



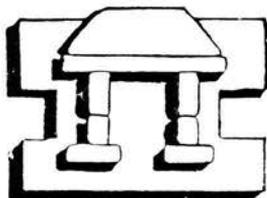
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

INTERACCIONES COMPETITIVAS ENTRE
ROTIFEROS (*Brachionus angularis*, *Brachionus*
havanaensis y *Anuraeopsis fissa*) HERBIVOROS:
LA IMPORTANCIA DE CONCENTRACION DE
ALIMENTO Y DENSIDAD INICIAL.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
JOSE LUIS FRANCO TELLEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. S.S.S. SARMA



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEXICO.

ABRIL, 2003



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

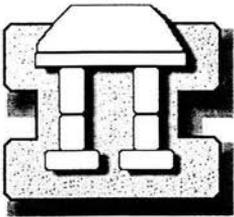


UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

INTERACCIONES COMPETITIVAS ENTRE ROTIFEROS
(*Brachionus angularis*, *Brachionus havanaensis* y *Anuraeopsis
fissa*) HERBIVOROS: LA IMPORTANCIA DE
CONCENTRACIÓN DE ALIMENTO Y DENSIDAD INICIAL.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G O
P R E S E N T A
JOSE LUIS FRANCO TELLEZ



DIRECTOR DE TESIS: DR. S. S. S. SARMA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO. ABRIL, 2003

Dedicatoria

El presente trabajo representa uno de los mayores logros en mi vida, el cual dedico a quienes has sido muy importantes a lo largo de este arduo y duro camino y que me ha ayudado a formarme como persona.

A mi esposa

Paola, por ser mi pareja, compañera, amiga, por el amor y la motivación que siempre me ha brindado, por significar una parte importante de mi vida con la cual he compartido momentos inolvidables.

A mi hijo

José Eduardo, por llenar de alegría mi vida con sus ocurrencias y sus inagotables travesuras.

A mis padres

Yolanda y Adalberto, por mi existencia, por su comprensión y cariño que siempre me han brindado, por los sacrificios que realizaron durante mi formación académica. Los quiero mucho aunque sea poco expresivo.

A mis hermanos

Israel y Diego, con quien he compartido momentos buenos y malos, aunque ahora cada uno tenga un camino, seguimos unidos.

AGRADECIMIENTOS

A mis sinodales

Dr. S. S. S Sarma, Dra. Nandini S., Dr. Sergio Chazaro., M.C. Alba Márquez y M.C. José Luis Gama
Deseo brindar mi más sincero agradecimiento a los profesores que me apoyaron en la revisión del presente trabajo y que gracias a su experiencia me supieron orientar con sus pertinentes observaciones para darle sentido a las oraciones.

A mis compañeros de trabajo

Agradezco el apoyo de todos mis cuates de Aceros Corsa, así como las facilidades proporcionadas por el ing. Sergio Castro y Sr. Gustavo Cevallos.

A mis compañeros de laboratorio

A toda la gente que realiza alguna investigación en el laboratorio de Zoología Acuática deseo brindar mi más sincero agradecimiento, por los consejos que me ayudaron a resolver los problemas derivados de este trabajo.

También quiero agradecer al Proyecto PAPIIT - IN204101 por el apoyo económico que brinda a este laboratorio.

ÍNDICE IZT.

	Página
1. Resumen	
2. Introducción	1-9
2.1 Generalidades	1
2.1.2 Taxonomía	1-2
2.1.3 Características	2-3
2.1.4. Reproducción	3-4
2.1.5. Alimentación	4-5
2.2 Importancia	5-6
2.3 Biomasa	6
2.4 Distribución	7
2.5 Competencia	7-9
3. Justificación	9
4. Objetivos	10
4.1 Objetivo general	10
4.2 Objetivos particulares	10
5. Hipótesis	10
6. Antecedentes	10-11
7. Materiales y métodos	11-13
7.1 Alimento	11
7.2 Organismos	11-12
7.3 Diseño experimental	12-13
8. Resultados	14-40
8.1 Crecimiento poblacional	14-25
8.2 Densidad máxima	25-30
8.3 Día de abundancia máxima	30-35
8.4 Tasa de crecimiento poblacional	35-40
9. Discusión	41-49
10. Conclusiones	49
11. Referencias	50-54
12. Apéndices	55
12.1 Apéndice 1	55-56
12.2 Apéndice 2	56
12.3 Apéndice 3	56
12.4 Apéndice 4	57

1. Resumen

La competencia de rotíferos es reconocida como una de las fuerzas más importantes en la estructura acuática de un ecosistema. Y esta es influenciada por varios factores como la talla del cuerpo, hábitos alimenticios, tipo de alimento, calidad nutricional, temperatura, concentración del alimento y densidad de inoculación inicial, además de la tasa de crecimiento poblacional. Los rotíferos son un excelente modelo para estudios poblacionales, sin embargo existe una laguna en el entendimiento de las interacciones competitivas entre rotíferos. Dado lo anterior se estudio el efecto de diferentes niveles de alga (*Chlorella vulgaris*) y densidades de inoculación sobre el resultado de competición entre los rotíferos *A. fissa*, *B. angularis* y *B. havanaensis*. Los experimentos fueron llevados a cabo en vasos transparentes cada uno con 20 ml de medio EPA. Se usaron tres concentraciones de alga 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél. ml⁻¹, y para cada nivel de alga se utilizaron diferentes proporciones de densidad de inoculación inicial (100%, 75%, 50% y 25% ind. ml⁻¹). Los experimentos de crecimiento poblacional fueron terminados durante el día 20. Independientemente de la densidad inicial de inoculación, un incremento en la concentración de alimento resultó en un incremento en la abundancia poblacional de las tres especies. Independientemente de la concentración de alimento *A. fissa* alcanzó los más altos picos de abundancia, sin embargo, solamente en el nivel bajo de alimento y con la presencia de *B. angularis* fue sacado de competencia. Con el aumento en el nivel de alimento, de las tres proporciones iniciales fue en la más alta densidad inicial donde en la mayoría de los casos coexistieron desde el inicio hasta el fin del experimento, aunque una especie disminuía su abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional. En la mayoría de los casos, los niveles de alimento y densidades iniciales favorecieron a una más alta abundancia máxima de *A. fissa* que las otras especies, lo que sugiere que en la naturaleza un pequeño rotífero como *A. fissa* podría colonizar cuerpos de agua oligotróficos con más éxito que *Brachionus* más grandes.

2. INTRODUCCIÓN

2.1 Generalidades

Los reservorios de agua dulce como embalses y lagos, constituyen entidades aptas para el establecimiento de complejos ecosistemas acuáticos constituyendo así un excelente hábitat para comunidades bentónicas, nectónicas y planctónicas. El plancton es la comunidad que vive suspendida en el seno del agua. Los organismos planctónicos en general se caracterizan por su pequeño tamaño, que varía desde unos pocos micrómetros hasta unos milímetros (Margalef, 1983; González, 1988). El plancton se divide en dos grupos: el fitoplancton y el zooplancton, este último es un elemento importante en la transmisión de energía acumulada por el fitoplancton, bacterias y detritus hacia otros niveles tróficos y está representado principalmente por protozoos, rotíferos y crustáceos (Margalef, 1983).

Los lagos, embalses y charcos temporales, en los últimos tiempos han sido motivo de numerosos estudios ecológicos, lo que ha permitido conocer mejor su organización y comportamiento. Estos cuerpos de agua también se han convertido en una fuente importante para la obtención de organismos principalmente zooplanctónicos como rotíferos, cladóceros y copépodos para su estudio en condiciones controladas de laboratorio, con el fin de conocer su historia de vida y comportamiento bajo condiciones de competencia y depredación entre otros (Margalef, 1983; González, 1988; Dodson y Frey, 1991; Lampert y Sommer, 1997).

2.1.2 Taxonomía

Los componentes animales de las aguas dulces constituyen una extraordinaria diversidad de organismos representantes de casi todos los grupos taxonómicos (Wetzel, 1981), sin embargo, solo son tres los grupos principales del plancton de estas aguas: los rotíferos y dos subclases de los crustáceos, los cladóceros y los copépodos (Wetzel, 1981). De los rotíferos hay unas 2000 especies descritas procedentes de lagos, pantanos, charcas y corrientes quietas de agua dulce (aproximadamente un 95%) y de todas las regiones litorales marinas, así como de medios semi-terrestres, zanjas lodosas, en los canales de las

calles, en los charcos de los corrales e incluso entre los musgos y líquenes (Storer, *et al.*, 1975; Meglitsch, 1978; Marshall, 1980; Barth, 1982).

Generalmente la taxonomía más aceptada sobre rotíferos es la que se encuentra en todos los tratados modernos en sistemática y clasificación (apéndice 1), Basada en Koste (1978) y modificada por Pennak (1989) (Nogrady *et al.*, 1993).

2.1.3 Características

Si bien el número de grupos zoológicos importantes en el plancton de agua dulce es pequeño, tienen, en cambio, la ventaja que cada uno de ellos presenta de manera exagerada algún rasgo de adaptación, que depende en parte de sus dimensiones y longevidad, (Margalef, 1983). Los rotíferos (Rotifera o *Rotatoria*) constituyen uno de los más importantes, grupos de invertebrados metazoos microscópicos (5 a 2000 μm) (Margalef, 1983).

Estos organismos suelen desplazarse en el agua en línea recta, como resultado del movimiento rotatorio de los cilios de la corona (de allí el nombre de rotaria), también se desplazan a saltos, impulsando el cuerpo con el movimiento batiente de apéndices móviles que los hacen avanzar distancias equivalentes a varias veces la longitud de su cuerpo (Wetzel, 1981).

Los rotíferos en general poseen dos características distintivas: la región apical (cabeza) es una región ciliada llamada corona, utilizada en la locomoción y la obtención de alimento. En los adultos de algunas familias la ciliatura se reduce y la corona es remplazada por una estructura en forma de embudo (infundíbulo) en el fondo del cual se encuentra la boca. A lo largo del margen del infundíbulo y en la mayoría de las especies se aprecia entonces una serie de setas largas (sedas) (Nogrady *et al.*, 1993).

La segunda característica universal se encuentra en la parte anterior invaginada del tubo digestivo, que contiene piezas rígidas masticadoras conocidas como mástax. Este posee un juego complejo de mandíbulas rígidas llamada trophí, puede ser asimétrico como otras

partes de la anatomía de los rotíferos, y entonces la simetría o la torsión del animal se manifiesta en la natación con una trayectoria helicoidal. (Margalef, 1983). El mástax es una estructura que tiene significado taxonómico (para caracterizar familias, géneros y a menudo especies) y ecológico; consiste de una parte impar, el fulcrum con dos ramas, y un par de piezas móviles, cada un de las cuales consiste en un soporte (manubrio), terminado por una especie de diente articulado (uncus) (Wetzel, 1981; Margalef, 1983; Nogrady *et al.*, 1993). La estructura de las mandíbulas esta adaptada según el tipo de alimento utilizado y las costumbres alimenticias. Los tipos de mandíbulas de los rotíferos son: 1) Maleado: sirve para atrapar comida; 2) virgrado: sirve para agujerar a la presa; 3) Cardado: utilizado para succionar; 4) forcipado: es utilizado para atraer a la presa hacia la faringe; 5) incudado: mandíbula prensil, que después de evaginarse mete la presa a la boca; 6) ramado: utilizado para moler; 7) uncinado: se utiliza para lacerar organismos o detritus atrapados en el mástax (Meglitsch, 1978).

La parte posterior del cuerpo termina en un pie o cola postanal de conformación variable más o menos móvil, frecuentemente acanalado en pinza, con dedos y a veces con espolones preapicales (Margalef, 1983). Presentan una cutícula que los recubre, generalmente es delgada y flexible, pero en algunos esta engrosada y rígida, denominándose en este caso lóriga; la lóriga es de gran importancia taxonómica en algunos grupos (Wetzel, 1981).

2.1.4 Reproducción

Estos organismos presentan sexos separados (Russel- Hunter, 1979), los machos son más pequeños que las hembras (Lutz, 1986) y ciertas estructuras, como la cloaca, están degeneradas o ausentes en aquellos (Barnes, 1987). Los rotíferos, salvo pocas excepciones, se multiplican rápidamente por vía asexual en condiciones favorables, son relativamente móviles y comen indiscriminadamente, su fenogénesis esta muy influida por las condiciones bajo las cuales se desarrollan, plasticidad que se manifiesta de manera muy notable en su ciclomorfosis, con un aspecto distinto de los individuos en generaciones sucesivas (Margalef, 1983).

