy diferentes, que variaron entre 65% y 78%, nuevamente encontrándose el valor más alto para *B. calyciflorus*.

La eficiencia de *A. sieboldii* es aún mayor para tragar a sus presas, una vez capturadas. La proporción alcanzó valores, en todos los casos, superiores al 84%, incluso para *P. patulus*, *A. sieboldii* alcanzó un porcentaje perfecto, ya que los depredadores no dejaron ir un solo espécimen capturado.

Las probabilidades asociadas al proceso predatorio, captura/ataque (C/A), captura /encuentro (C/E) e ingesta/encuentro (I/E), son presentados en la tabla 2. Las tasas C/A variaron de 0.46 a 0.78; los valores más altos se produjeron cuando *B. calyciflorus* fue la víctima, mientras que los menores fueron resultado de las interacciones relacionadas con *B. havanaensis* y *P. macracanthus*.

Tabla 2. Comportamiento alimenticio. Comparativo de las tasas relacionadas con los eventos de depredación de *Asplanchna sieboldii*, con cada una de las especies de presas. Se presentan los índices promedio obtenidos de las tasas individuales de número de ataques por encuentro (A/E), número de capturas por ataque (C/A) y número de ingestiones por encuentro (I/E), al igual que los correspondientes errores típicos asociados.

Especie	A / E	C / A	I / C	I / E
<i>B. calyciflorus</i>	0.49 ± 0.09	0.78 ± 0.07	0.84 ± 0.10	0.34 ± 0.07
<i>B. havanaensis</i>	0.34 ± 0.04	0.56 ± 0.07	0.95 ± 0.04	0.18 ± 0.03
<i>P. macracanthus</i>	0.29 ± 0.04	0.65 ± 0.09	0.92 ± 0.05	0.15 ± 0.02
<i>P. patulus</i>	0.40 ± 0.06	0.74 ± 0.06	1.00 ± 0.00	0.30 ± 0.05
<i>B. rubens</i>	0.41 ± 0.04	0.68 ± 0.04	0.82 ± 0.07	0.23 ± 0.03

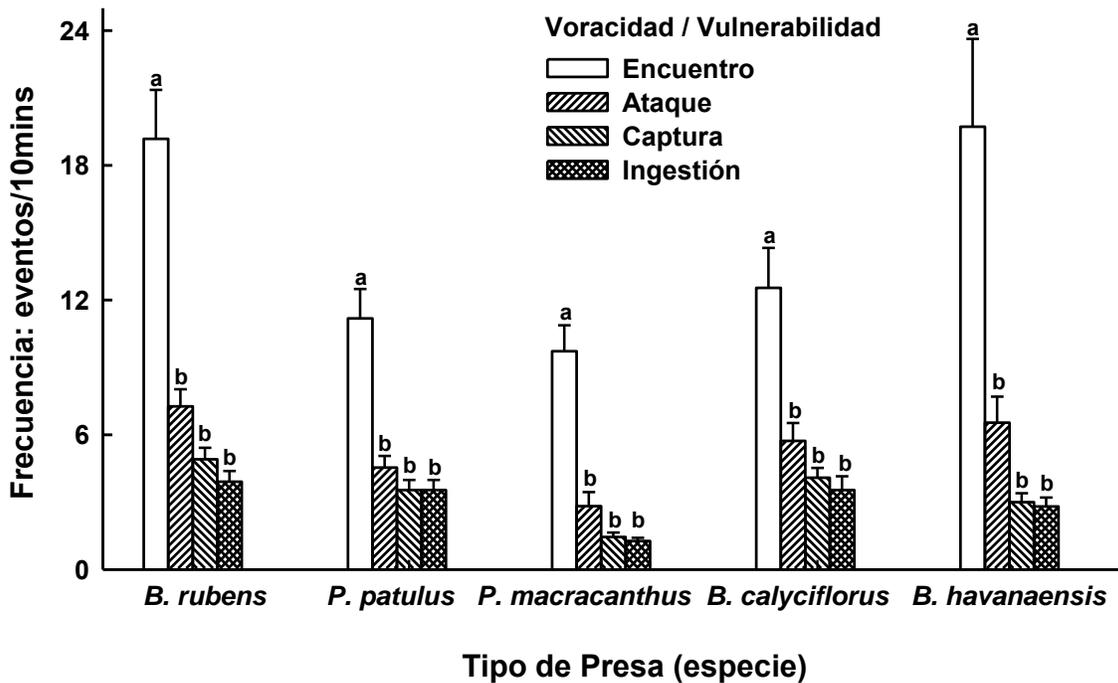
Las proporciones obtenidas para I/E fluctuaron entre 0.15 y 0.34, dependiendo de la presa involucrada, lo cual representa la eficiencia terminal de un depredador.

Tabla 3. Comportamiento alimenticio (ANDEVA). Análisis del comportamiento alimenticio de *Asplanchna sieboldii* al alimentarse de cada una de las especies de braquiópidos. Las diferencias entre encuentros, ataques, capturas e ingestas y entre especies, se consideran significativas ($p < 0.01$, F-test).

Comportamiento	Fuente	Gl	SC	CM	F
Encuentro	Entre tipos de presas	4	955.3	238.8	
	Error	50	2896.4	57.93	4.12**
Ataque	Entre tipos de presas	4	130.5	36.6	
	Error	50	356.7	7.1	4.57**
Captura	Entre tipos de presas	4	73.93	18.5	
	Error	50	95.27	1.9	9.7***
Ingestión	Entre tipos de presas	4	48.8	12.2	
	Error	50	108.2	2.16	5.64**

** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns; no significativa ($p > 0.05$). Gl; grados de libertad, SC; suma de cuadrados; CM; promedio de la suma de cuadrados.

Para cualquiera de las especies, el número de encuentros fue significativamente mayor que los números correspondientes a los de ataque, captura o ingestión (test de Tukey) como se muestra en la siguiente gráfica:



Gráfica 1. Comportamiento alimenticio. Se muestran los valores de los eventos del proceso depredador durante periodos de 10 minutos. Las barras muestran la media de 11 observaciones y los respectivos valores de error típico (media). Los superíndices en las barras muestran las agrupaciones con diferencias estadísticamente significativas.

Respuesta funcional

En la tabla mostrada a continuación pueden apreciarse los valores promedio de seis réplicas por concentración, que sirvieron para construir las curvas de respuesta funcional y sus intervalos de confianza, que se muestran en la gráfica 2.

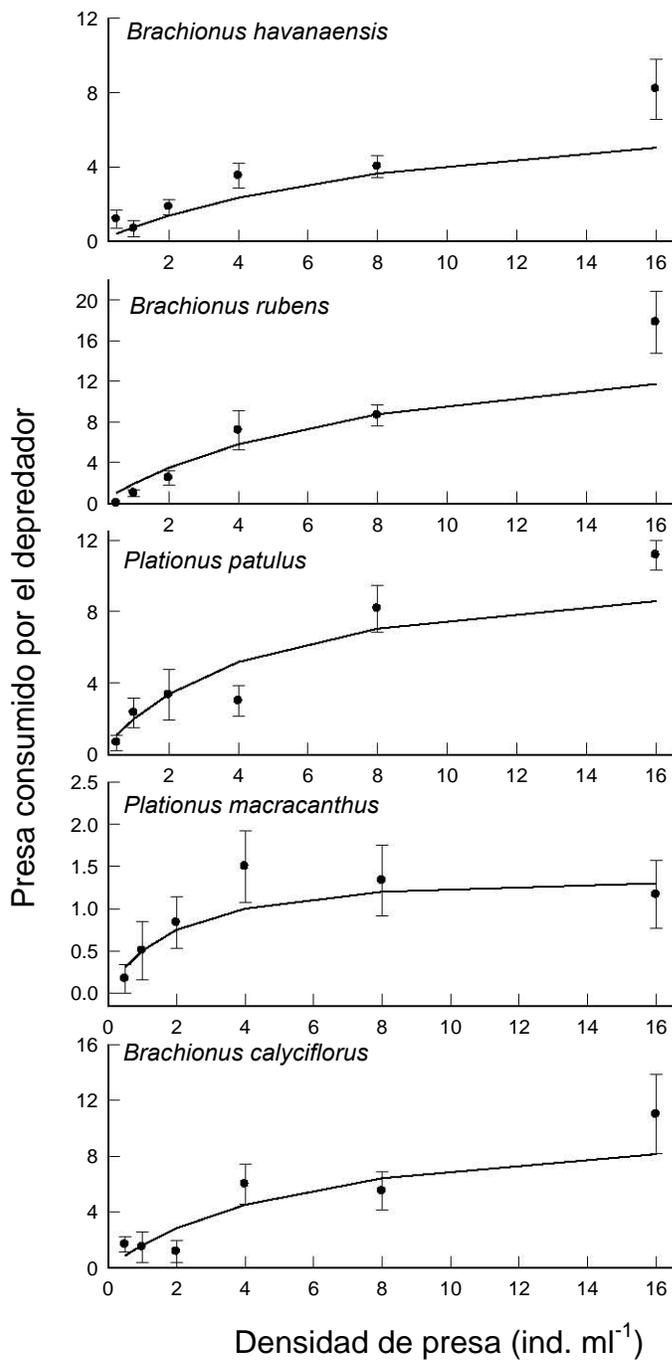
Las curvas obtenidas, por su forma general se reconocen como pertenecientes al Tipo II, en las que las tasas de consumo se incrementaron

conforme lo hizo la concentración poblacional de la presa (de 1 a 16; individuos/mL), hasta alcanzar una meseta, en la que los valores de consumo se estabilizaron; antes de colapsar, por las condiciones de los sistemas de prueba. En cada caso, una vez alcanzada la fase de estabilidad, la consumición no aumentó o lo hizo apenas de forma perceptible, aun cuando se aumentase la disponibilidad de presas.

Los valores de saturación, parecen comenzar a producirse cuando las densidades de presas alcanzan, en cada caso e independiente del tipo de braquiónimo, un valor aproximado de 8 ind./mL. El sesgo de los valores indica que la curva tiende a alcanzar el valor de asíntota, lo que implica la existencia de la respuesta funcional.