Estos organismos son dioicos y se reproducen solamente por gametos, pero en muchas especies los huevos no fecundados se desarrollan partenogenéticamente (Ville, 1970) en cuyo caso no se conocen machos o se reproducen solo rara vez. Cuando se reproducen machos, estos son pequeños y de vida corta, ya que su aparato digestivo es vestigial o ausente. Así que los machos son siempre haploides y en los testículos se madura el semen. El extremo del espermiducto se modifica en un órgano copulador que insemina a las hembras atravesando su pared del cuerpo (impregnación hipodérmica) (Nogrady *et al.*, 1993). Las hembras poseen un único y gran ovario (Marshall, 1980) y en diferentes estaciones suelen producir dos clases de huevos, amíctico o de verano y mictico o de invierno. Los primeros tienen una cubierta delgada, no pueden ser fecundados y se convierte por partenogénesis en una hembra amíctica; en aguas favorables puede producirse una serie de generaciones de esta manera ya que durante la maduración no hay meiosis típica y los huevos son haploides. Cuando ocurre algún cambio en las condiciones ambientales, todavía no precisado con exactitud, se origina una generación en que las hembras son morfológicamente diferentes y ponen huevos haploides que también poseen cascara delgada y que si no son fecundados, se desarrollan en machos por partenogénesis, pero que si son fecundados secretan cascarones gruesos y resistentes como los quistes de los protozoos. Estos necesitan un periodo de reposo y pueden permanecer en vida latente durante largos periodos de tiempo, pueden sobrevivir a la desecación y a la congelación, y pueden ser arrastrados por el viento o transportados en las patas o plumas de las aves hasta un medio favorable (Storer, 1975; Barnes, 1987; Nogrady *et al.*, 1993).

2.1.5 Alimentación

La mayoría de los rotíferos libres son omnívoros alimentándose de todos los miembros del plancton (principalmente material detritico y bacterias, así como de pequeñas algas) que son conducidos a la proximidad de su boca por las corrientes de agua generadas por los cilios de la corona. Gran cantidad de las partículas que consumen son muy pequeñas, por lo general menores de 12 μm de diámetro (Wetzel, 1981). Existe una gran variedad en el tamaño de las partículas alimenticias consumidas por los rotíferos, con una clara separación de las especies en grupos según tamaño, en relación con los nichos de alimento disponible, esta separación concuerda con la presencia simultánea de diversas especies dentro de la

zona pelágica de los lagos. Es probable que los nichos separados dentro de la comunidad planctónica particulada, sean adecuados para permitir la coexistencia de las especies sin que se produzcan severas interacciones competitivas que podrían suponer la eliminación de determinados componentes de la comunidad de rotíferos (Margalef, 1983). Algunos son depredadores, disparan su mástax como pinzas para cortar y macerar, algas, rotíferos y pequeños crustáceos zooplancticos. La mayoría tiene la capacidad de adecuar su tamaño al de las partículas de alimento (Margalef, 1983).

2.2 Importancia

Los rotíferos juegan un papel importante como filtradores, alimentadores en suspensión y depredadores de la comunidad planctónica. En la cadena alimenticia forman una importante unión entre el fitoplancton y los carnívoros del zooplancton (Ruttner- Kolisko, 1974; Margalef, 1983; Herzig, 1987). Estos organismos son considerados como el mejor alimento de larvas de peces y crustáceos para su crianza en la acuicultura. Ya que se ha comprobado que los rotíferos ayudan a resolver las necesidades específicas de las larvas de peces en sus primeras capturas de alimento (Barnabé, 1991), después de la reabsorción de la vesícula vitelina, debido a que estos pueden ser ingeridos cuando todavía no pueden comer nauplios de *artemia* (Coll, 1991), lo que les permitirá alcanzar una talla mínima, hasta alcanzar la alimentación artificial. Esta alimentación de primera edad, correspondiente aproximadamente a los veinte primeros días de vida, debe tener las siguientes cualidades: una talla inferior a 400µm en relación con la abertura de la boca de las larvas, la flotabilidad adecuada para asegurar una buena accesibilidad de la nutrición a las larvas planctónicas; una facilidad de captura o de cultivo en medio marino, permitiendo disponer en el momento oportuno de una fuente de nutrición en cantidad suficiente. Aunque no son un componente habitual del zooplancton marino, son los más accesibles de todos los organismos ensayados en acuicultura con este fin (Barnabé, 1991).

La acuicultura como generadora de alimentos es conocida desde hace años en los países orientales con excelentes resultados, sin embargo, en nuestro país es una actividad económica que recientemente ha sido desarrollada. El principio capital en que debe basarse esta actividad es su viabilidad y los factores más relevantes para la obtención de un

beneficio esperado: son, el manejo del proceso reproductivo; Un rápido crecimiento a una talla deseada; una calidad esperada; el control de organismos no deseados y el control de un alimento eficiente y accesible. Tal es el caso de los rotíferos que su cultivo en laboratorio es sencillo y se realiza en un espacio pequeño su ciclo de vida es corto (máximo 21 días). Únicamente se requieren hembras con reproducción asexual, las sepas de las distintas razas son comerciales y pueden adquirirse fácilmente (Castellanos, 1999). Los cultivos de rotíferos se pueden realizar utilizando como alimento microalgas (*Chlorella*, *Dunaliella*, *Platimonas*, *Spirulina*, *Skeletonema*, etc.) levaduras (de tórula, levadura marina, levadura de pan, etc.) o dietas preparadas. El cultivo con levadura resulta el más barato y más cómodo; sin embargo, el valor nutritivo de los rotíferos alimentados con levadura es mucho menor que el de los alimentados con microalgas, ya que el contenido en ácidos altamente insaturados en estos es insuficiente para las larvas de peces (Watanabe *et al.*, 1979, en Coll, 1991).

Por otro lado estos organismos pueden ser utilizados en la evaluación de calidad de agua sin someterla a los laboriosos procedimientos de análisis físico-químicos. La presencia de los rotíferos puede ser fisiológicamente importante en las aguas de desecho, ya que pueden ser responsables de la reducción de lodos orgánicos (Arora, 1961).

2.3 Biomasa

Es probable que en la mayoría de las circunstancias los rotíferos activos limneticos constituyan los elementos dominantes de la productividad zooplanctonica (Wetzel, 1981). Ciertamente no pueden competir en biomasa con los grandes crustáceos, pero su rápida reproducción y veloz tasa de desarrollo, la mas alta del zooplancton, significa que los rotíferos pueden aportar entre el 10 y 40% del total de la producción (Herzig, 1987). Los miembros de este grupo presentan una tasa de reproducción rápida y ocupa todos los ambientes disponibles. Ellos pueden poblar nichos vacantes con extrema rapidez, contribuyendo a los productores primarios (algas y bacterias) en una forma aprovechable para los consumidores secundarios (larvas de insectos y pequeños peces por ejemplo) y lleva a cabo la transformación con gran eficacia, mas del 30% del total de la biomasa de plancton (Nogrady *et al.*, 1993).

2.4 Distribución

Los rotíferos constituyen una gran clase de pseudocelomados dentro de la línea de los asquelmitos, que están distribuidos principalmente en aguas dulces, solo dos géneros y algunas especies se encuentran en el mar (Wetzel, 1981; Nogrady *et al.*, 1993). Su estructura y organización son sencillas, pero notablemente adaptados a las aguas continentales (Armegol, 1982; en Flores, 1997). Aproximadamente 100 especies son completamente planctónicas formando una parte significativa de zooplancton y figurando entre los invertebrados de cuerpo blando más importantes de plancton de ríos y de lagos (Wetzel, 1981). Siendo en su mayoría litorales, un gran número de rotíferos son sesiles y están asociados a un sustrato (Wetzel, 1981). Su tasa de reproducción está tan estrechamente relacionada con la cantidad y la abundancia de alimento disponible, como con la temperatura (Edmonson, 1946, 1965 y King, 1967, Halbach y Halbach-Keup, 1974, en Wetzel 1981). La temperatura influye en las reacciones bioquímicas, la alimentación, el movimiento, la longevidad y la tasa de reproducción (Wetzel, 1981).

La concentración y las características del alimento disponible definen los grupos dominantes cuyas poblaciones se ajustan a las condiciones existentes. Una agua más eutrófica es más rica en fitoplancton en general y, en especial, en sus elementos de menor tamaño, con lo que favorece más a organismos como los rotíferos. De ello derivan consecuencias genéticas, evolutivas y biogeográficas (Margalef, 1983).

2.5 Competencia

La competencia y depredación han sido reconocidas como las fuerzas más importantes en la estructura acuática de un ecosistema. La competencia se torna más importante cuando la depredación es baja, aunque los efectos de la depredación son más rápidos de observar que aquellos causados por la competencia entre las especies. Los estudios de competencia en condiciones experimentales proporcionan información acerca de dos tipos de interacciones (Romanovsky y Feniova, 1985; Gilbert, 1988a y b), 1) la competencia explotativa, tiene lugar en especies de poca demanda de alimento contra las que tienen requerimientos elevados en medios con condiciones ambientales limitadas en alimento es de gran

importancia entre especies de talla similar; y, 2) la competencia por interferencia, donde las especies grandes provocan perturbaciones sobre las de tallas pequeñas (Gilbert, 1988 a y b).

La competición entre rotíferos esta influenciada por varios factores como la talla del cuerpo, hábitos alimenticios, tipo de alimento, calidad nutricional, temperatura, concentración del alimento y densidad de inoculación (Rothhaupt, 1988, 1990; DeMott, 1989; Boras *et al.*, 1990), además de la tasa de crecimiento poblacional de las especies, que es considerada algunas veces, determinante en la superioridad competitiva de una especie (Allan, 1976). Sin embargo los experimentos en el campo y en el laboratorio no apoyan esta hipótesis (Lynch, 1978; Sarma *et al.*, 1996). Se ha sugerido que la relación entre la tasa de crecimiento poblacional y el nivel umbral de alimento requerido para un crecimiento positivo, a menudo gobierna el resultado de la competencia entre las especies (Grover, 1997), un factor importante incluye la disponibilidad de alimento tanto en cantidad como calidad, la habilidad para sobrevivir a condiciones de estrés constante incluyendo la resistencia a la inanición y a las densidades iniciales de los taxa que compiten (Matveev, 1985; Romanovsky y Feniova, 1985; Kirk, 1997). A menudo es difícil estimar la cantidad de alimento disponible y por lo tanto la influencia de este factor que es determinante, ha sido pasado por alto, particularmente en los experimentos en el campo (Tessier y Goulden, 1982).

Estudios de competición dentro del zooplancton han revelado que bajo continuo agotamiento de alimento, el tamaño de las especies involucradas, es importante en el mantenimiento de una población (Lampert y Muck, 1985; Stenberg y Gilbert 1985), esto asume que individuos pequeños sobrevivirán mejor bajo situaciones oligotróficas, por que, la cantidad de alimento para su mantenimiento y reproducción es baja (Sarma *et al.*, 1996). Por otro lado, la cantidad de energía de los individuos para nadar disminuye con incremento del cuerpo (Gerristen y Kou, 1985) por lo que individuos grandes tiene la capacidad de filtrar mayor cantidad de alimento y resistir periodos de inanición más largos que unos más pequeños (Therelkeld, 1976).

Se han realizado numerosos estudios, en condiciones naturales y en laboratorio, que han demostrado que es la abundancia de alimento y las especies que lo constituyen, los factores que influyen de manera más notable sobre las poblaciones de rotíferos (Wetzel, 1981). Además de que la competencia entre especies planctónicas, frecuentemente llevan a la exclusión de uno o más de los organismos que compiten, y que entre los taxa litorales, hay una coexistencia prolongada (Gilbert, 1988b; Nandini *et al.*, 1998).

3. JUSTIFICACIÓN

Los rotíferos son un excelente modelo para estudios poblacionales, aunque la mayoría de los experimentos han estado concentrados sobre unos cuantos géneros de Brachionidae, particularmente *Brachionus* y *Keratella* (Romovsky y Feniova, 1985; Benstsson, 1987). Existe una laguna en el entendimiento de las interacciones competitivas entre rotíferos (Gilbert, 1988a, b). El análisis de su papel funcional dentro del ecosistema acuático debe basarse en un balance equilibrado entre el modelo general y la tasa de crecimiento y reproducción en relación con la disponibilidad de alimento y su utilización (Wetzel, 1981). La evaluación de la dinámica de la población y de ciertas importantes características de conducta adaptativa que influyen en esta dinámica, resultan fundamentales para las formulaciones sobre productividad de poblaciones de especies en concreto. Detrás de cualquier evaluación de la productividad de los animales está su alimento y sus relaciones tróficas con las plantas y con los demás animales, además de las interacciones de competencia y depredación, que permiten el mayor éxito de una especie sobre las otras (Wetzel, 1981). Los resultados aquí dependen de factores como morfologías y características bioquímicas, de la disponibilidad de alimento y alimentación y atributos de historia de vida de las especies compitiendo. (Rothhaupt, 1990; Smith, 1991). Especies con velocidades de crecimiento poblacional altas, son mejores competidores (Allan, 1976) no es necesariamente verdadero. Por ejemplo, una especie con baja velocidad de crecimiento puede dominar numéricamente sobre una especie con crecimiento más rápido si la densidad de colonización inicial es suficiente par compensar esta baja velocidad de crecimiento (Mateev, 1985).

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

- Evaluar interacciones competitivas entre especies del zooplancton, utilizando concentración de alga y densidad inicial como variables.

4.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- Estudiar las interacciones competitivas, por parejas utilizando 3 especies de rotíferos en total, mediante la dinámica poblacional como herramienta.
- Evaluar el efecto de nivel de alga sobre interacción competitiva entre especies seleccionadas.
- Evaluar el efecto de densidad inicial sobre interacción competitiva entre especies seleccionadas.
- Comparar la abundancia máxima entre las diferentes especies seleccionadas.
- Comparar la tasa de crecimiento poblacional de diferentes especies seleccionadas.

5. HIPÓTESIS

Interacciones competitivas entre rotíferos pueden ser afectadas en base a la cantidad de alimento y la densidad inicial.