De manera general, los valores de estabilización en el consumo realizado por cada ejemplar de *A. sieboldii*, para cada especie de braquiónimo, se produjeron en valores que fluctúan en rangos de entre 1 y 12 (individuos consumidos por cada depredador); representados, respectivamente, por *P. macracanthus* y *B. rubens*.

La respuesta funcional se alcanza en orden ascendente, cuando las presas fueron *B. havanaensis*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*, con valores no lejanos al mencionado punto de inflexión de la curva, es decir de 8 ind./mL.

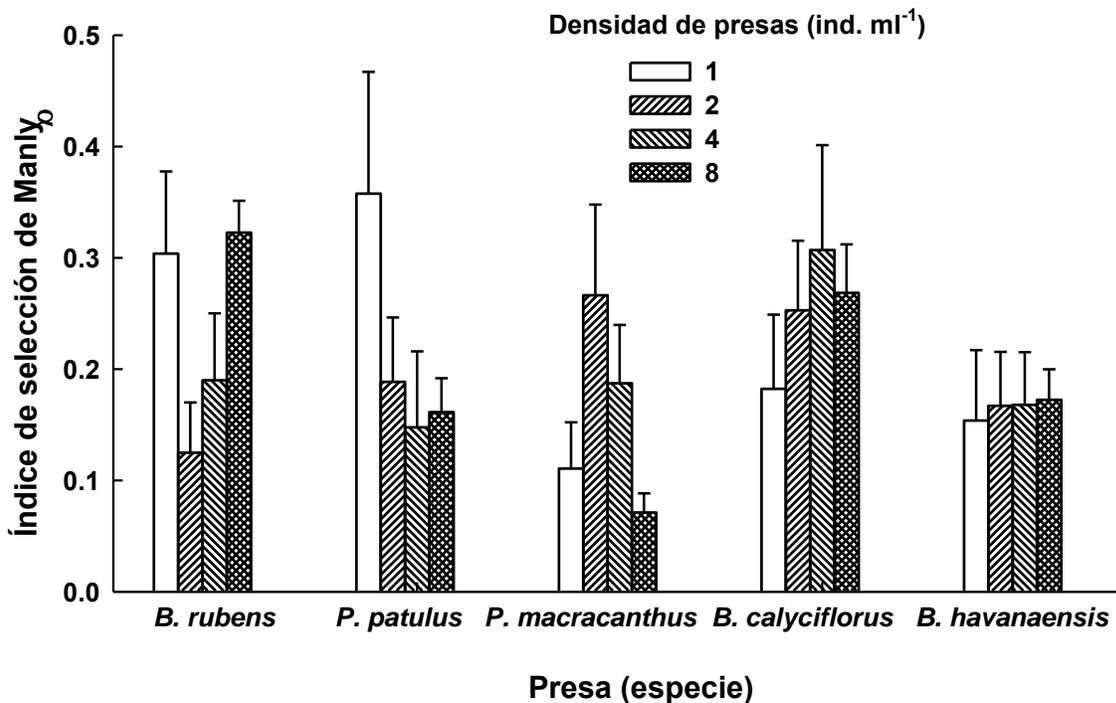


Gráfica 2. Respuesta funcional de *A. sieboldii* ante cada una de sus presas (valores promedio, con sus respectivos errores típicos). Curvas, calculadas a partir de la ecuación de Michelis-Menten. Valores fueron obtenidos usando cinco repeticiones, durante 40 minutos.

Tabla 4. Respuesta funcional de *A. sieboldii*. Valores de la respuesta funcional.

Especie de presa	V_{\max} .
<i>Brachionus calyciflorus</i>	11.00
<i>Brachionus havanaensis</i>	8.17
<i>Brachionus rubens</i>	17.38
<i>Plationus macracanthus</i>	1.17
<i>Plationus patulus</i>	11.17

Preferencia



Gráfica 3. Preferencia alimenticia. Medición de las selecciones realizadas por los individuos de *A. sieboldii* cuando se le ofrecieron simultáneamente las cinco especies de braquiópidos en idénticas proporciones; cuatro densidades de presas. Los valores mostrados se obtuvieron como una media y su error típico, para siete réplicas, durante un periodo de alimentación de 40 minutos.

El análisis de las preferencias apenas permiten encontrar algunas tendencias, por ejemplo, de las cinco especies usadas, puede observarse que, de manera general, *A. sieboldii*, tuvo cierto comportamiento de evitación con *B. havanaensis*; su índice α -Mainly fue siempre inferior o, en un caso, igual a 0.2 ($=1/\text{número de especies}$), independientemente de la concentración en que fuese presentada, ocupando en cada una, el tercero o cuarto nivel, si bien en ninguna de las concentraciones fue la más desdeñada. Algo similar podría decirse de *P. macracanthus*, cuyos valores son bastante bajos, con excepción de la concentración de 2 ind/mL, en el que se presenta un índice elevado, aunque también en la concentración de 4 ind/mL fue la segunda preferida.

Cuando las densidades de la presas fueron de 1 ind/mL, *A. sieboldii* mostró una doble preferencia, que involucra a *P. patulus* y *B. rubens*, incluso mayores que la cuantificada para *B. calyciflorus*, especie por la cual, la tendencia general, indica que el depredador muestra alguna predilección, pues sus valores en el índice de α -Mainly siempre la sitúan, al menos, entre el tercero y el primer lugar de elección en todas las densidades de presas, con valores iguales, en uno de los casos, o mayores a 0.2. En la tabla 4 también se muestra que a densidades de 8 ind/mL, también se produjo doble preferencia elevada, en la que se incluyen *B. rubens* y el propio *B. calyciflorus*.

Tabla 5. Preferencia alimenticia. Valores de Manly- α y el orden de preferencia del depredador para cada una de las especies de presas. Se indican, para cada concentración, el orden que ocupó cada presa, en la preferencia del rapaz y entre paréntesis la calidad de los valores; rechazo ($\alpha < 0.2$) => (-), indiferencia ($\alpha = 0.2$) => (0), preferencia ($\alpha > 0.2$) => (+).

Braquiónido	1 ind/ mL	2 ind / mL	4 ind / mL	8 ind / mL
<i>B. calyciflorus</i>	3° (0)	2° (+)	1° (+)	2° (+)
<i>B. havanaensis</i>	4° (-)	4° (-)	3° (-)	3° (0)
<i>P. macracanthus</i>	5° (-)	1° (+)	2° (0)	4° (-)
<i>P. patulus</i>	1° (+)	3° (0)	5° (-)	5° (-)
<i>B. rubens</i>	2° (+)	5° (-)	3° (-)	1° (+)

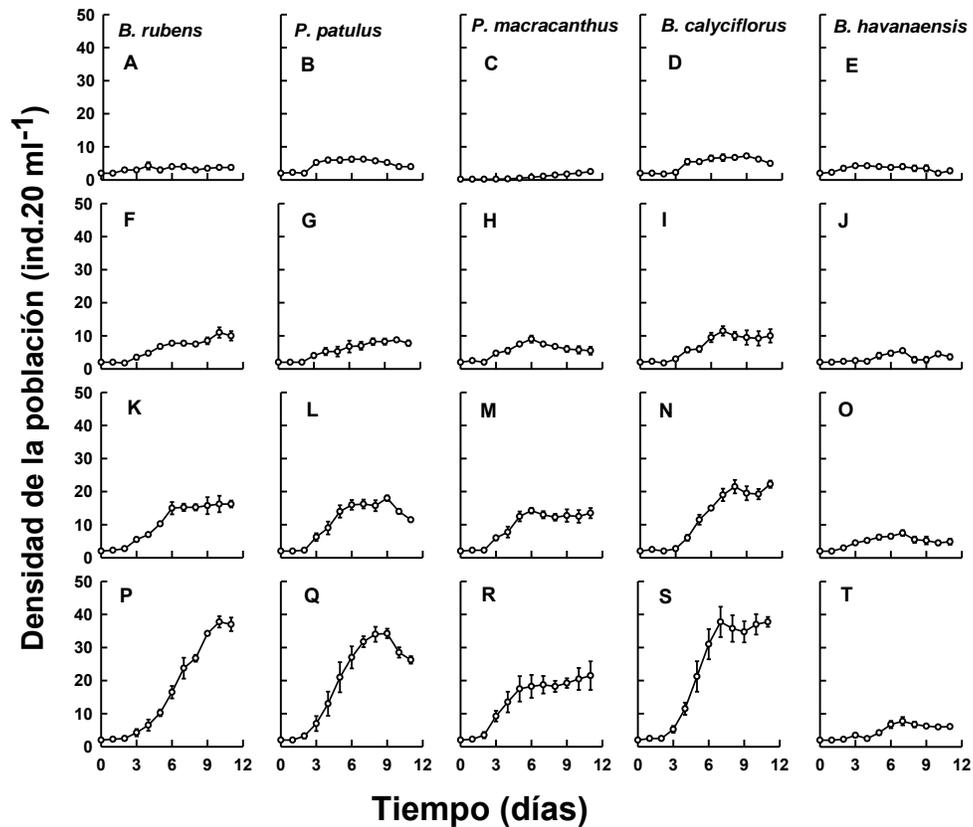
A pesar de todo no es posible encontrar alguna especie de presa por la que *A. sieboldii* muestre especial predilección, de hecho ninguna de las presas ocupa el mismo nivel de preferencia en cualquiera de las concentraciones manejadas.

Respuesta numérica

Puede observarse que independientemente del tipo de presa, las densidades poblacionales del depredador se incrementaron de manera proporcional con el aumento de la densidad de la presa. Sin embargo los crecimientos más pobres para *A. sieboldii*, se produjeron, independientemente de la concentración de la presa, cuando fue alimentada con *B. havanaensis*.

Por su parte los valores producidos por la dieta a base de *P. macracanthus*, indican que los crecimientos fueron similares a los que se produjeron ante los otros tipos de presas. Con excepción del obtenido en la máxima concentración (8

ind/mL), en la cual el máximo alcanzado sólo superó al que se produjo con *B. havanaensis*.



Gráfica 4. Curvas de crecimiento. Los gráficos muestran el desarrollo poblacional del depredador al ser alimentado por separado con cada una de las presas, con densidades de 1, 2, 4 y 8 ind./mL. (respectivamente las secuencias; A-E, F-J, K-O y P-T). En cada punto se representan los promedios de cuatro réplicas y sus valores de error típico asociados.

Por otro lado, los valores de incremento de la densidad para *A. sieboldii* cuando su alimento fue *B. calyciflorus*, alcanzaron los valores máximos, independiente de la densidad de la presa.

Con excepción de los depredadores alimentados con *B. havanaensis*, los picos de máxima abundancia se incrementan conforme aumentan las concentraciones de presas. Los valores obtenidos para *B. rubens* y *B. calyciflorus*, en particular con las densidades de presa de 8 ind/mL son muy parecidos. Puede observarse que incrementos de ocho veces la densidad de la presa, producen aumentos de aproximadamente entre tres y cuatro veces en la población de *A. sieboldii*. Por ejemplo, cuando la presa es *B. rubens*, el número de individuos de *A. sieboldii* es de alrededor de 5 individuos, como máximo, cuando la densidad de la presa es de un individuo por mililitro, pero cuando ésta llega a 8 (ind/mL), el tamaño de la población de *A. sieboldii*, ronda los cuarenta individuos.

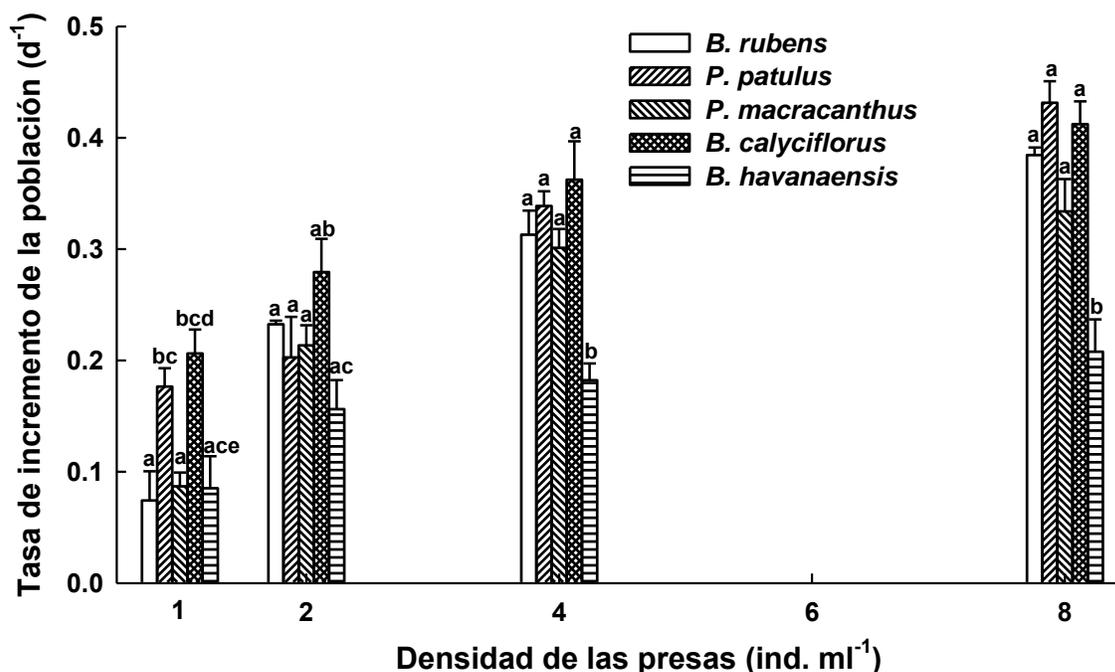
Desde la perspectiva estadística, la concentración del alimento, tiene un efecto significativo en la producción de los picos de máxima abundancia del depredador, independientemente del tipo de presa proporcionada tal como se muestra en la siguiente tabla.

Tabla 6. Crecimiento de la población (ANDEVA). Comparación doble entre los valores de día de máximo crecimiento y las tasas de incremento de las poblaciones de *Asplanchna sieboldii* en relación a los tipos de presa y sus densidades.

Parámetro	Fuente	Gl	SC	CM	F
Día de máximo crecimiento poblacional	Tipos de presa (A)	4	2025.8	506.5	75.9 ^{***}
	Densidad de la presa (B)	3	6742.9	2247.6	336.7 ^{***}
	Interacción (A x B)	12	1633.9	136.2	20.4 ^{***}
	Error	60	400.5	6.68	
Tasa de incremento poblacional	Tipos de presa (A)	4	0.230	0.06	27.11 ^{***}
	Densidad de la presa (B)	3	0.595	0.20	93.64 ^{***}
	Interacción (A x B)	12	0.068	0.01	2.67 ^{**}
	Error	60	0.040	0.0007	

^{**} $p < 0.01$, ^{***} $p < 0.001$, ns; no significativa ($p < 0.05$). Gl; grados de libertad, SC; suma de cuadrados; CM; promedio de la suma de cuadrados.

Los efectos de las diferentes morfologías en las tasas de incremento poblacional quedaron en evidencia para las densidades de presas a partir 2 ind/mL hasta las de 8 ind/mL. Pues para cualquier especie de las presas usadas, la concentración indica efectos significativos para las tasas de crecimiento poblacional de *A. sieboldii*.



Gráfica 5. Tasas de crecimiento poblacional. Las barras representan los índices promedio de incremento que produjeron las poblaciones de *A. sieboldii*, al usar como alimento a cada una de las cinco especies de presas en densidades de 1, 2, 4 y 8 ind. / mL. Las medias y los respectivos errores típicos se obtuvieron de cuatro repeticiones por ensayo. Los diferentes superíndices en las barras muestran los grupos con diferencias significativas en los análisis estadísticos realizados *post hoc*.

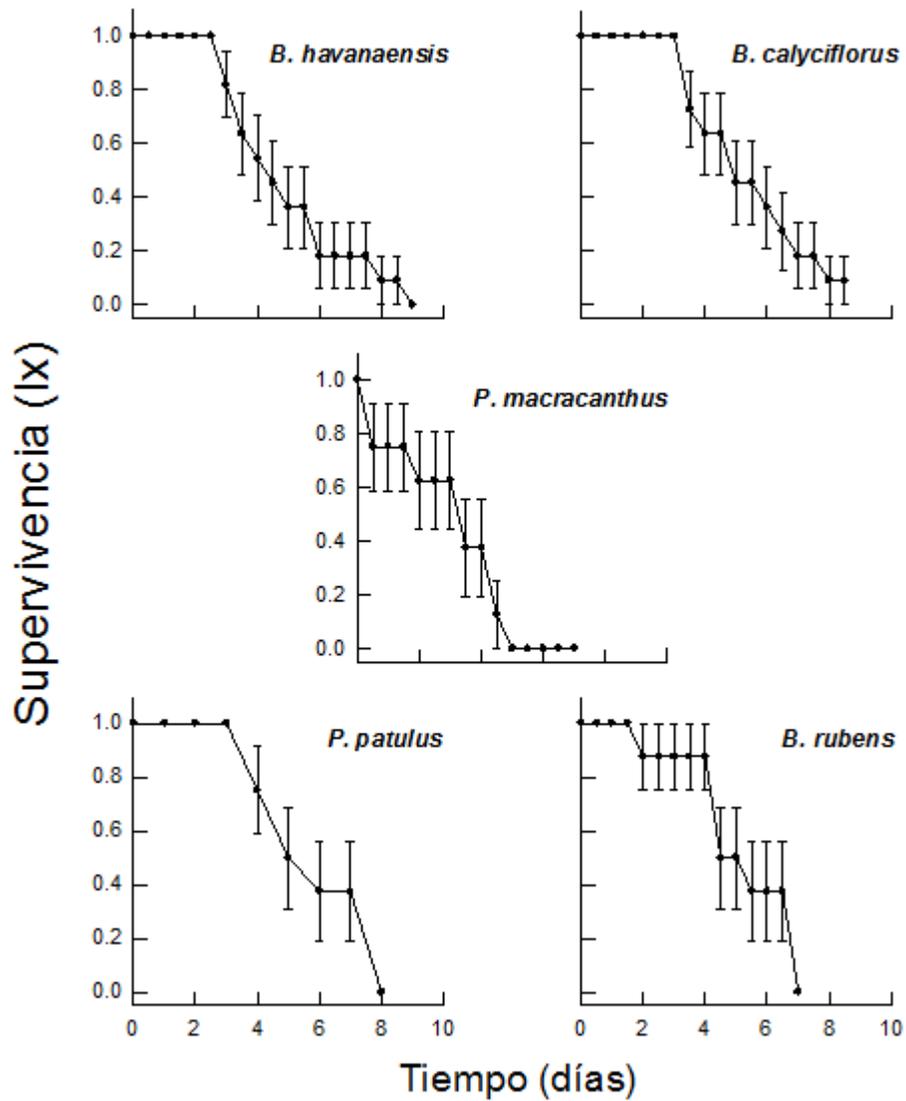
Durante el desarrollo del experimento, exceptuando las poblaciones alimentadas con *B. havanaensis*, se observaron elevadas tasas de incremento poblacional por día r de *A. sieboldii*, que aumentaban conforme se incrementaban las densidades de las presas, en el resto de las especies usadas, en un rango de valores de r que va de 0.074 ± 0.026 a 0.431 ± 0.019 . Es notable que en densidades bajas de presa (1 y 2 ind/mL) *A. sieboldii* tiene los crecimientos de población mayores, cuando se alimenta de *P. patulus* o *B. calyciflorus*, pero a partir de la densidad de 4 ind/mL, con excepción de las poblaciones alimentadas

con *B. havanaensis*, es decir, con las otras cuatro especies de presas, no existen diferencias de significancia estadística en las tasas de crecimiento y los máximos alcanzados por *A. sieboldii* (test de Tukey), como puede observarse en los gráficos presentados.