6. ANTECEDENTES

King (1967) realizó un estudio sobre la dinámica y la reproducción de dos clones de *Euchlanis dilatata*, que se alimentaban de distintas especies de algas en concentraciones variables.

Dumont y Sarma (1995) hicieron un estudio demográfico y de crecimiento poblacional del depredador *Asplanchna girodi* en función de la densidad de presa (*Anuraeopsis fissa*). Dumont *et al.*, (1995) realizaron un estudio en laboratorio sobre dinámicas de población de *Anuraeopsis fissa*, con relación a cinco densidades de alimento (*Scenedesmus obliquus*). Sarma *et al.*, (1996) estudiaron interacciones competitivas entre rotíferos herbívoros *Brachionus calyciflorus* y *Anuraeopsis fissa* (uno grande y uno pequeño) con cinco

concentraciones de alimento (*Scenedesmus acutus*) y cuatro densidades iniciales de población. Nandini *et al.*, (1998), estudiaron el efecto de coexistencia sobre el crecimiento poblacional de los rotíferos (*Brachionus calyciflorus* y *Philodina roseola*) y los cladóceros (*Alona pulchella* y *Macrothrix triserialis*). Sarma *et al.*, (1999) estudiaron en laboratorio, la competencia entre *Brachionus calyciflorus* Pallas y *Brachionus patulus* (Müller) con relación a una baja y una alta concentración de alga (*Chlorella vulgaris*) y cuatro densidades iniciales de población. Hurtado *et al.*, (2002) combinaron los efectos de dos niveles de alimento (*Chlorella vulgaris*) y dos densidades iniciales de inoculación sobre la competición entre *Brachionus patulus* y los cladóceros *Ceriodaphnia* y *Moina macrocopa*.

Nandini y Sarma (2002), llevaron a cabo un estudio de competición entre los rotíferos *Brachionus patulus* y *Euchlanis dilatata*, para conocer el efecto de tres niveles de alga (*Chlorella vulgaris*) y cuatro densidades iniciales relativas de las especies compitiendo.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 Alimento

Para alimentar las poblaciones de rotíferos de cultivo, se utilizó el alga verde *Chlorella vulgaris*, misma que se cultivó de manera masiva en medio Basal Bold (Apéndice 2) (Borowitzka y Borowitzka, 1998), preparado con agua destilada, enriquecida con 0.5 gr de bicarbonato de sodio utilizando botellas de plástico de 2000 ml de capacidad, mismos que fueron colocados bajo luz artificial constante. La cosecha se realizó una vez que el alga se encontró en fase de crecimiento exponencial, se apartaron las botellas de la luz y se dejaron sedimentar a una temperatura de 8 °C; posteriormente, se decantó el contenido de cada una de las botellas hasta dejarlo lo más concentrado posible. Para establecer la densidad a utilizar se cuantificó mediante el uso de la cámara de Neubauer y las concentraciones deseadas fueron obtenidas por series de dilución.

7.2 Organismos

Se usaron tres especies de rotíferos. *Brachionus havanaensis* (especie grande, la media de la longitud de su cuerpo $120 \pm 5\mu\text{m}$), *Brachionus angularis* (especie mediana, la media de la longitud de su cuerpo $100 \pm 5\mu\text{m}$) y *Amuraeopsis fissa* (una especie pequeña la media de

la longitud de su cuerpo $70 \pm 5\mu\text{m}$), todas fueron cultivadas por separado en laboratorio semanas antes de la experimentación y manteniéndolas con alga *Chlorella vulgaris*.

Las tres especies fueron cultivadas masivamente utilizando como medio la solución fisiológica EPA (Apéndice 3) (Anon, 1985) y complementados con alga ad libitum.

7.3 Diseño experimental

El experimento fue llevado a cabo en vasos transparentes de 50 ml conteniendo 20 ml de medio EPA a $28 \pm 1^\circ\text{C}$ bajo iluminación difusa. Utilizándose 3 concentraciones de alimento 0.2×10^6 , 0.4×10^6 , y 0.8×10^6 células de *Chlorella* /ml, designados como nivel 1, 2 y 3 respectivamente.

Las interacciones se realizaron en tres experimentos de la siguiente manera:

El primero *B. angularis* contra *A. fissa*,

El segundo *B. angularis* contra *B. havanaensis*

El tercero *B. havanaensis* contra *A. fissa*.

En cada experimento los rotíferos fueron introducidos en 5 combinaciones con tres replicas, donde

- a) 100% de *B. angularis* ($1 \text{ individuo ml}^{-1}$ o 20 individuos por 20 ml de medio en cada vaso)
- b) 75% de *B. angularis* ($0.75 \text{ individuos ml}^{-1}$ o 15 individuos por 20 ml de medio por vaso) y 25% de *A. fissa* ($0.25 \text{ individuos por ml}^{-1}$ o 5 individuos por 20 ml de medio por vaso)
- c) 50% de *B. angularis* ($0.5 \text{ individuos ml}^{-1}$ o 10 individuos por vaso) y 50 % de *A. fissa* ($0.5 \text{ individuos ml}^{-1}$ o 10 individuos por vaso)
- d) 25% de *B. angularis* ($0.25 \text{ individuos ml}^{-1}$) y 75% de *A. fissa* ($0.75 \text{ individuos ml}^{-1}$)
y
- e) 100% de *A. fissa* ($1 \text{ individuos por ml}^{-1}$),

Este procedimiento fue igual para cada concentración de alga, así como, para las siguientes dos interacciones.

Todos los rotíferos fueron contados individualmente e introducidos inicialmente con la ayuda de una pipeta Pasteur con bulbo y un microscopio estereoscópico (Nikon), un total de 45 vasos para cada experimento (3 niveles de alimento x 5 combinaciones x tres replicas) fueron examinadas diariamente.

Para el conteo de los rotíferos, se tomaron 2 alícuotas de 1 ml por vaso con una micropipeta de 5 ml (de las que se sacó el promedio) y se llevó un registro diario de los rotíferos vivos. El medio EPA fue reemplazado completamente todos los días con la concentración de alimento apropiada. Las observaciones se terminaron sobre el día 20, cuando las poblaciones declinaron notablemente en su crecimiento.

La fórmula para estimar la tasa de crecimiento poblacional es la siguiente:

$$r = \frac{(\ln N_t - \ln N_0)}{t}$$

Donde: r = tasa de crecimiento poblacional,

N_0 = densidad poblacional inicial

N_t = densidad poblacional después del tiempo t

t = tiempo en días.

El método estadístico utilizado fue el análisis de varianza (ANOVA) de dos factores, para las variables: concentración de alimento y densidad inicial de inoculación en los factores abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional. Para establecer diferencias significativas entre tratamientos se utilizó la prueba de Fisher (Sokal y Rohlf, 1981).

8. RESULTADOS

8.1 Crecimiento poblacional

Las curvas de crecimiento poblacional de *A. fissa* (Af), *B. angularis* (Ba) y *B. havanaensis* (Bh) con relación a diferentes densidades de inoculación inicial (20, 15-5, 10-10, 5-10) y a diferentes concentraciones alimento (0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél. ml^{-1}) se presentan en las figuras 1-9. En general, las tres especies de rotíferos mostraron un incremento poblacional cuando se aumentaron los niveles de alimento. En el caso de *A. fissa* después de casi tres semanas alcanzó su pico máximo de población, mientras que *B. angularis* y *B. havanaensis* requirieron de solo dos semanas. A pesar de los niveles de comida *A. fissa* tuvo mayores picos de abundancia (Fig.10) y mayor tasa de crecimiento poblacional. (Fig. 16) que las otras especies. Estadísticamente los niveles de alimento tuvieron un efecto significativo en los picos de densidad poblacional y en el incremento de la tasa de población de las tres especies de rotíferos.

Los resultados de *A. fissa* acerca de su crecimiento poblacional total con la concentración de alimento mas baja (0.2×10^6 cél. ml^{-1}), se presentan en la figura 1. Se observo que el grupo testigo de *A. fissa* (Af 20) tuvo un crecimiento constante y alcanzo un pico máximo de 162 ± 8 ind. ml^{-1} (media \pm error estándar) y el tiempo requerido para alcanzarlo fue de 18 días, sin embargo con la presencia *B. angularis* este no rebaso su densidad inicial en ninguna de las tres proporciones y fue sacado de competencia después del día 14, por otro lado, aunque la presencia de *B. havanaensis* también afecto su crecimiento poblacional este fue muy parecido al testigo.

Los resultados de crecimiento poblacional de *A. fissa* en la concentración de 0.4×10^6 se presentan en la figura 2. El grupo testigo (Af 20) alcanzo un pico máximo de 434 ± 18 ind. ml^{-1} en el día 19, mientras que con la presencia de *B. angularis* y *B. havanaensis* respectivamente este disminuyo su densidad máxima de manera muy semejante en ambos casos a un promedio de 260 ind. ml^{-1} en las tres densidades iniciales.

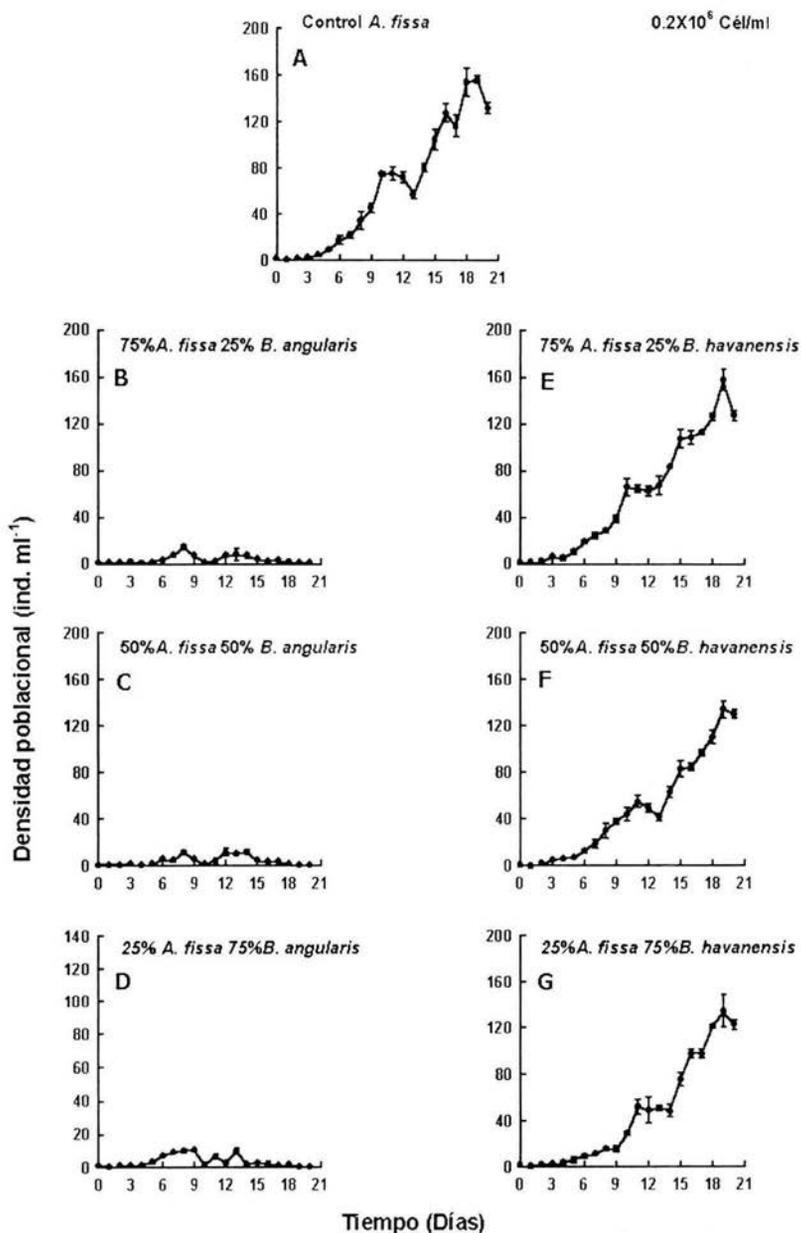


Figura 1. Curvas de crecimiento poblacional de *A. fissa*, en relación a 0.2×10^6 cél. ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *A. fissa*; B: 75% *A. fissa* + 25% *B. angularis*; C: 50% *A. fissa* + 50% *B. angularis*; D: 25% *A. fissa* + 75% *B. angularis*; E: 75% *A. fissa* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *A. fissa* + 50% *B. havanaensis* y G: 25% *A. fissa* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

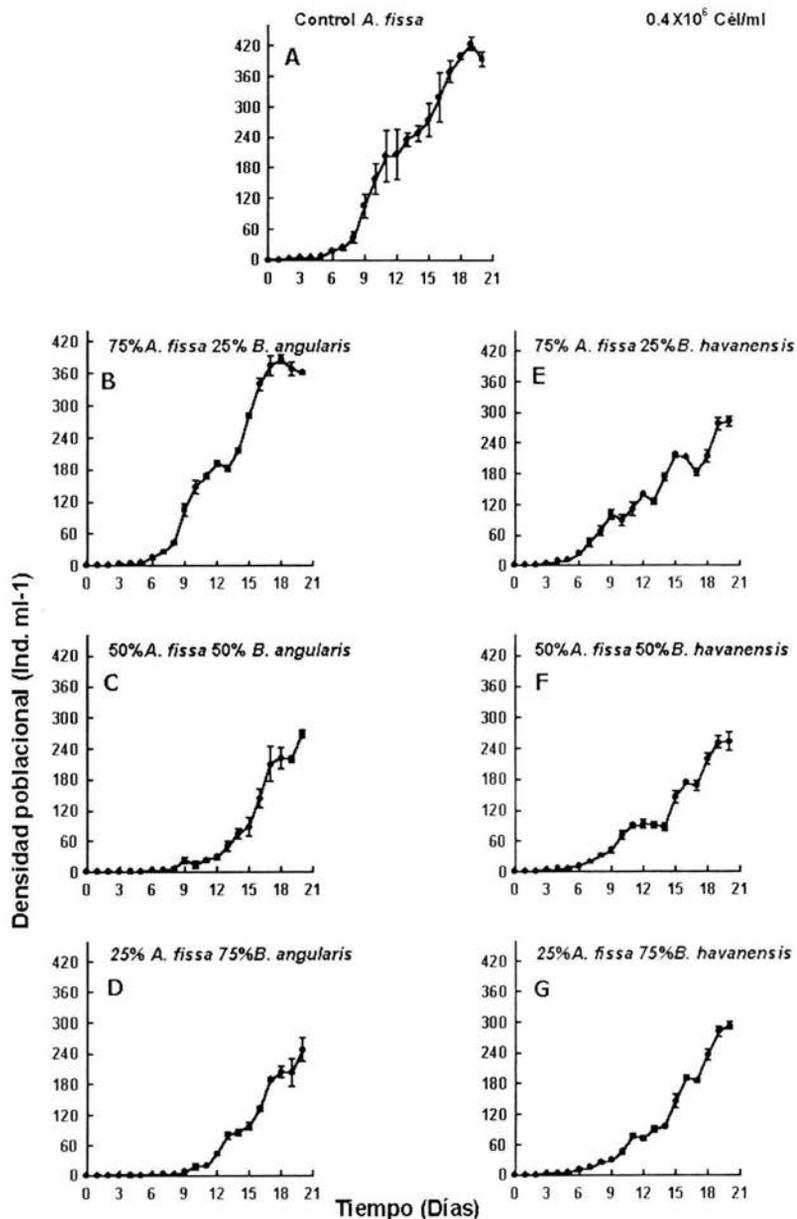


Figura 2. Curvas de crecimiento poblacional de *A. fissa*, en relación a 0.4×10^6 cél. ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *A. fissa*; B: 75% *A. fissa* + 25% *B. angularis*; C: 50% *A. fissa* + 50% *B. angularis*; D: 25% *A. fissa* + 75% *B. angularis*; E: 75% *A. fissa* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *A. fissa* + 50% *B. havanaensis* y G: 25% *A. fissa* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

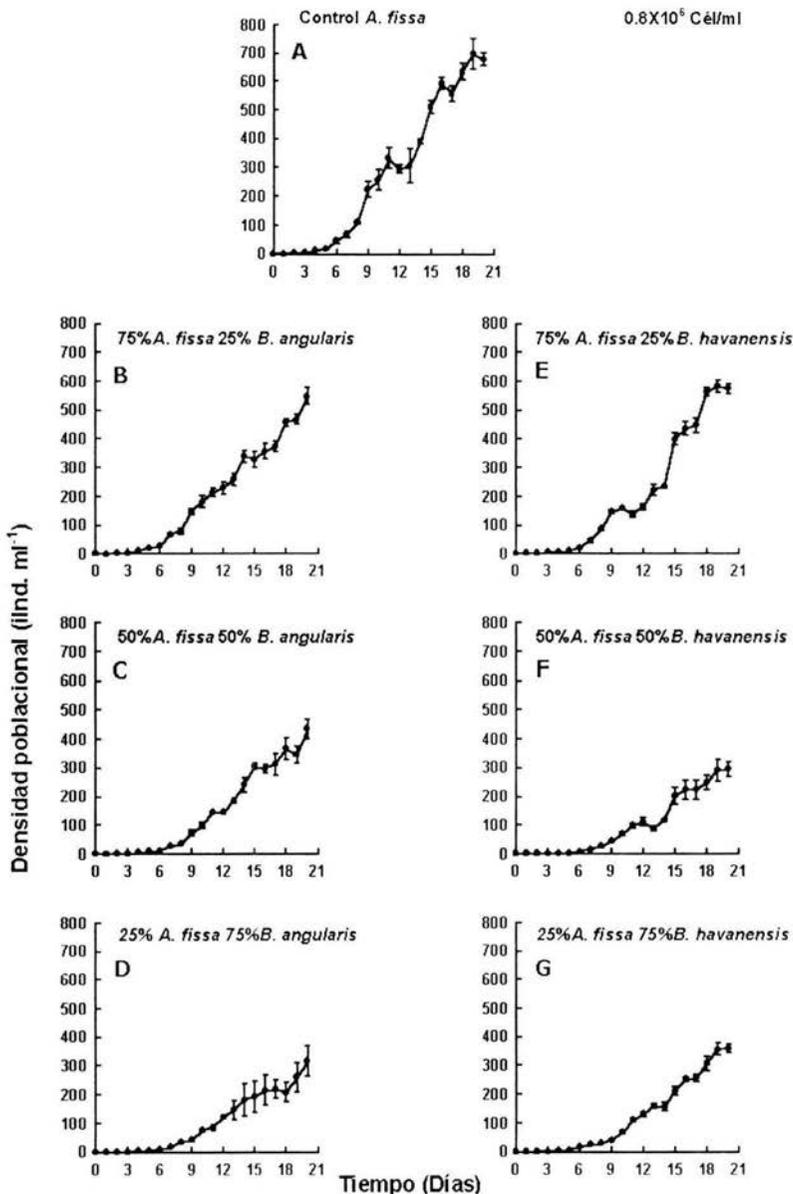


Figura 3. Curvas de crecimiento poblacional de *A. fissa*, en relación a 0.8×10^6 cél. ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *A. fissa*; B: 75% *A. fissa* +25% *B. angularis*; C: 50% *A. fissa* +50% *B. angularis*; D: 25% *A. fissa* + 75% *B. angularis*; E: 75% *A. fissa* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *A. fissa* +50% *B. havanaensis* y G: 25% *A. fissa* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

En la concentración de 0.8×10^6 (Fig. 3) *A. fissa* solo, tardo 19 días para alcanzar una abundancia máxima de 710 ± 44 ind. ml^{-1} , con respecto a las interacciones estas presentaron una tendencia muy parecida a las anteriores, en la que la presencia del competidor afecto de manera muy semejante ambas competiciones, solo que en este caso el aumento de densidad inicial del competidor disminuyo significativamente y de manera gradual el crecimiento poblacional de *A. fissa*.

Las curvas de crecimiento poblacional de *B. angularis* indican que el incremento en la concentración de *Chlorella*, aumento la abundancia máxima, presentando un pico optimo de densidad poblacional cuando creció solo. En la figura 4 *B. angularis* sin competidor (Ba 20), presenta una tendencia de fase inicial, fase exponencial y fase de declinación, alcanzando una abundancia máxima de 79 ± 5 ind. ml^{-1} en el día 13 de experimentación, con la presencia de *A. fissa*, sigue presentando esta tendencia solo que su pico máximo es afectado y de manera semejante en las tres densidades iniciales, por otro lado, con la presencia de *B. havanaensis*, su pico máximo se ve disminuido a menos de la mitad en comparación del testigo y distribuido durante la primera semana de experimentación y después del día 11 *B. angularis* es sacado de competencia en las tres densidades iniciales.

En la figura 5 el grupo testigo de *B. angularis* (Ba 20), presenta la misma tendencia de crecimiento que el anterior con un pico máximo de 147 ± 5 ind. ml^{-1} en 17 días, pero con la presencia de competidor *B. angularis* disminuyo a 50 ind. ml^{-1} su abundancia máxima en ambas interacciones, solo que con la presencia de *A. fissa* tardo alrededor de dos semanas para alcanzar su pico máximo en las tres densidades iniciales y con *B. havanaensis* como competidor el pico máximo fue alcanzado en el día 9 y después del día 15 este solo mantuvo su densidad inicial.

Los resultados de la figura 6 indican que *B. angularis* sin competidor presento una abundancia máxima de 339 ± 10 ind. ml^{-1} en el día 12, mientras que con la presencia de ambos competidores, solo alcanzo una densidad de 50 ind. ml^{-1} de manera muy parecida en todas las densidades iniciales, y después de 15 días la presencia de *A. fissa* saco de la competencia a *B. angularis*.

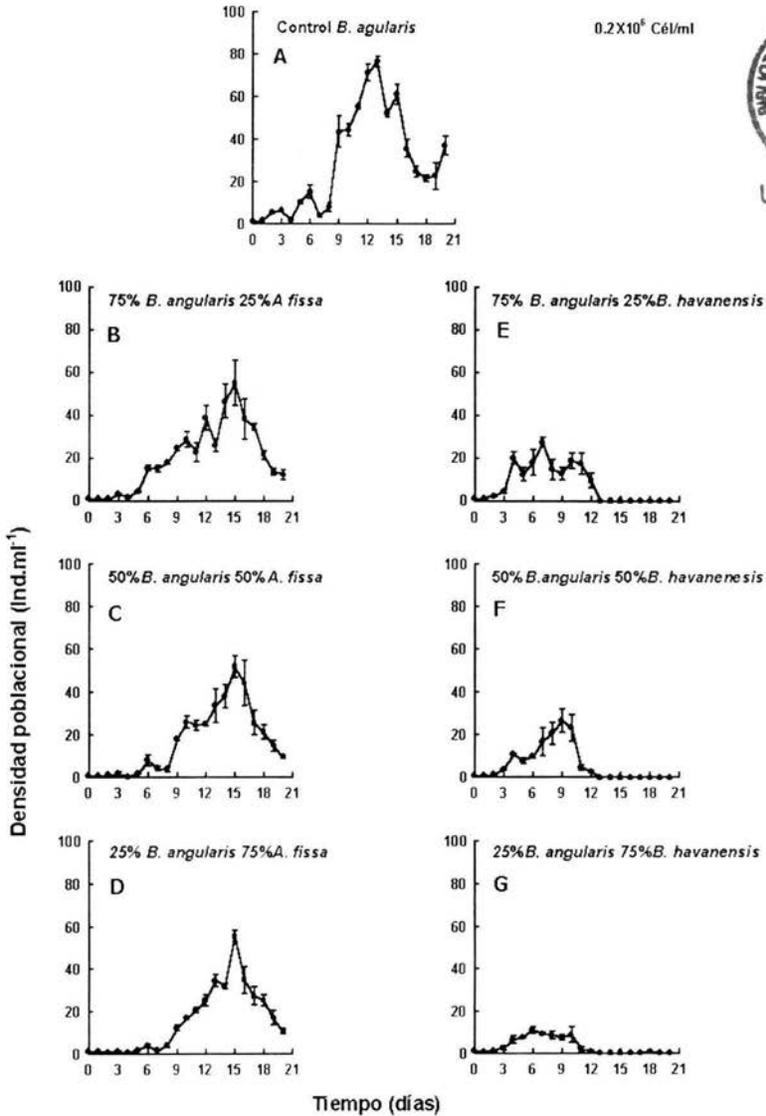


Figura 4. Curvas de crecimiento poblacional de *B. angularis*, en relación a 0.2×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. angularis*; B: 75% *B. angularis* +25% *A. fissa*; C: 50% *B. angularis* +50% *A. fissa*; D: 25% *B. angularis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. angularis* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *B. angularis* +50% *B. havanaensis* y G: 25% *B. angularis* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