Tablas de vida

Los valores obtenidos del análisis demográfico indican que las curvas de mortalidad (Gráfica 6) de *A. sieboldii*, con cuatro de las especies de presas, semejan vagamente las descritas por Rabinovich (1980) como tipo “1”, con baja mortalidad inicial, mientras que para *P. macracanthus* se produce una curva que semeja a las de tipo “2”, con decaimiento inicial del número de supervivientes.

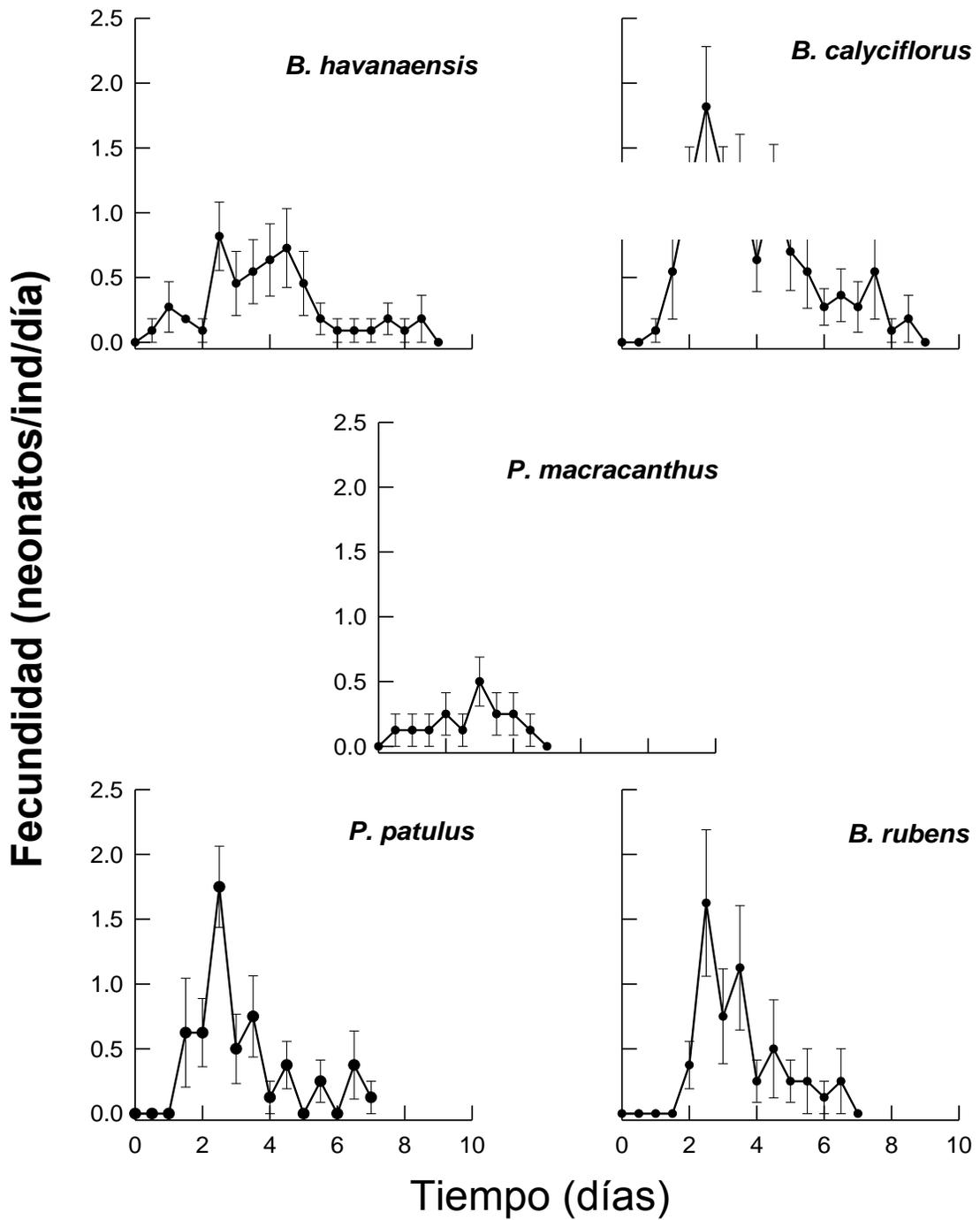
En los casos con menor mortalidad inicial, superados los primeros tres o cuatro días, se produce con aumento constante, pero no continuo del proceso mortuorio a partir de la primaria oleada de decesos, hasta alcanzar la extinción de la cohorte, alrededor de ocho o nueve días después de iniciar el cultivo, en estos casos, las mesetas de supervivencia son breves y no parecen indicar patrones discernibles. Para *P. macracanthus*, no hay supervivientes después de cinco días.



Gráfica 6. Curvas de supervivencia. Obtenidas de los valores usados para construir las tablas de vida. Los valores representan las proporciones de individuos de *A. sieboldii* supervivientes de la cohorte al ser alimentados con cada una de las presas.

En las curvas de fecundidad se *A. sieboldii* que se muestran en la gráfica 7, se pueden observar patrones en los que la máxima fecundidad por hembra se alcanza gradualmente entre los dos y dos días y medio de vida de la matrona, con

un ligero repunte hacia los tres y medio días, para después menguar de forma casi uniforme hasta la muerte de la progenitora. Una de las variables notables que pueden cualificarse en las gráficas mencionadas y que están relacionadas con las longevidades medias que se analizan más adelante, son las duraciones directas de los lapsos vitales máximos que en promedio se registraron durante éstas pruebas para determinar fecundidad, ya que en el caso de *B. calyciflorus* y *B. havanaensis* las matriarcas alcanzaron los nueve días de vida, mientras que con *P. patulus* y *B. rubens* el periodo terminó a los siete días, pero con *P. macracanthus* la duración fue de sólo cinco, en el que, lo cual es también notable, que el pico de fecundidad por hembra, se produce a los tres días, de manera más tardía respecto al resto de las presas. Con ésta última especie de presa es con la que *A. sieboldii* produce la menor cantidad de nuevos individuos por hembra durante los lapsos vitales, ya que escasamente se alcanza una tasa de 0.5 individuos por día, por matrona. En contrapartida, los mayores valores para este parámetro se alcanzan cuando *B. calyciflorus* es la víctima, además de que también propicia que *A. sieboldii* mantenga su productividad, en el mayor nivel, durante mayor número de días, que cualquiera de las otras especies. Los números indican que *P. patulus* y *B. rubens* siguen, en menor proporción, la misma tendencia. Para *B. havanaensis* se encuentra así mismo una baja productividad, la penúltima, aunque curiosamente es la que, tras el pico inicial de productividad, se mantiene constante durante un mayor periodo.



Gráfica 7. Fecundidades (m_x). Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por el depredador al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.

Tabla 7. Fecundidad media (ANDEVA). Valores de la producción de neonatos por poblaciones de *Asplanchna sieboldii* alimentadas con cada una de las presas. En este caso las diferencias entre las medias son muy grandes como para considerarlas efecto del azar, se obtiene un valor estadístico con significancia a un nivel inferior al 0.001.

Tipo de presa	N	P	M	25%	75%
<i>Brachionus calyciflorus</i>	11	0	0.702	0.689	0.726
<i>Brachionus havanaensis</i>	11	0	0.583	0.579	0.561
<i>Plationus macracanthus</i>	6	0	0.374	0.322	0.369
<i>Plationus patulus</i>	8	0	0.550	0.525	0.562
<i>Brachionus rubens</i>	11	3	0.478	0.450	0.506

(N= Número de repeticiones. P= Repeticiones perdidas. M= Media.) H = 39.427 (4°L, p ≤ 0.001).

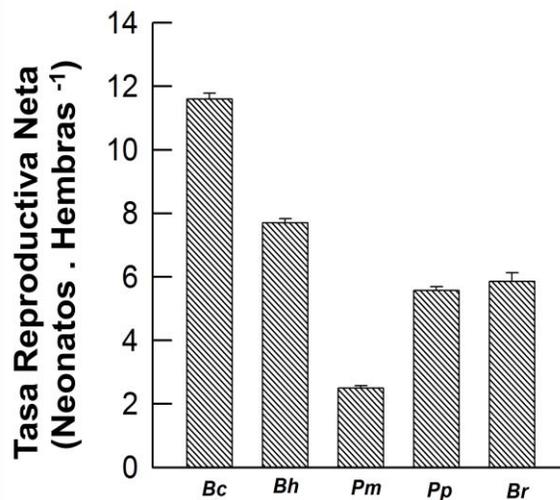
Tabla 8. Fecundidad media (Prueba de Dunn) Valores de las medias de las fecundidades que poseen diferencias estadísticamente significativas entre sí. Se usó el método de Dunn, que permite realizar múltiples comparaciones de combinaciones de datos tomados por pares. El método de comparación múltiple de rangos no incluye adaptaciones para valores estadísticamente idénticos.

Especies comparadas	Rango de diferencia	Q	P < 0.05
<i>Bc</i> vs.	<i>Bh</i>	12	No
	<i>Bm</i>	35.5	Sí
	<i>Pp</i>	19.75	Sí
	<i>Br</i>	27.875	Sí
<i>Bh</i> vs.	<i>Pm</i>	23.5	Sí
	<i>Pp</i>	7.75	No probada
	<i>Br</i>	15.875	No
<i>Pm</i> vs.	<i>Pp</i>	15.75	No
	<i>Br</i>	7.625	No probada
<i>Pp</i> vs.	<i>Br</i>	8.125	No probada

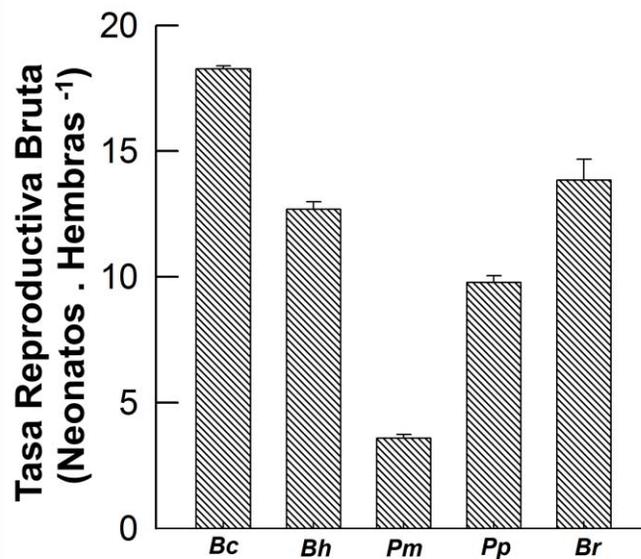
Aunque el análisis de varianza (tabla 6) realizado para detectar diferencias entre las fecundidades medias resultó ser significativo, fue necesario realizar además la prueba de Dunn (tabla7), complementaria a la anterior, que permite

comparar por pares los valores respectivos, detectándose que las diferencias significativas se deben básicamente a aquellas que se producen entre *B. calyciflorus* y el resto de las especies.

Las tasas reproductivas netas y brutas de *A. sieboldii* (gráficas 8 y 9, respectivamente), siguen un comportamiento similar. Tienen variaciones considerables, la mayor, por mucho, pertenece a la producida cuando el alimento fue *B. calyciflorus*, seguido de *B. havanaensis* y luego, con valores muy similares por *P. patulus* y *B. rubens*, mientras que en el caso de *P. macracanthus* dicha tasa fue muy baja, comparada con cualquiera de las otras, con la salvedad de que *B. rubens* supera a *B. havanaensis* por escaso margen en sus tasas reproductivas brutas.



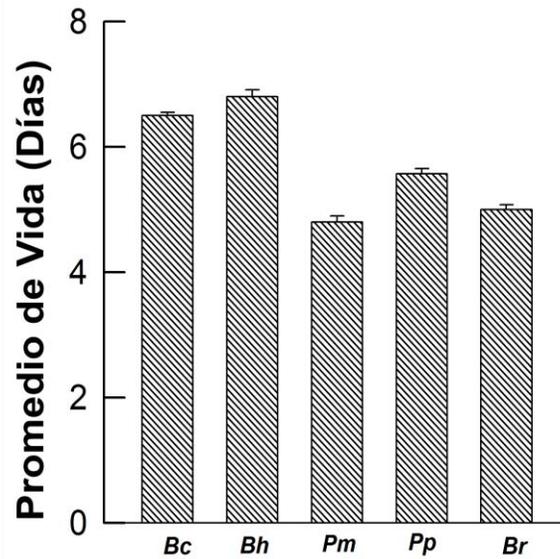
Gráfica 8. Tasa reproductiva neta. Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por el depredador al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.



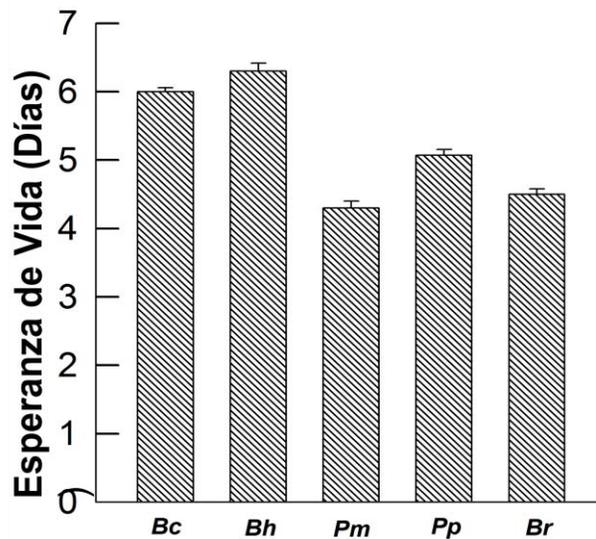
Gráfica 9. Tasa reproductiva bruta. Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por el depredador al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.

En ambos casos, los valores obtenidos siguen las tendencias esperadas, *B. calyciflorus* y *B. rubens*, propician las máximas productividades, en especial la primera, mientras que *P. macracanthus*, apenas permite, en cada caso, una incipiente producción de neonatos a las poblaciones de los aspláncnidos, apenas lo suficiente para medrar. Un aspecto notable, que parece paradójico, es que las tasas reproductivas asociadas a *B. havanaensis*, presas con las que se producen los valores más bajos de crecimiento de las poblaciones de *A. sieboldii*, son mucho mayores que los de *P. patulus*, incluso similares a los de *B. rubens*, pero la explicación se encuentra, como se verá más adelante, en los valores asociados a la supervivencia individual.

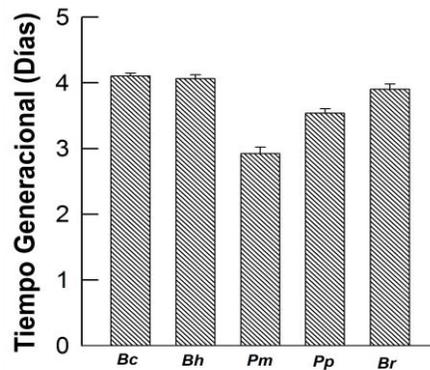
En conjunto, existen patrones similares para los valores promedio de tres de los parámetros demográficos relacionados entre sí (gráficas 12 a 13); el tiempo generacional, que ronda los 4 días, la esperanza de vida, con valores muy cercanos a los 6 días y el lapso promedio de vida, casi idéntico al anterior. En todos los casos, la mayoría de los valores demográficos obtenidos al usar cada una de las especies de presas, son muy similares entre sí, con excepción de lo que ocurre con *P. macracanthus* con el que, para cada uno de los parámetros, se obtienen periodos muy cortos de supervivencia individual de *A. sieboldii* (gráfica 11). Es notable que en estos tres estadísticos, los lapsos obtenidos con *B. havanaensis* como presa sean los más dilatados. En orden decreciente, *B. calyciflorus* produce, no lejos de los anteriores, los siguientes periodos más largos, seguido por *B. rubens*. *P. patulus*, supera apenas por escaso margen al anterior sólo en el lapso generacional. El análisis de regresión aplicado a la correspondencia entre esperanza promedio de vida y tiempo generacional, es significativa, lo que permite asumir la coherencia entre los resultados, los valores puede observarse en el gráfico 13.



Gráfica 10. Longevidad media. Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por *A. siboldii* al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.



Gráfica 11. Esperanza de vida. Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por *A. siboldii* al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.



Gráfica 12. Tiempo generacional. Los valores graficados se obtuvieron a partir de las tablas de vida producidas por *A. sieboldii* al ser alimentado por cada una de las cinco especies de presas.

Discusión

Esta investigación permitió corroborar que *A. sieboldii* es un depredador eficaz al tener como presas a rotíferos braquiiónidos, sin embargo, también se estableció que en las especies con mayor longitud en sus espinas defensivas, la eficiencia del predador resultó menguada. Resultados similares fueron reportados por Nandini *et al.*, en 2003.

Dimensiones

Los resultados obtenidos (tabla 1) permitieron comprobar que los braquiiónidos, por su movilidad, sus tamaños corporales (75 – 350 μm) y las longitudes de las estructuras defensivas, son presas adecuadas para *A. sieboldii*, ya que como lo afirmaron Iyer & Rao (1996), resultan insuficientes para evitar el proceso predatorio.

Comportamiento alimenticio

Las diferencias en los números de encuentros detectados para *A. sieboldii*, con cada uno de los tipos de braquiiónidos, demostraron que quizá existen variaciones en los patrones natatorios que dificultan tales encuentros. Así, los valores obtenidos, permitieron dividir en dos grupos a las presas, separando con claridad a *B. havanaensis* y a *B. rubens*, como los de menor capacidad elusiva (Stemberger & Gilbert, 1987).

Las tasas de encuentro de *A. sieboldii* con sus presas estuvieron disociadas de su ingesta. Así, aunque los valores más elevados de encuentros ocurrieron, con *B. rubens* y *B. havanaensis*, no fueron, en términos relativos, las presas más consumidas (gráfica 1, tabla 2). En el primer caso podría atribuirse a patrones elusivos al nadar, mientras que para la segunda presa es posible que estos valores se deban al tamaño de las estructuras defensivas (Sarma, 1993).

El efecto de los patrones natatorios se manifestó en las tasas E/A y A/C que se produjeron con *B. calyciflorus*, quizá más evasivo que *B. rubens* y *B. havanaensis*, lo suficiente para lograr que su frecuencia de encuentros con el depredador fuera más bajo que los de las otras dos especies, pero una vez capturado tenga menores posibilidades de evadirse, al parecer resulta una presa succulenta para el depredador (Wang & Juan, 2008).

Las diferencias de comportamiento alimenticio de los depredadores entre tipos de presas y las etapas del proceso depredador (tabla 3), se debieron, en esencia, a las que se produjeron entre número de encuentros y cualquiera de los

valores subsecuentes. Sin embargo, puede considerarse que *A. sieboldii* es un depredador bastante eficaz, pues aún su tasa más baja de éxito, la que se produjo con *B. havanaensis* (18%), sobrepasa el 10% considerado aceptable para un depredador promedio (Lampert & Sommer, 2007).

B. rubens y *B. havanaensis*, fueron las especies para las que se contabilizaron el mayor número de encuentros y ataques (gráfica 1), pero en la perspectiva de las etapas posteriores (captura e ingesta), reflejan resultados diametralmente opuestos entre sí; ya que *B. havanaensis* fue una de las dos más desdeñadas tras un ataque, mientras que con *B. rubens* se produjo la segunda más alta incidencia de ingestas. De acuerdo con Sarma (1987), tales diferencias están relacionadas con la corpulencia de las presas y la longitud de sus espinas.

Para *A. sieboldii*, debe ser preferible capturar un individuo voluminoso, probablemente más nutritivo, como ocurrió con *B. rubens*, que trabajar intensamente por adquirir muchos organismos pequeños y poco nutritivos, situación que empeora si se trata de especímenes difíciles de acomodar y tragar, el caso de *B. havanaensis* (Stemberger & Gilbert, 1987).