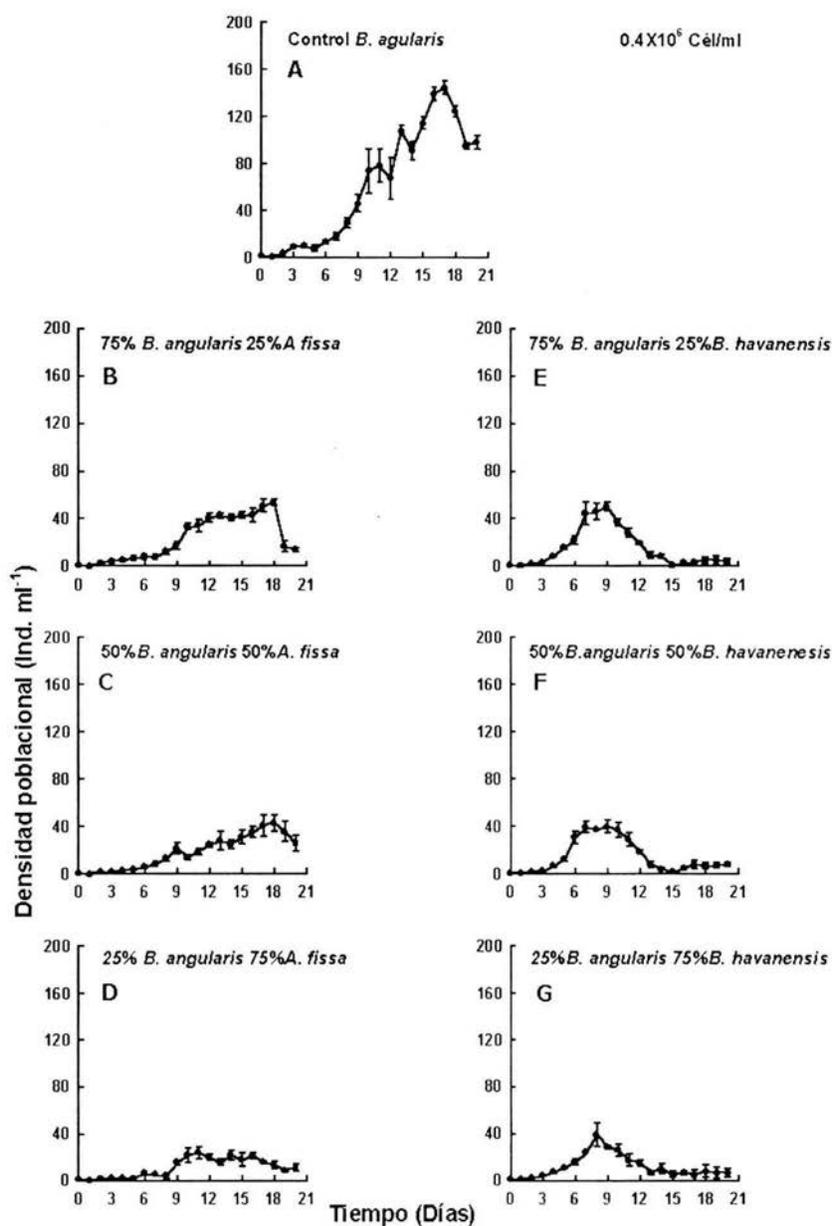


Figura 5. Curvas de crecimiento poblacional de *B. angularis*, en relación a 0.4×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. angularis*; B: 75% *B. angularis* +25% *A. fissa*; C: 50% *B. angularis* +50% *A. fissa*; D: 25% *B. angularis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. angularis* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *B. angularis* +50% *B. havanaensis* y G: 25% *B. angularis* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

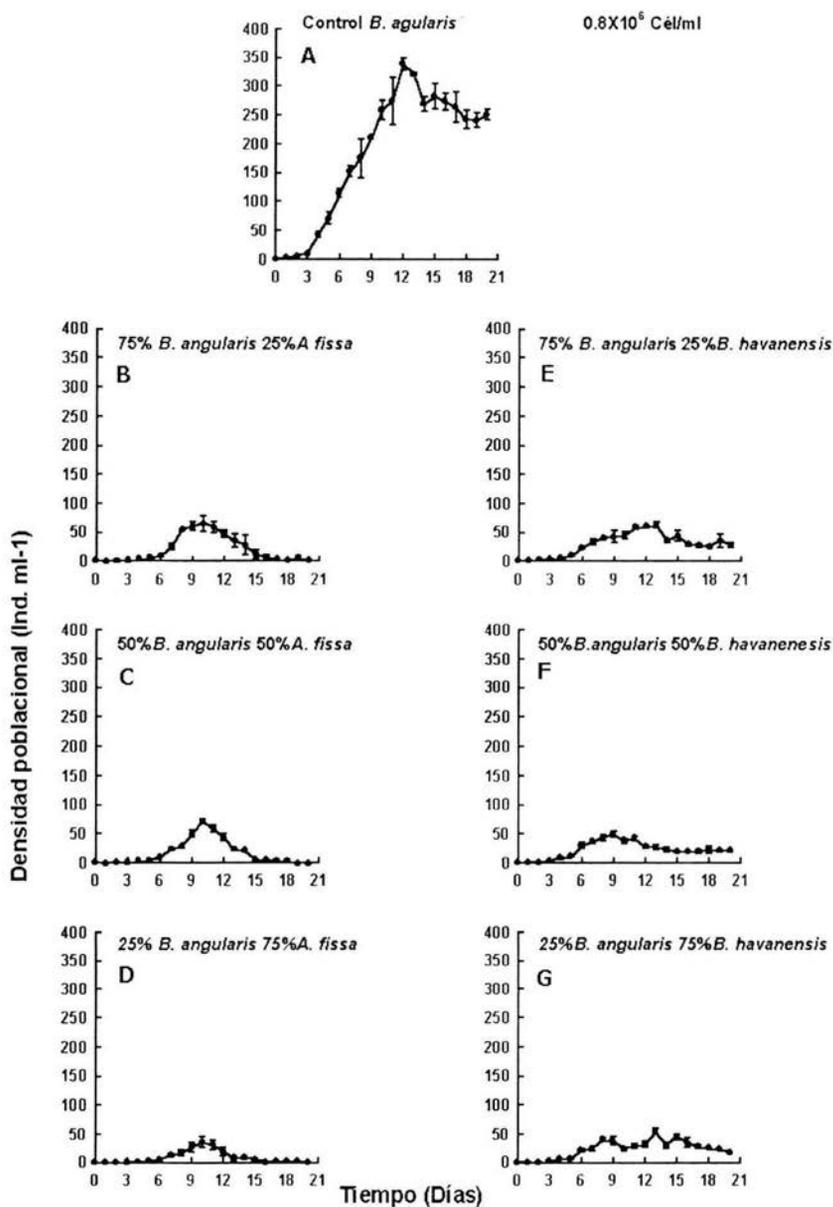


Figura 6. Curvas de crecimiento poblacional de *B. angularis*, en relación a 0.8×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. angularis*; B: 75% *B. angularis* +25% *A. fissa*; C: 50% *B. angularis* +50% *A. fissa*; D: 25% *B. angularis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. angularis* + 25% *B. havanaensis*; F: 50% *B. angularis* +50% *B. havanaensis* y G: 25% *B. angularis* + 75% *B. havanaensis*. Presentando valores promedio y barras de error estándar basados en tres replicas.

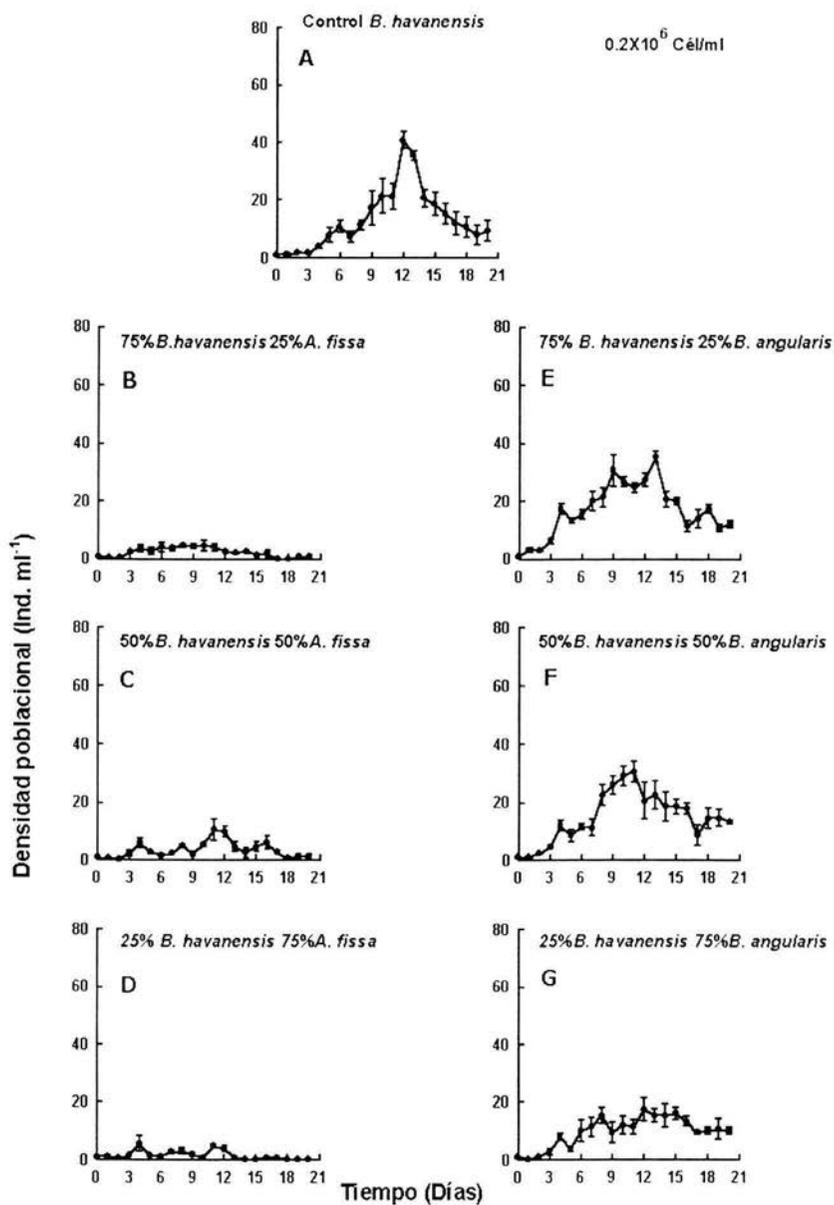


Figura 7. Curvas de crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, en relación a 0.2×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. havanaensis*; B: 75% *B. havanaensis* +25% *A. fissa*; C: 50% *B. havanaensis* +50% *A. fissa*; D: 25% *B. havanaensis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. havanaensis* + 25% *B. angularis*; F: 50% *B. havanaensis* +50% *B. angularis* y G: 25% *B. havanaensis* + 75% *B. angularis*. Se muestra la media error estándar basados en tres replicas.

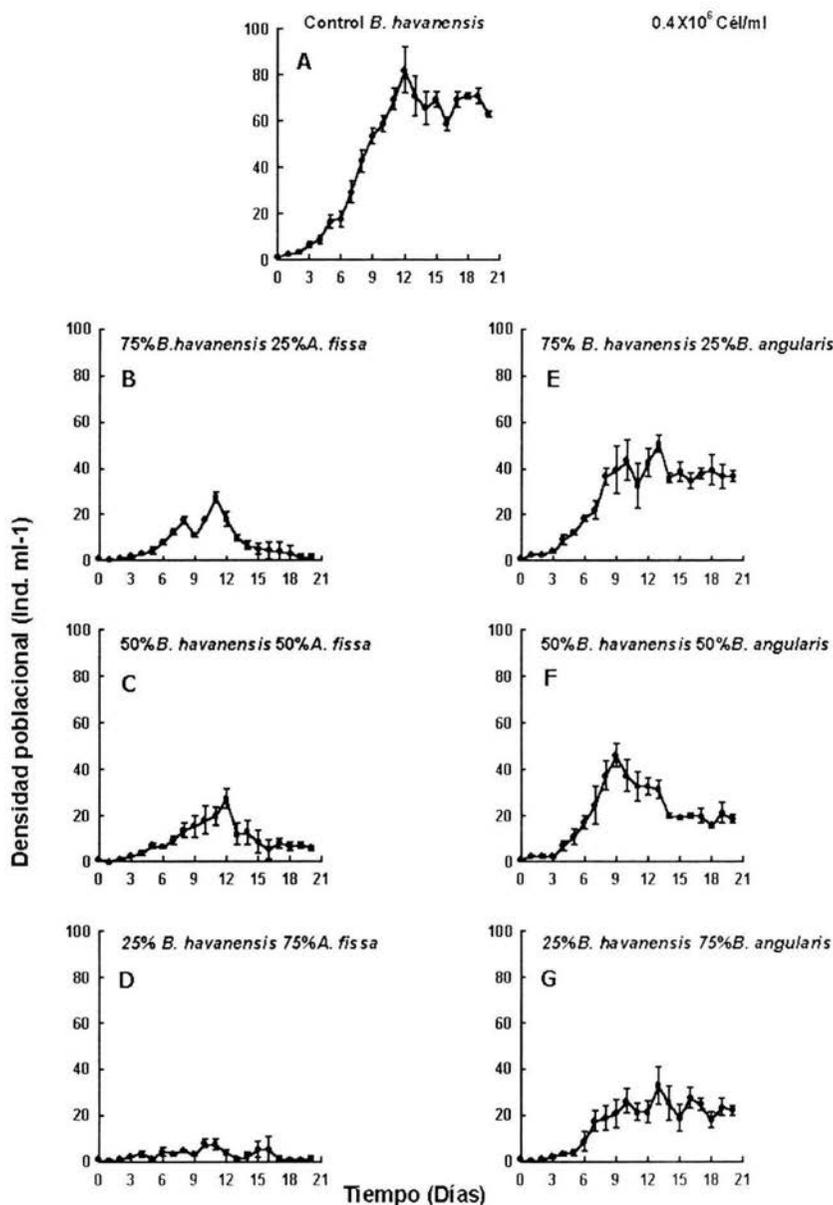


Figura 8. Curvas de crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, con relación a 0.4×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. havanaensis*; B: 75% *B. havanaensis* + 25% *A. fissa*; C: 50% *B. havanaensis* + 50% *A. fissa*; D: 25% *B. havanaensis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. havanaensis* + 25% *B. angularis*; F: 50% *B. havanaensis* + 50% *B. angularis* y G: 25% *B. havanaensis* + 75% *B. angularis*. Se muestra la media error estándar basados en tres replicas.