Uno de los aspectos sobresalientes detectados durante esta parte de los experimentos fue que con *B. rubens*, *B. calyciflorus*, y *P. patulus*, las tasas C/A e I/A, se acercan a la unidad, mientras que los valores de dichas tasas con las otras dos especies; más espinosas, son más bajas, probablemente asociadas con las dificultades para asir y tragar, en concordancia con lo enunciado por Guiset (1977), respecto a los balances entre ganancias e inversiones que implica la

depredación. Un valor bajo en la razón “I/E” podría reflejar la una inversión cuantiosa energética para el rotífero carnívoro (Begon & Mortimer, 1986).

El efecto disuasivo de la longitud de las espinas se aprecian también ante los mayores valores relativos de captura e ingesta obtenidas para *P. patulus*, comparados con de su especie hermana *P. macracanthus* (Sarma & Nandini, 2002).

Los valores de encuentros de *P. macracanthus* con *A. sieboldii*, que en términos absolutos fueron los más bajos de todo el grupo de presas, quizá estuvieron asociados a patrones natatorios complicados para el depredador, debido a que este braquiónimo es una especie perteneciente al ticoplancton (Sarma & Nandini, 2002).

Por tanto, acorde con Iyer & Rao (1996), el hecho de haber obtenido valores significativos en las pruebas de análisis de varianza (tabla 3), indica que las discrepancias entre tipos de presas, en cada una de las etapas diferentes etapas del proceso, pero en especial en los números de encuentros, pueden explicarse por los patrones natatorios de cada especie.

Como apoyo también puede mencionarse que los pobres valores que se obtuvieron al cuantificar los índices C/A, para las especies espinosas, pueden atribuirse a que, aún después de la captura, el rechazo de la víctima es una posibilidad; pues tragarla tampoco es algo que se produzca en automático, de hecho, para que una presa pudiera ser ingerida, sus espinas deberían orientarse de manera que no produjesen daños a los delicados tejidos de *A. sieboldii*

(Williamson, 1983).

Respuesta funcional

Independientemente del tipo de presa, *A. sieboldii* desarrolló, en cada caso, respuestas funcionales con curvas del Tipo II (gráfica 2); los datos son congruentes con los valores obtenidos por Nandini & Sarma (1999), y muestran que los depredadores, terminaron por alcanzar valores asintóticos en el número de presas ingeridas, sin importar incrementos y disponibilidad de presas. Tales respuestas se observaron con mayor claridad en *B. rubens*, *P. patulus* y *B. calyciflorus*, en las que los incrementos ascendentes en el consumo de braquiónidos se sostienen por lapsos más prolongados y las densidades de saturación del depredador se alcanzaron con valores mayores.

La meseta en el número de ingestas por parte de *A. sieboldii* se presentó pronto para las especies con grandes espinas (*P. mcracanthus* y *B. havanaensis*), datos consecuentes con los obtenidos en estudios similares realizados por Salt (1977) e Iyer & Rao (1996). Lo que abona a favor de las ya mencionadas dificultades físicas y el mayor gasto energético que implicó manejar e ingerir individuos con morfología punzante e injuriosa, tal como lo demostraron Iyer & Rao en 1989.

Preferencia alimenticia

El análisis de α Manly (gráfica 3) puso en evidencia que *A. sieboldii* no tuvo preferencia por cualquiera de los braquiónidos, ya que en ninguna de las concentraciones de presas, el orden se repitió, ni fue positiva en todas las

ocasiones (tabla 4). Acaso, de manera somera, podría asumirse que existió cierta propensión hacia *B. calyciflorus*, ya que en cuatro de las valoraciones, tres dieron índices que indican predilección y la cuarta fue neutra. Los estudios realizados por Nandini *et al.* (2003), respaldan tales resultados.

Para *B. havanaensis*, en tres de las cuatro concentraciones se produjeron índices inferiores a 0.2 y la cuarta resultó neutra, sin ninguna preferencia positiva (tabla 4). Es posible que además de las grandes espinas, la escasa corporeidad, como ya se mencionó previamente, ocasionó el desdén del depredador (Sarma, 1993).

La falta de alguna tendencia definida en las preferencias de los aspláncnidos es consistente con los resultados obtenidos por Iyer & Rao en 1996, cuando establecieron que *A. sieboldii* es un depredador polífago, poco selectivo, por lo que en realidad su preferencia parece estar asociada, tanto a factores ambientales abióticos, como al tipo de clon al que pertenece el depredador e incluso, al morfotipo que pertenece.

Respuesta numérica

Los valores asociados al crecimiento poblacional de *A. sieboldii* son de tipo inverso a las longitudes de las espinas de las presas. Lo cual pudo observarse con *B. havanesis* y *P. macracanthus*. La inversión energética para la cacería es concomitante con la dificultad que entraña realizar un proceso exitoso. Las curvas de crecimiento poblacional del depredador ante las especies más espinosas

fueron también las de menor pendiente (gráfica 4) y también de menores valores máximos del tamaño de la población (gráfica 5) (Iyer & Rao, 1996).

Es notorio que en las curvas de crecimiento poblacional obtenidas con *B. havanaensis*, sin importar su densidad, mostraron los valores menores de todo el conjunto, de hecho, apenas pueden notarse las diferencias entre las curvas asociadas a cada una de sus densidades (1, 2, 4 y 8 ind./mL), estos resultados son similares a los obtenidos en 2002 por Sarma *et al.*

Por otro lado, ante dos especies en las que la longitud espinosa es similar *P. macracanthus* y *B. havanaensis*, los valores máxima abundancia para el depredador son superiores con la primera presa, aún cuando los individuos de la segunda especie fueron más fáciles de contactar, como se observó en el experimento de voracidad/vulnerabilidad, datos congruentes con las demostraciones realizadas por Sarma y colaboradores (1998), al estudiar las relaciones entre la disponibilidad de alimento y los picos de crecimiento de las poblaciones de depredadores y remiten al efecto del volumen corporal y las relaciones de costo y beneficio (Begon & Mortimer, 1996).

Con excepción de las valoraciones obtenidas con *B. havanaensis*, la respuesta numérica de las poblaciones del depredador con sus presas, se acentúan conforme lo hace la disponibilidad de comida. Principio de validez general para organismos planctónicos, incluidos rotíferos herbívoros y carnívoros, como los aspláncnidos, lo que en realidad se denomina I (Sarma *et al.*, 2002).

Para que las poblaciones de *A. sieboldii* se desarrollen de manera adecuada (tabla 5) requieren cantidades elevadas de presas (Sarma, *et al.*, 1998). La comparación de las tasas de incremento permite apreciar que las tendencias de crecimiento fueron incipientes en la concentración de 2 ind. / mL. y se definieron claramente en las densidades de 4 y 8 ind. / mL., de manera similar a lo ocurrido en estudios previos realizados por Sarma *et al.* (2002).

El agrupamiento obtenido mediante el análisis de Tukey (tabla 6) muestra que los valores responsables de las diferencias significativas con todas las densidades de población se deben en esencia a *B. havanaensis*, que siempre presenta valores ínfimos de crecimiento, datos obtenidos por Sarma *et al.* (2007), al cuantificar el efecto de diferentes morfologías de las presas, avalan los resultados obtenidos.

Tablas de vida

Las curvas de supervivencia generadas pueden clasificarse como cercanas a las llamadas rectangulares o Tipo I, exceptuando la obtenida para *P. macracanthus* que es casi lineal (Rabinovich, 1980).

En el caso de *P. macracanthus*, las muertes se produjeron de manera constante desde el inicio del cultivo y podría suponerse que las grandes y retorcidas espinas de *P. macrcanthus* actuaron, no sólo como elementos disuasivos, sino que además, de acuerdo con lo propuesto por Steremberg & Gilbert en 1987, pudieron ser una causal directa de las muertes de los aspláncnidos al tragar a su presa. Mientras que con las otras cuatro especies de

braquiiónidos, la mortalidad apareció de manera más tardía, lo que podría interpretarse como asociada a los fenómenos de la senectud individual.

Al igual que en la investigación realizada en el 2003 por Sarma y colaboradores, para *A. giordii*; en los resultados aquí presentados pudo detectarse que la fecundidad está fuertemente por el tamaño de las espinas, *P. macracanthus*, fue responsable de las menores productividades, mientras que el resto de las especies generaron valores similares entre sí, destacando que con *B. calyciflorus*, las poblaciones del depredador fueron más prolíficas.

Las diferencias estadísticas relacionadas con la fecundidad se debieron a los parámetros obtenidos para *B. calyciflorus* y *B. havanaensis*; que son significativamente distintos del resto de las especies. De acuerdo con Iyer (1989), el que dos morfologías tan contrastantes como las de los dos braquiiónidos mencionados, produzcan resultados similares podría ser resultado de los ajustes adaptativos individuales de los depredadores, para compensar la penuria nutritiva que representa *B. havanaensis*.

Las tasas reproductivas bruta y neta obtenidas para cada población de los depredadores, para cada especie de presa, siguen un comportamiento similar para ambas tasas. Pero mostraron marcadas diferencias al compararse entre tipos de presa. Tales diferencias, por ejemplo las existentes entre *B. calyciflorus* y *P. macracanthus*, serían imputables a las diferencias entre los tamaños de las espinas tal como lo demostraron tanto Sarma *et al.* (2003).

Los datos obtenidos con *B. havanaensis*, para las tasas reproductivas del predador, indicaron valores más altos que los obtenidos con las otras especies de presas; excluyendo los obtenidos con *B. calicyflorus* (gráficas 8 y 9). Para explicar estos resultados, es necesario mencionar que con frecuencia *A. sieboldii* coexiste con *B. havanaensis*, (Sarma *et al.*, 2007) y, por tanto, como lo menciona Krebs (2009), es posible que en este caso comenzaran a operar un conjunto de procesos cibernéticos, que permitieron a las hembras del depredador compensar ante la baja recompensa energética que el depredador obtiene con dicha presa.

Las elevadas tasas de fecundidad cuando la presa es *B. havanaensis*, de acuerdo con Iyer & Rao (1996), podría inducir que el número de descendientes por hembra simplemente disminuyera, pero también podrían ocasionar que se produzcan gran número de descendientes, a costa de alargar las longevidades medias de las hembras, como puede apreciarse en la gráfica 10.

Cuando se consideran de forma conjunta algunos de los resultados del presente trabajo, como las respuestas funcionales y numéricas, agregando que es un depredador polífago y poco selectivo (Iyer & Rao, 1996), puede considerarse que es menos probable que se produzca la extinción de las poblaciones de sus presas, como si *A. sieboldii* fuese un consumidor prudente.

De manera general, acorde con los experimentos por Nandini *et al.*, en 2003, el conjunto total de resultados apuntó hacia la longitud de las espinas como el principal elemento de efugio contra *A. sieboldii*, sin embargo también se detectó

que otras características como el volumen corporal y los patrones de desplazamiento, influyeron en el desempeño del depredador.

Conclusiones

Las cinco especies de rotíferos herbívoros usados en esta investigación poseen el tamaño y los patrones de natación adecuados para servir como presas de *A. sieboldii* y aunque en todos los casos las espinas resultaron insuficientes ante el proceso predatorio de *A. sieboldii*, su tamaño tuvo efectos determinantes.

El momento crítico del proceso alimenticio de *A. sieboldii*, fue aquel en el que se determinó si se desencadenaba o no, un ataque. La culminación exitosa estuvo relacionada con la percepción del tipo de presa.

Las morfologías punzantes de *P. macracanthus* y *B. havanaensis* fueron responsables de que la saturación del depredador, es decir, la respuesta funcional, se produjera muy bajas densidades de presa.

A. sieboldii mostró que carece de preferencia por alguna de las presas ofrecidas, lo que comprobó que es un depredador polífago y poco selectivo.

Las respuestas numéricas del depredador presentaron patrones relacionados con las longitudes espinosas de las presas; a mayor longitud de las espinas, respecto de la longitud del cuerpo; menores resultaron las tasas de incremento poblacional y los picos de máxima densidad de la población.

Las tasas de incremento poblacional de *A. sieboldii*, fueron siempre mayores ante las especies de braquiónidos relativamente inermes, como *B. calyciflorus* y *B. rubens*, en especial cuando las densidades de dichas presas

fueron elevadas.

Exceptuando lo ocurrido con *P. macracanthus*, las curvas de supervivencia, demostraron que las respectivas mortalidades fueron achacables a los procesos de senectud de los depredadores.

Las bajas tasas de fecundidad que se produjeron cuando *B. havanaensis* fue la presa, desembocaron, a modo de compensación, en periodos reproductivos más prolongados para los aspláncnidos.

El depredador no mostró preferencias y produjo tanto respuestas numéricas, como funcionales; condiciones esenciales con las capacidades de *A. sieboldii* para regular la las poblaciones de sus presas.

Las tasas de natalidad y otros parámetros como los tiempos generacionales, las esperanzas de vida y las longevidades medias de *A. sieboldii*, en general disminuyeron mientras mayores fueron las espinas defensivas de los braquiiónidos.

Cuando las espinas no representaron un disuasivo determinante, a mayor volumen corporal de las presas *A. sieboldii*, proliferó con mayor eficiencia

En resumen, en las presas usadas, la presencia de espinas y su longitud son las principales variables que determinan el éxito del comportamiento predatorio y las variables demográficas de *A. sieboldii*, ya que a mayor longitud de las espinas, menor eficiencia del depredador.

Bibliografía

1. Anonymous. 1985. THE ACUTE TOXICITY OF EFFLUENTS TO FRESHWATER AND MARINE ORGANISMS. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
2. Arndt H. 1993. ROTIFERS AS PREDATORS ON COMPONENTS OF THE MICROBIOLOGICAL WEB (BACTERIA, HETEROTROPHIC FLAGELLATES, CILIATES) A REVIEW. *Hydrobiologia*. 255/256: 231-246.
3. Barnes R., P. Callow, P. Olive, D. Golding & J. Spicer. 2001. THE INVERTEBRATES: A SYNTHESIS. 3th edition. Blackwell publishing. Australia. pp. 66 – 99.
4. Beauchamp P. de. 1952. UN FACTEUR DE LA VARIABILITE CHEZ LES ROTIFERS DU GENERE *Brachionus*. *Comptes Rendus des Séances Acad. Sci.* 234: 573-75.
5. Begon M. & M. Mortimer. 1986. POPULATION ECOLOGY: A UNIFIED STUDY OF ANIMALS AND PLANTS. 2nd. Edition. Sinauer Associates inc. Publishers. USA. 219 pp.
6. Begon M., J. Harper & C. Townsed. 1990. BIOLOGY: INDIVIDUALS, 7POPULATIONS AND COMMUNITIES. 2^a Ed. Blackwell Scientific, Boston. 941 pp.
7. Borowitzka M. & L. Borowitzka. 1988. MICRO-ALGAL BIOTECHNOLOGY. Cambridge University Press. London.
8. Brandl Z. & C. Fernando. 1975. FOOD CONSUMPTION AND UTILIZACIÓN IN TWO FRESHWATER COPEPODS (*Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*). *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 60: 2505-10.

9. Cain M., W. Bowman, & S. Hacker. 2008. ECOLOGY. Sinauer Associates inc. USA pp 260 -281.
10. Conde-Porcuna J. & SSS. Sarma. 1995. PREY SELECTION BY *Asplanchna girodi* (Rotifera): THE IMPORTANCE OF PREY DEFENCE MECHANISMS. Freshwat. Biol. 33: 101-08.
11. De Paggi J. 2002. ROTIFERA (VOL. 6); FAMILY ASPLANCHNIDAE (ECKSTEIN, 1883). In: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia. Guide to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Nogardy T. & H. Segers (Eds.) Backhuys publishers. The Hague. 18. 1-27.
12. Dodson S. 1970. COMPLEMENTARY FEEDING NICHES SUSTAINED BY SIZE-SELECTIVE PREDATION. Limnol. Oceanogr. 15: 131-37.
13. Dumont H., S.S.S. Sarma & A. Ali 1995. LABORATORY STUDIES ON THE POPULATION DYNAMICS OF *ANURAEOPSIS FISSA* (ROTIFERA) IN RELATION OF A FOOD DENSITY. Freshwater Biology 33, 39-46.
14. Ejsmont-Karabin J. 1974. STUDIES ON THE FEEDING OF PLANKTONIC POLYPHAGE *Asplanchna priodonta* GOSSE (ROTATORIA). Ekol. Pol. 26:311-317.
15. Fedorenko A. 1975. FEEDING CHARACTERISTICS AND PREDATION AND IMPACTS OF *Chaorobus* (Diptera, Chaoboridae) LARVAE IN A SMALL LAKE. Limnol. Oceanogr. 16: 250-58.
16. Gilbert J. 1976. SELECTIVE CANNIBALISM IN THE ROTIFER *Asplanchna sieboldi*: CONTACT RECOGNITION OF MORPHOTYPE AND CLONE. Proc. Natl. Acad. Sci. 73:3233-3237.

17. Gilbert J. 1980a. FEEDING IN THE ROTIFER *Asplanchna*: BEHAVIOUR, CANNIBALISM, SELECTIVITY, PREY DEFENSES, AND IMPACT ON ROTIFER COMMUNITIES. (Ed. W. Kerfoot) Special Symposium. Vol. 3. American Society of Limnology And Oceanography. University Press of New England. London. England. pp. 158-172.
18. Gilbert J. 1980b. FURTHER OBSERVATIONS ON DEVELOPMENTAL POLYMORPHISM AND ITS EVOLUTION IN THE ROTIFER *Brachionus calyciflorus*. *Freshwater Biol.* 10: 281-284.
19. Gilbert J. 1999. KAIROMONE-INDUCED MORPHOLOGICAL DEFENSES IN ROTIFERS. *The Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. (Eds. R. Tollrian & C.D. Harvell). Princeton University Press. Princeton. NJ. pp. 127-141.
20. Gophen M. 1977. FOOD AND FEEDING HABITS OF *Mesocyclops leuckarti* (Claus) IN LAKE KINNERET (ISRAEL). *Freshwater Biol.* 7: 513-18.
21. Guiset A. 1977. STOMACH CONTENTS IN *Asplanchna* AND *Ploesoma*. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 8:126-129.
22. Iyer N. & T. Rao 1996. RESPONSES OF THE PREDATORY ROTIFER *Asplanchna intermedia* TO PREY SPECIES DIFFERING IN VULNERABILITY: LABORATORY AND FIELD STUDIES. *Freshwater Biology.* 36:521-533.
23. Iyer N. 1989. BIOLOGY OF THE PREDATOR ROTIFER, *Asplanchna*: A REVIEW AND SOME FIELD AND LABORATORY STUDIES. Dissertation submitted to the University of Delhi in partial fulfilment for the degree of master of Philosophy.

24. Kerfoot W., D. Kellogg & J. Strikler. 1980. VISUAL OBSERVATIONS OF LIVE ZOOPLANKTERS: EVASION, ESCAPE, AND CHEMICAL DEFENSES. (Ed. W. Kerfoot) Special Symposium. Vol. 3. American Society of Limnology And Oceanography. University Press of New England. London. England. pp.10-27.
25. Krebs Ch. 1999. ECOLOGICAL METHODOLOGY. 2nd edition. Addison Wesley Educational Publishers Inc. 745 pp.
26. Krebs Ch. 2009. ECOLOGY: THE EXPERIMENTAL ANALYSIS OF DISTRIBUTION AND ABUNDANCE. 6th edition. Benjamin Cummings ed. pp. 188 – 207.
27. Lampert W. & U. Sommer (2007) LIMNOECOLOGY. 2nd Ed. Oxford University Press 335 pp.
28. Margalef R. 1981. ECOLOGÍA. Ed. Planeta. España. pp. 166-77.
29. Murdoch W. & J. Bence. 1987. GENERAL PREDATORS AND UNSTABLE PREY POPULATIONS. Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. (Eds. C. Kerfoot & A. Sih). University Press of New England. Hanover. H.N. pp. 17-30.
30. Nandini S. & S.S.S. Sarma 1999. EFFECT OF STARVATION TIME ON THE PREY CAPTURE BEHAVIOR, FUNCTIONAL RESPONSE AND POPULATION AND POPULATION GROWTH OF *Asplanchna sieboldi* (ROTIFERA). Freshwater Biology. 42,121-130.