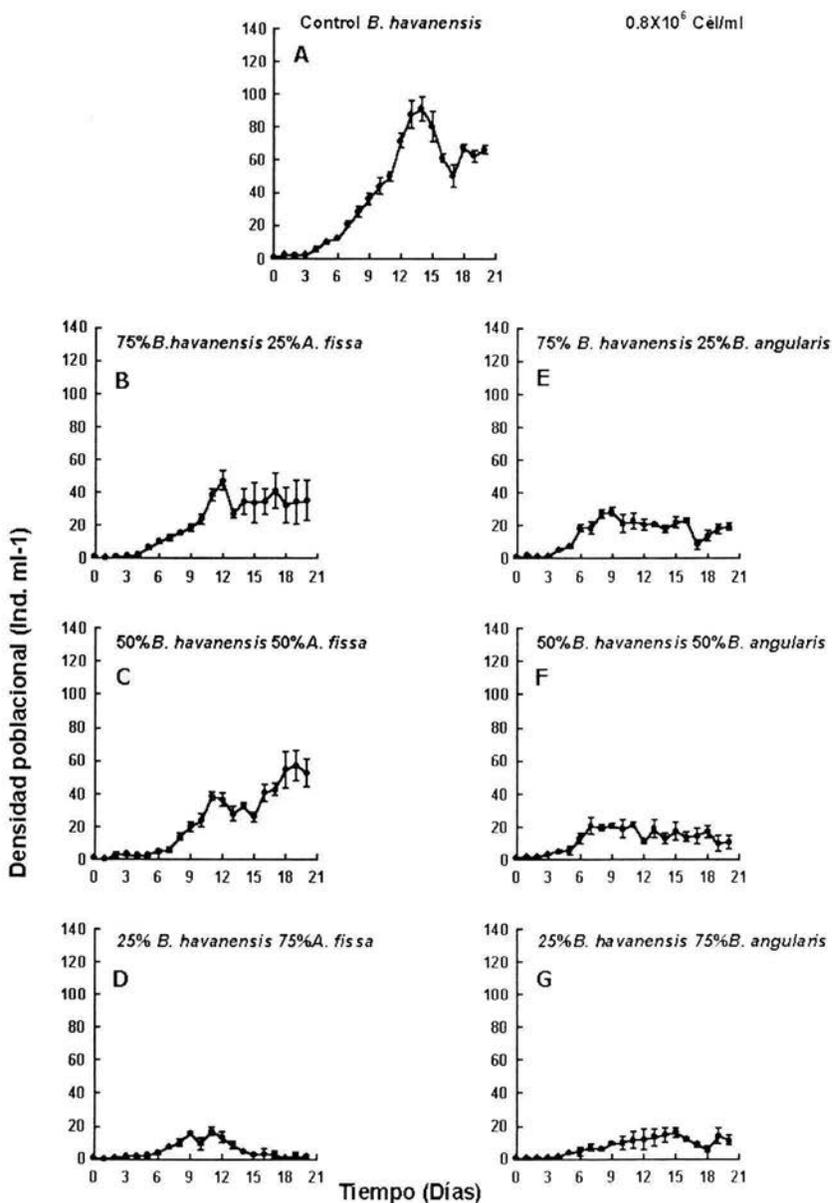


Figura 9. Curvas de crecimiento poblacional de *B. havanaensis*, en relación a 0.8×10^6 cél ml⁻¹ de *Chlorella*. En series de A: 100% *B. havanaensis*; B: 75% *B. havanaensis* +25% *A. fissa*; C: 50% *B. havanaensis* +50% *A. fissa*; D: 25% *B. havanaensis* + 75% *A. fissa*; E: 75% *B. havanaensis* + 25% *B. angularis*; F: 50% *B. havanaensis* +50% *B. angularis* y G: 25% *B. havanaensis* + 75% *B. angularis*. Se muestra la media error estándar basados en tres replicas.

Para *B. havanaensis* las curvas de crecimiento poblacional se presentan en las figuras 7, 8, y 9 para 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél. ml^{-1} respectivamente. Para el control de *B. havanaensis* en la figura 7 este alcanza su pico máximo de 41 ± 2 en el día 12, sin embargo con la presencia de *A. fissa* no supero su densidad inicial y fue sacado de competencia durante la segunda semana de experimentación, mientras que con la presencia de *B. angularis* coexistieron durante todo el experimento, el aumento en la densidad inicial del competidor disminuyo el crecimiento poblacional de este.

En la figura 8 el testigo de *B. havanaensis* presenta su pico máximo de 83 ± 9 después de 11 días, por otro lado, aunque con la presencia de *A. fissa* su pico máximo lo alcanzan el mismo día solo es de 25 ind. ml^{-1} , y con la presencia de *B. angularis* las densidades máximas se mantienen durante las 2 ultimas semanas de experimentación.

En la alta concentración de alimento el testigo de *B. havanaensis* alcanzo una densidad máxima de 91 ± 7 ind. ml^{-1} durante la segunda semana de experimentación, mientras que la interacción con *A. fissa* lo afecto más cuando la densidad inicial fue Ba 5 con Af 15, y solo se mantuvo sobre esta, por otro lado con la presencia de *B. angularis* aunque disminuyo su densidad máxima coexistieron en las tres densidades iniciales durante todo el experimento (figura 9).

8.2 Densidad máxima

En la figura 10, se observa que la máxima densidad de *A. fissa* fue mayor con el aumento en la concentración de alimento, en ambas interacciones, y puede verse que fue en la concentración mayor (0.8×10^6), donde alcanza su densidad poblacional máxima de 710 ± 44 ind. ml^{-1} siendo notablemente mayor que en las otras concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 y 0.4×10^6 cél. ml^{-1} con 162 ± 2 y 434 ± 18 ind. ml^{-1} respectivamente. Con respecto a las interacciones la densidad poblacional máxima alcanzada durante el trabajo experimental fue fuertemente afectada con la presencia de *B. angularis* en la concentración de *Chlorella* baja. Para los dos niveles de alimento siguientes el incremento en la densidad del competidor afecto el pico poblacional de manera similar en ambos casos. Se observo un impacto significativo en la cantidad inicial de inoculación sobre la densidad alcanzada

($p < 0.01$ Tabla 1). Por otro lado, la concentración de alimento tuvo un impacto significativo en el pico de densidad poblacional en ambas interacciones ($p < 0.01$, Tabla 1)

Tabla 1. Resultados de análisis de varianza (ANOVA) de *A. fissa* con cada otra especie, para abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional. Gl= grado de libertad, Sc= suma de cuadrados, Pc= promedio de cuadrados, F-relación (Fisher), ***= $p < 0.001$; **= $p < 0.01$; *= $p < 0.05$, ns= no significativo ($p \geq 0.05$)

Parámetro	gl	sc	pc	F-relación
Abundancia máxima				
<i>A. fissa</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	1472268.000	736134.00	380.19 ***
Densidad inicial (B)	3	287753.750	95917.92	49.54 ***
Interacción A X B	6	95043.250	15840.54	8.18 ***
Error	24	46469.500	1936.23	
<i>A. fissa</i> con <i>B. havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	706408.000	353204.00	341.65 ***
Densidad inicial (B)	3	211055.500	70351.83	68.05 ***
Interacción A X B	6	166081.000	27680.17	26.77 ***
Error	24	24811.500	1033.81	
Día de abundancia máxima				
<i>A. fissa</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	477.390	238.69	134.26 ***
Densidad inicial (B)	3	63.861	21.2	11.97 ***
Interacción A X B	6	149.055	24.84	13.97 ***
Error	24	42.667	1.78	
<i>A. fissa</i> con <i>B. havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	2.167	1.08	3.55 *
Densidad inicial (B)	3	2.223	0.74	2.42 ns
Interacción A X B	6	2.277	0.38	1.24 ns
Error	24	7.333	0.31	
Tasa de crecimiento poblacional				
<i>A. fissa</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.257	0.13	452.25***
Densidad inicial (B)	3	0.123	0.04	144.85***
Interacción A X B	6	0.048	0.01	28.22***
Error	24	0.007	0.00	
<i>A. fissa</i> con <i>B. havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.017	0.01	19.65***
Densidad inicial (B)	3	0.028	0.01	21.31***
Interacción A X B	6	0.007	0.00	2.45 ns
Error	24	0.011	0.00	

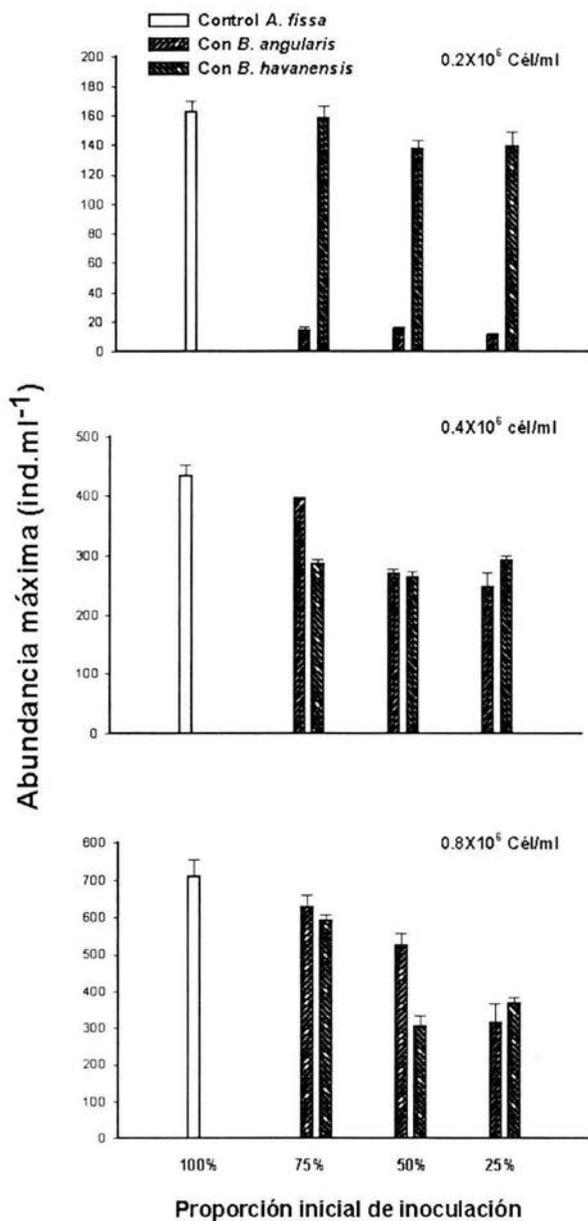


Figura 10. Datos de abundancia máxima de *A. fissa* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 células/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

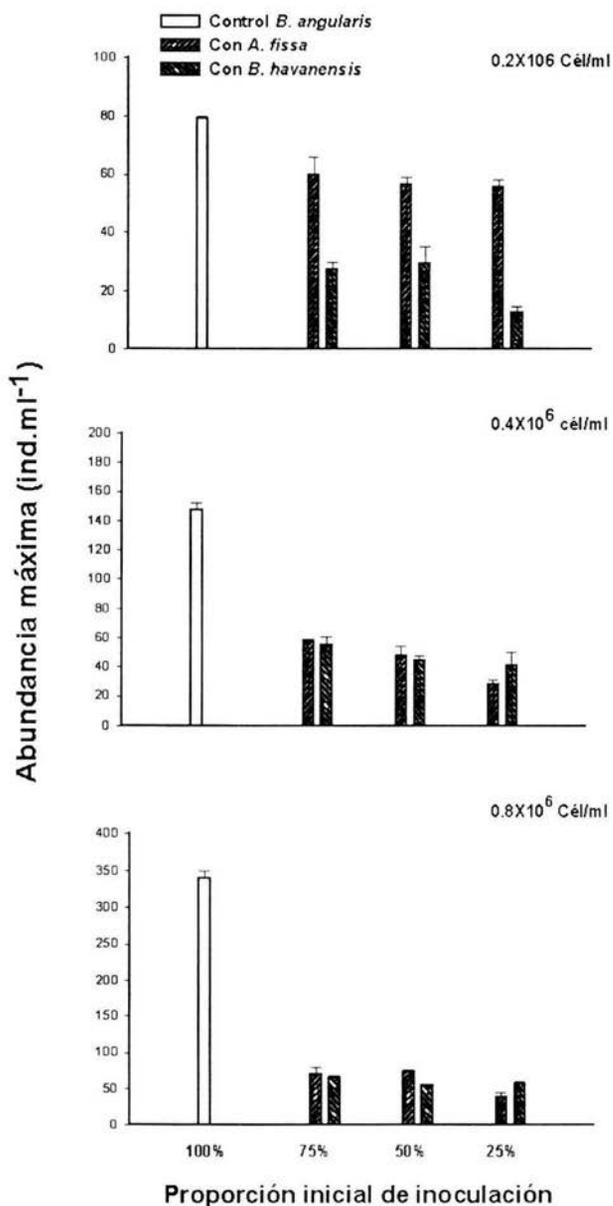


Figura 11. Datos de abundancia máxima de *B. angularis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

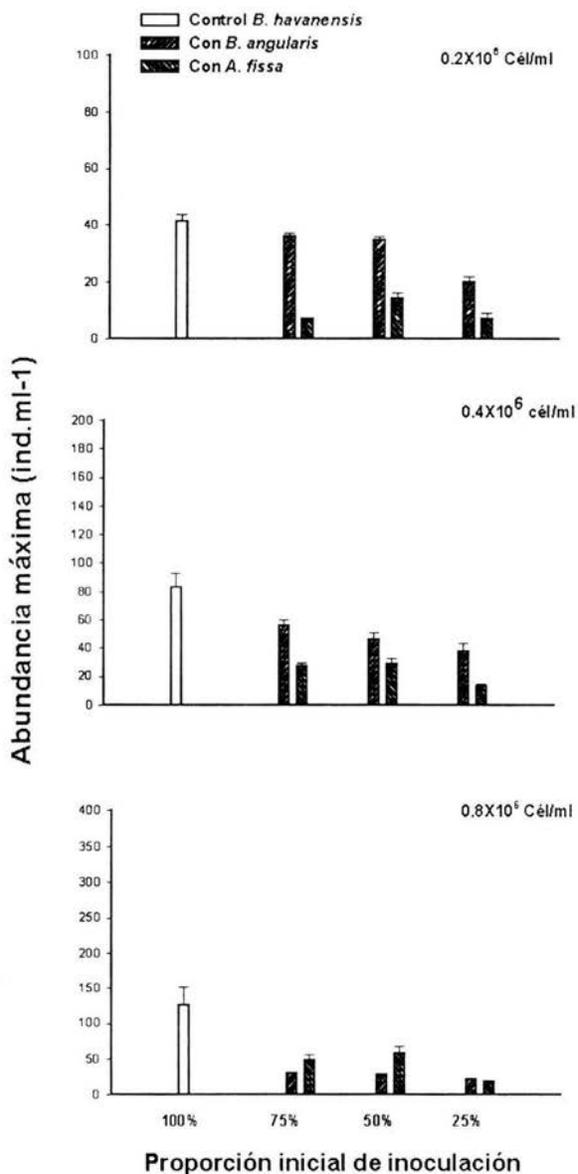


Figura 12. Datos de la abundancia máxima de *B. havanaensis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

En el caso *B. angularis* los datos de abundancia máxima se presentan en la figura 11, presentando los siguientes picos poblacionales para los grupos testigos, 79 ± 7 , 147 ± 5 y 339 ± 10 para cada concentración de alimento 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél. ml⁻¹ respectivamente. Independientemente de las concentraciones de alimento la presencia del competidor afectó significativamente su densidad máxima, sin embargo, en la baja concentración de alimento la presencia de *A. fissa* fue quien menos influencia tuvo sobre su pico poblacional. De tal manera que el análisis de varianza reveló que la densidad inicial de inoculación y la concentración de alimento tuvieron un impacto significativo sobre la densidad máxima en ambas interacciones ($p < 0.001$, Tabla 2).

En la figura 12 se presentan los valores de abundancia máxima de *B. havanaensis* sin competidor, en donde se observa que de las tres especies, es la que presenta los valores más bajos 41 ± 2 , 83 ± 9.5 y 125 ± 7.5 ind. ml⁻¹ en las tres densidades de alimento 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 respectivamente. Las gráficas también indican que la densidad máxima de las especies en competencia fue más afectada con el aumento en el nivel de alimento. El análisis de varianza también reveló que ambas variables tuvieron un impacto significativo sobre la densidad máxima de esta especie ($p < 0.001$ Tabla 3)

8.3 Día de abundancia máxima

En la figura 13 pueden apreciarse los días de abundancia máxima de *A. fissa* que ocurrieron en las tres concentraciones de alimento para los grupos testigo, encontrando que para ambas interacciones la densidad máxima fue alcanzada entre el día 18 y 20 de experimentación. Con la presencia de *B. angularis* el análisis de varianza reveló que la concentración de alimento y la densidad inicial tuvieron diferencias estadísticamente significativas con respecto de su día de abundancia máxima para esta especie ($p < 0.001$ Tabla 1), mientras que con la presencia de *B. havanaensis* solo se presentó una diferencia poco significativa con respecto de la concentración de alimento para alcanzar su densidad máxima ($p < 0.5$ Tabla 1). En el caso de *B. angularis* los datos de día de abundancia máxima se presentan en la figura 14. Para ambos casos la densidad máxima del grupo testigo se alcanzó entre el día 12 y 16, mientras que para las dos competencias el día de abundancia máxima dependió de la cantidad de alimento disponible.

Tabla 2. Resultados de análisis de varianza (ANOVA) de *B. angularis* con cada otra especie, para abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional. Gl= grado de libertad, Sc= suma de cuadrados, Pc= promedio de cuadrados, F-relación (Fisher), ***=p<0.001; **=p<0.01; *=p<0.05, ns= no significativo (p=>0.05)

Parámetro	gl	sc	pc	F-relación
Abundancia máxima				
<i>B. angularis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	32870.406	16435.20	166.15 ***
Densidad inicial (B)	3	124444.750	41481.58	419.36***
Interacción A X B	6	78987.156	13164.53	133.09 ***
Error	24	2374.000	98.92	
<i>B. angularis</i> con <i>B. Havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	51201.500	25600.75	296.65***
Densidad inicial (B)	3	144203.188	48067.73	557.00***
Interacción A X B	6	64339.406	10723.23	124.26***
Error	24	2071.156	86.30	
Día de abundancia máxima				
<i>B. angularis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	228.167	114.08	120.79***
Densidad inicial (B)	3	12.556	4.19	4.43 *
Interacción A X B	6	49.611	8.27	8.76 ***
Error	24	22.667	0.94	
<i>B. angularis</i> con <i>B. havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	35.389	17.69	15.93***
Densidad inicial (B)	3	136.528	45.51	40.96***
Interacción A X B	6	108.389	18.06	16.26***
Error	24	26.667	1.11	
Tasa de crecimiento poblacional				
<i>B. angularis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.017	0.01	12.67***
Densidad inicial (B)	3	0.162	0.05	80.29***
Interacción A X B	6	0.063	0.01	15.52***
Error	24	0.016	0.00	
<i>B. angularis</i> con <i>B. havanaensis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.057	0.03	34.52***
Densidad inicial (B)	3	0.246	0.08	100.13*
Interacción A X B	6	0.010	0.00	2.04 ns
Error	24	0.020	0.00	

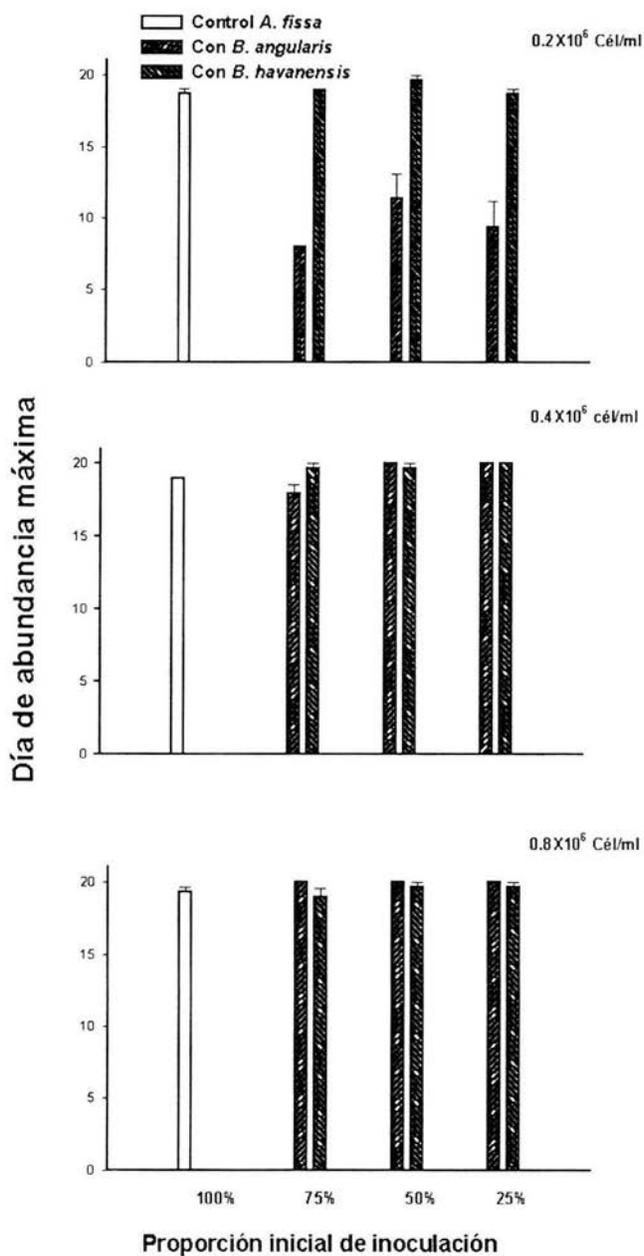


Figura 13. Datos de día de abundancia máxima de *A. fissa* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

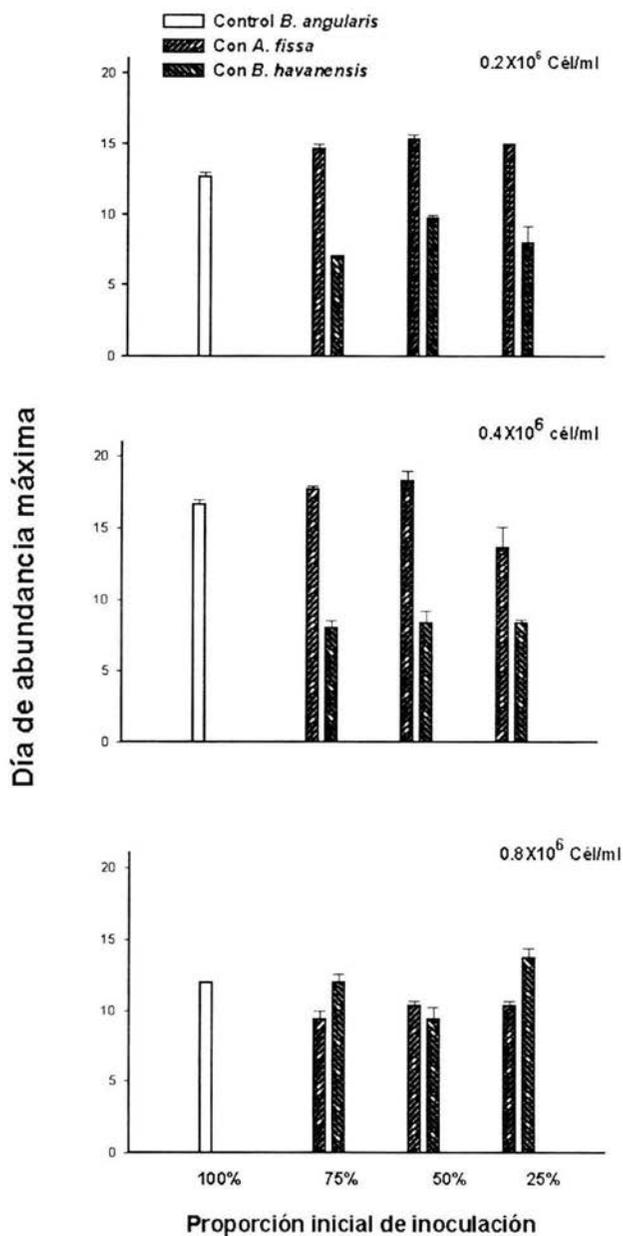


Figura 14. Datos de día de abundancia máxima de *B. angularis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

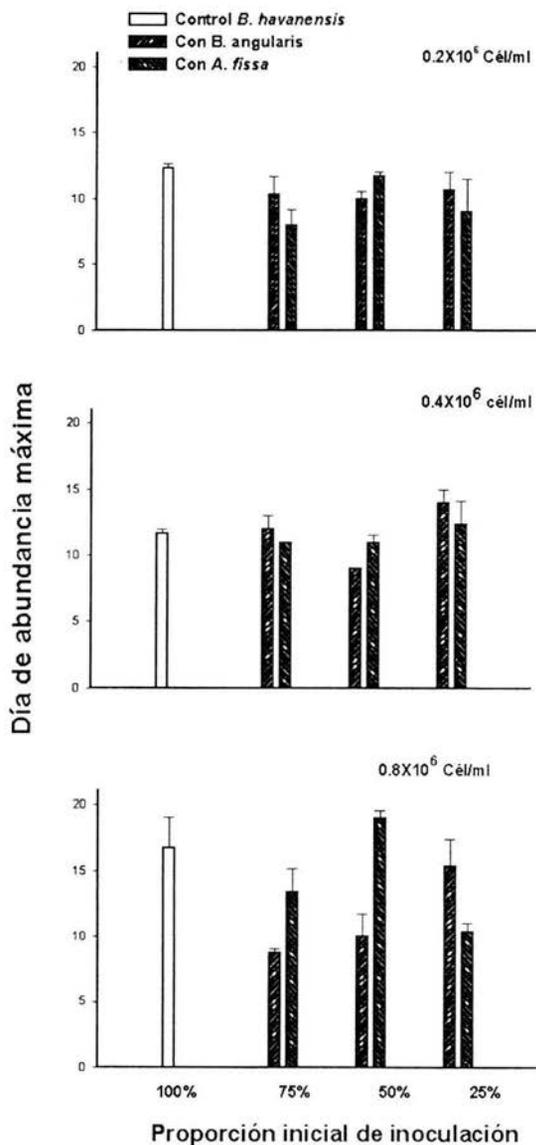


Figura 15. Datos de día de abundancia máxima de *B. havanaensis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas

En ambas interacciones el tiempo para alcanzar su pico máximo fue estadísticamente significativo para las dos variables ($p < 0.001$ Tabla 2). Sin embargo con la presencia de *A. fissa* el tiempo en alcanzar su pico máximo en las concentraciones de 0.2×10^6 y 0.4×10^6 fue de 14 y 16 días respectivamente, por otro lado, con la presencia de *B. havanaensis* el tiempo fue menor para estas dos concentraciones 7-9 días y 8 días. En la concentración alta para ambas interacciones el periodo oscila entre el día 9 y día 13.