31. Nandini S., R. Pérez-Chávez & S.S.S. Sarma. 2003. THE EFFECT OF PREY MORPHOLOGY ON THE FEEDING BEHAVIOR AND POPULATION GROWTH OF THE PREDATOR ROTIFER *Asplanchna sieboldi*: A CASE STUDY USING FIVE SPECIES OF *Brachionus* (ROTIFERA) *Freshwater Biology*. 48, 2131- 2140.
32. Nogrady T., R. Wallace & T. Snell 1993. GUIDES TO THE IDENTIFICATION OF THE INVERTEBRATES OF THE CONTINENTAL WATERS OF THE WORLD. ROTIFERA. VOL. 1: BIOLOGY, ECOLOGY AND SISTEMATICS. (Ed.H. J. Dumont.) SPB Academic publishing bv. 141 pp.
33. Pastor J. 2008. MATHEMATICAL ECOLOGY OF PPOPULATIONS AND ECOSYSTEMES. Wiley Bkackwell. 344 pp.
34. Pianka E. 1982. ECOLOGÍA EVOLUTIVA. Ed. Omega. España. 365 pp.
35. Rabinovich J.E. 1980. INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA DE POBLACIONES ANIMALES. CNEB CECSA México. pp. 105 – 165.
36. Salt, G. *et al.* 1978. TROPHI MORPHOLOGY RELATIVE TO FOOD HABITS IN SIX SPECIES OF ROTIFERS (*Asplanchnidae*). *Trans. Am. Microsc.* 97: 469-85.
37. Sarma SSS. & S. Nandini. 2002. COMPARATIVE LIFE TABLE DEMOGRAPHY AND POPULATION GROWTH OF *Brachionus macracanthus*, DADAY, 1905, AND *Platyias quadricornis*, EREHENBERG, 1832, (ROTIFERA. BRACHIONIDAE). *Acta Hydrochim. Hydrobiol.* , 2002, vol. 30, pp 128-140.
38. Sarma SSS. & S. Nandini. 2007. SMALL PREY SIZE OFFERS IMMUNITY TO PREDATION: A CASE STUDY ON TWO SPECIES OF *Asplanchna* (ROTIFERA). *Hydrobiologia* (2007) 593:67-76.

39. Sarma SSS. 1987. EXPERIMENTAL STUDIES ON THE ECOLOGY OF *Brachionus patulus* (O.F. Müller) (Rotifera) IN RELATION TO FOOD, TEMPERATURE AND, PREDATION. Ph. Thesis, University of Delhi, Delhi.
40. Sarma SSS. 1993. FEEDING RESPONSES OF *Asplanchna brightwelli* (ROTIFERA): LABORATORY AND FIELD STUDIES. *Hidrobiologia*. 255/256: 275-282.
41. Sarma SSS. 1996. ROTIFER ECOTOXICOLOGY: LABORATORY MANUAL. U.N.A.M., E.N.E.P., Iztacala, México 189 pp.
42. Sarma SSS., L Pavón-Meza & S. Nandini. 2003. COMPARATIVE POPULATION GROWTH AND LIFE TABLE DEMOGRAPHY OF THE ROTIFER *Asplanchna giordi* AT DIFFERENT PREY (*Brachionus calyciflorus* AND *Brachionus havanensis*) (ROTIFERA) DENSITIES. *Hydrobiologia* 491:309-320.
43. Sarma SSS., Nandini S. & H. Dumont 1998. FEEDING PREFERENCE AND POPULATION GROWTH OF *Asplanchna brightwelli* (ROTIFERA) OFFERED TWO NON-EVASIVE PREY ROTIFERS. *Hydrobiologia*, 361: 77-87.
44. Sarma SSS., P. Larios & S. Nandini 2002. POPULATION GROWTH OF *Asplanchna sieboldi* FED *Brachionus calyciflorus* AND *Brachionus patulus* (ROTIFERA) RAISED ON ALGA (*Chlorella vulgaris*) AND YEAST (*Saccharomyces cerevisiae*). *Hydrobiologia* 467:63-69.
45. Sarma SSS., R. Arevalo & S. Nandini. 1998. INFLUENCE OF FOOD (*Chlorella vulgaris*) CONCENTRATION AND TEMPERATURE ON THE POPULATION DYNAMICS OF *Brachionus calyciflorus* Pallas (ROTIFERA): ISOLATED FROM A SUBTROPICAL SUBTROPICAL RESERVOIR IN MÉXICO. *Ciencia ergo sum* 5 (1): 77-81 (México).

46. Sarma SSS., S. Nandini & R. Arevalo-Stevenson. 1998. NUTRITIONAL QUALITY OF PREY (*Brachionus calyciflorus*) AFFECTS THE POPULATION GROWTH OF PREDATORY ROTIFERS (*Asplanchna sieboldi*) (ROTIFERA). *Hidrobiológica* 8 (1) 73-80.
47. Saunders J. & Lewis W. 1988. DYNAMICS AND CONTROL MECHANISMS IN A TROPICAL ZOOPLANKTON COMMUNITY. *Ecol. Monogr.* 58: 337-53.
48. Sih A. 1987. PREDATORS AND PREY LIFE STYLES: AN EVOLUTIONARY AND ECOLOGY OVERVIEW. *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities.* (Eds. C. Kerfoot & A. Sih). University Press of New England. Hanover. H.N. pp. 203-224.
49. Soberón M. J. 1989. ECOLOGÍA DE POBLACIONES. Colección: La ciencia desde México. # 82. SEP. FCE. México. 148 pp.
50. Stemberger R. & J. Gilbert. 1987. DEFENSES OF PLANKTONIC ROTIFERS AGAINST PREDATORS. *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities.* (Eds. C. Kerfoot & A. Sih). University Press of New England. Hanover. H.N. pp. 227-239.
51. Taylor B. 1980. SIZE-SELECTIVE PREDATION ON ZOOPLANKTON. (Ed. W. Kerfoot) *Special Symposium. Vol. 3. American Society of Limnology And Oceanography.* University Press of New England. London. England. pp. 377-87.

52. Van Donk E., M. Lürling & W. Lampert. 1999. CONSUMER-INDUCED CHANGES IN PHYTOPLANKTON: INDUCIBILITY, COSTS, BENEFITS, AND IMPACTS ON GRAZERS, p. 89-103. In R. Tollrian and C. Havell [Ed.], The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton Univ. Press. 383 pp.
53. Wallace R. & H. Smith. 2009. ROTIFERA. In: Plankton of inland waters: a derivative of encyclopaedia of inland waters. Academic press. pp. 183 – 197.
54. Wang Xu & Juan C. 2008. PREDATORY ROTIFER *ASPLANCHNA BRIGHTWELLII* MEDIATED COMPETITION OUTCOME BETWEEN *BRACHIONUS CALYCIFLORUS* AND *BRACHIONUS PATULUS* (ROTIFERA). *Hydrobiologia*. 610, 1: 131-1.
55. Wetzel R. 2001. LIMNOLOGY: LAKE AND RIVER ECOSYSTEMS. 3th edition. Academic press. USA. pp. 436 – 439, 825 -843.
56. Williamson C. & J. Gilbert. 1980. VARIATION AMONG ZOOPLANKTON PREDATORS: THE POTENTIAL OF *Asplanchna*, *Mesocyclops*, AND *Cyclops* TO ATTACK, CAPTURE, EAT VARIOUS ROTIFER PREY. Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. (Eds. C. Kerfoot & A. Sih). University Press of New England. Hanover. H.N. pp. 227-239.
57. Williamson C. 1983. INVERTEBRATE PREDATION OF PLANKTONIC ROTIFERS. *Hydrobiologia*. 104: 385-396.
58. Zaret T. 1972. PREDATORY-PREY INTERACTION IN A TROPICAL LACUSTRINE ECOSYSTEM. *Ecology*. 53: 248-57.
59. Walsh E. Disponible en: http://www.utep.edu/rotifers/bio/F_Asplanchnidae.html (6/VIII/2015).

Anexo A

Método de “Jack-knife”. Usado por Sarma & Dumont (1985) en estudios realizados con *A. giordi*.

En este caso, el valor de “r”, se calculó tratando todas las réplicas como una población (usando la ecuación de Euler), donde cada vez una de las réplicas es excluida para calcular la tasa de crecimiento (de lo que resulta; r_1, \dots, r_n). En este proceso, los pseudovalores de “Jack-knife” son calculados para cada subgrupo derivado de los datos originales. Por ejemplo, si en un estudio que produce una tabla de vida; existen seis réplicas (designadas mediante letras de la “A” a la “F”) que son usadas y cada réplica consta de únicamente una prueba original, entonces los valores de “r” (designados como; $r_1, r_2, r_3, r_4, r_5, r_6$), son derivados, usando la ecuación iterativa, de la siguiente forma:

Para

$$r_{\text{all}} : A+B+C+D+E+F$$

$$r_1 : A+B+C+D+E$$

$$r_2 : A+B+C+D+F$$

$$r_3 : A+B+C+E+F$$

$$r_4 : A+B+D+E+F$$

$$r_5 : A+C+D+E+F$$

$$r_6 : B+C+D+E+F$$

Cada uno de los pseudovalores de jack-knife es derivado de:

$$\hat{r}_j = n \cdot r_{\text{all}} - (n-1) \cdot r_n$$

Donde, $r_n = r_1, r_2, r_3, \dots, r_6$

El valor promedio de La tasa de incremento de la población, mediante este procedimiento, es obtenido de:

$$r = \frac{1}{n} \sum_{16} \hat{r}_j$$

El error típico de para los pseudovalores de “jack-knife”, se obtiene de:

$$Et = \sqrt{(s^2/n)}$$

Donde s^2 es la varianza de los pseudovalores de “Jack-knife”.