Para *B. havanaensis* el día de abundancia máxima no presentó diferencias significativas con respecto de la concentración de alimento con la presencia de *B. angularis*, y solo fue significativo con la densidad inicial ($p < 0.05$ Tabla 3). Por otro lado la competencia con *A. fissa* fue significativa para ambas variables, que en todas las concentraciones y proporciones iniciales variaron mucho para alcanzar su densidad máxima (figura 15).

8.4 Tasa de crecimiento poblacional

Los resultados de tasa de crecimiento poblacional de *A. fissa* presentan en la figura 16. Puede advertirse que en nivel de alimento sí afectó significativamente su tasa, en condiciones testigo ($p < 0.001$ Tabla 1) presentando los siguientes valores 0.26, 0.29 y 0.34, para cada concentración de alimento 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 . Para ambos casos el aumento en la densidad inicial del competidor y la concentración de alimento afectaron significativamente su tasa de crecimiento tuvieron diferencias significativas. Con la presencia de *B. angularis* en el nivel bajo su tasa de crecimiento (0.025) se vio más afectada. Independientemente de la densidad inicial, en las siguientes concentraciones de alga, la tasa de crecimiento estuvo entre 0.20 y 0.28. Por otro lado, aunque con la presencia de *B. havanaensis* la concentración de alimento y densidad inicial fueron significativas, la interacción de estas no lo fue ($p > 0.05$ Tabla 1).

Para *B. angularis* su tasa de incremento poblacional se presenta en la figura 17. En los grupos testigo el incremento en el alimento aumentó su tasa con valores de 0.21, 0.24 y 0.33 para cada concentración de alimento. Con *A. fissa* como competidor ambas variables fueron significativas ($p < 0.001$ Tabla 2), pero todas por debajo del grupo testigo. Con la presencia de *B. havanaensis* la concentración de alimento fue estadísticamente significativa

($p < 0.001$ Tabla 2), mientras que la densidad inicial fue poco significativa y la interacción de estas no fue significativa ($p > 0.05$ Tabla 2)

Tabla 3. Resultados de análisis de varianza (ANOVA) de *B. havanaensis* con cada otra especie, para abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional. Gl= grado de libertad, Sc= suma de cuadrados, Pc= promedio de cuadrados, F-relación (Fisher), ***= $p < 0.001$; **= $p < 0.01$; *= $p < 0.05$, ns= no significativo ($p > 0.05$)

Parámetro	gl	sc	pc	F-relación
Abundancia máxima				
<i>B. havanaensis</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	3120.500	1560.25	27.07 ***
Densidad inicial (B)	3	10436.750	3478.92	60.36 ***
Interacción A X B	6	3316.164	552.69	9.59 ***
Error	24	1383.336	57.64	
<i>B. havanaensis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	8257.555	4128.78	52.45***
Densidad inicial (B)	3	16998.777	5666.26	71.98***
Interacción A X B	6	1914.887	319.15	4.05***
Error	24	1889.336	78.72	
Día de abundancia máxima				
<i>B. havanaensis</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	8.667	4.33	1.30 ns
Densidad inicial (B)	3	85.000	28.33	8.50 ***
Interacción A X B	6	53.333	8.89	2.67 *
Error	24	80.000	3.33	
<i>B. havanaensis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	96.056	48.03	12.01***
Densidad inicial (B)	3	68.306	22.77	5.69**
Interacción A X B	6	90.611	15.10	3.78**
Error	24	96.000	4.00	
Tasa de crecimiento poblacional				
<i>B. havanaensis</i> con <i>B. angularis</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.038	0.02	28.80***
Densidad inicial (B)	3	0.085	0.03	42.78***
Interacción A X B	6	0.011	0.00	2.84*
Error	24	0.016	0.00	
<i>B. havanaensis</i> con <i>A. fissa</i>				
Concentración de alimento (A)	2	0.127	0.06	26.01***
Densidad inicial (B)	3	0.137	0.05	18.69***
Interacción A X B	6	0.017	0.00	1.17 ns
Error	24	0.058	0.00	

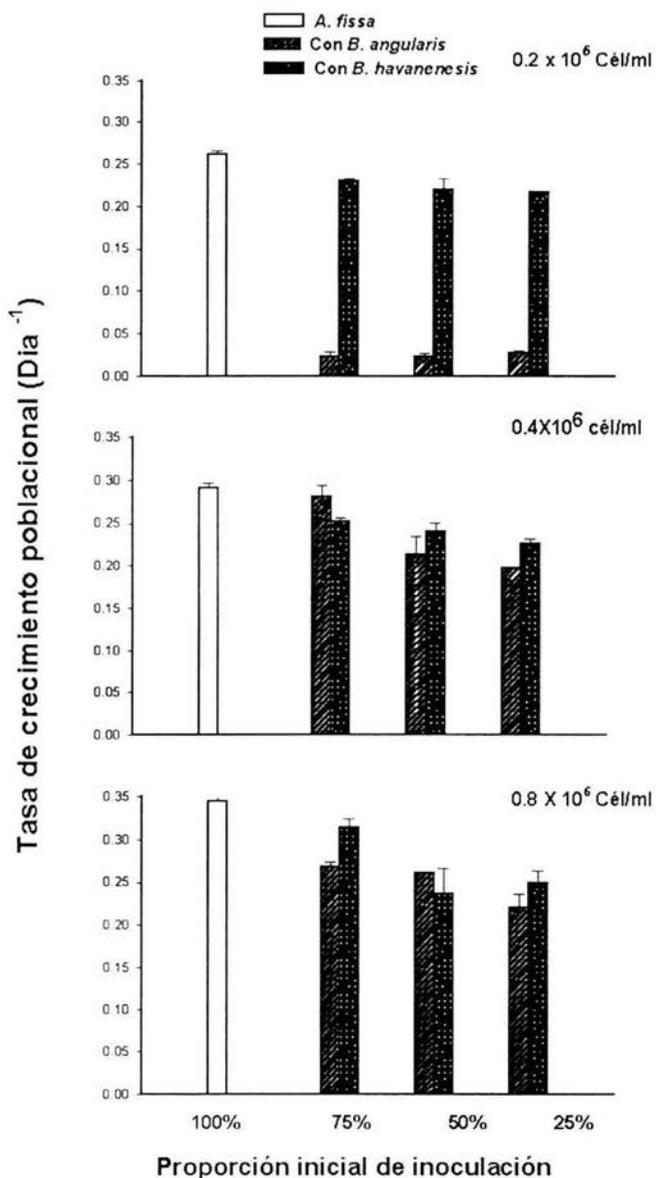


Figura 16. Datos de tasa de crecimiento poblacional de *A. fissa* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

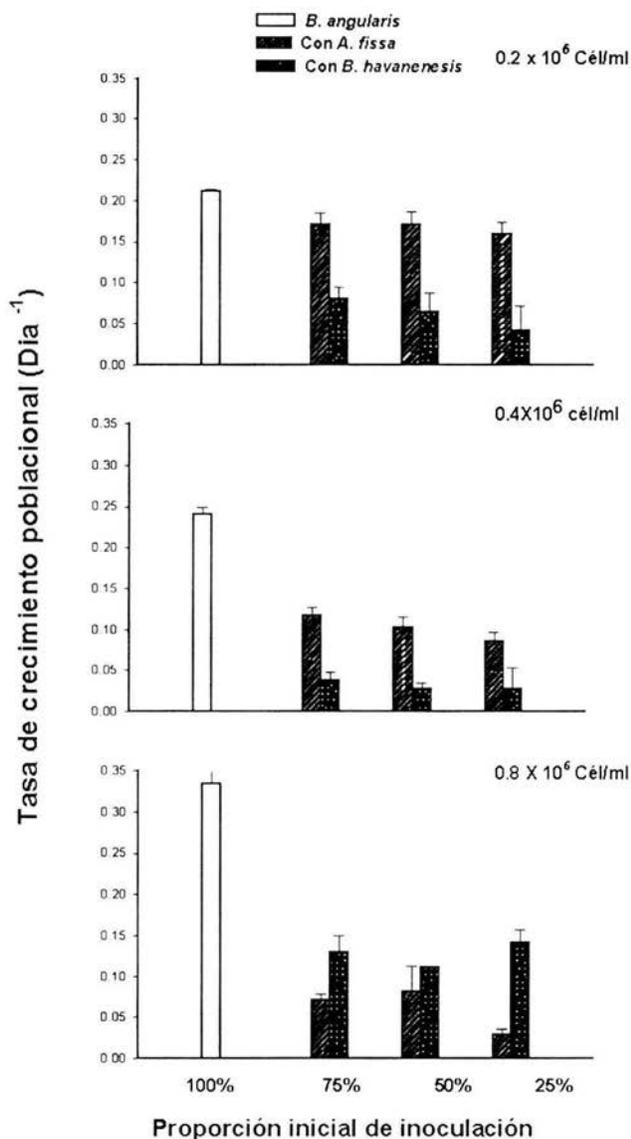


Figura 17. Datos de tasa de crecimiento poblacional de *B. angularis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

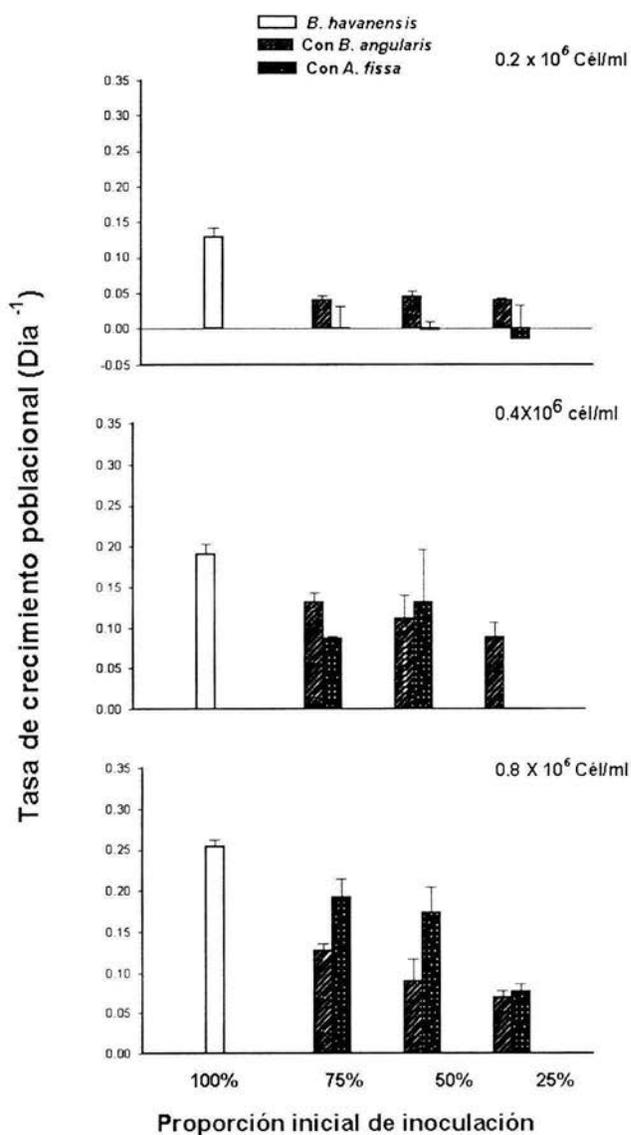


Figura 18. Datos de tasa de crecimiento poblacional de *B. havanaensis* solo y en competencia con cada otra especie a diferentes proporciones iniciales de inoculación, en concentraciones de *Chlorella* de 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 células/ml. Valores basados en el promedio y error estándar de tres replicas.

Para *B. havanaensis* la tasa de crecimiento poblacional solo y en interacción con cada otra especie, se presenta en la figura 18. Para los grupos testigo el aumento en la concentración de alimento aumento su tasa de crecimiento, aunque este fue el competidor con las tasas de crecimiento mas bajas 0.13, 0.18 y 0.25 para cada concentración de alimento, por otro lado con la presencia de cualquiera de los competidores disminuyo su tasa significativamente, solo que con *A. fissa* presento valores negativos en la concentración baja, a pesar de esto, con el aumento de la concentración de alimento, la tasa solo disminuyo conforme se aumenta la densidad inicial del competidor. En todas las concentraciones la densidad inicial y concentración de alimento presento diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3).

9. DISCUSIÓN

Dentro de la comunidad zooplanctónica la mayoría de los trabajos sobre competición entre rotíferos han estado enfocados a especies de rotíferos relativamente grandes como *B. patulus*, *B. calyciflorus*, *B. rotundiformis*, *Euchlanis dilatata* (Sarma *et al.*, 1996; Nandini y Sarma, 2002; Sarma *et al.*, 2002), sin embargo, en cuerpos de aguas naturales en México podemos encontrar una gran variedad de rotíferos más pequeños entre ellos *B. havanaensis*, *B. angularis* y *A. fissa*. Los estudios a nivel poblacional de estas especies son muy pocos (Dumont *et al.*, 1995).

Los fundamentos teóricos de competencia han sido principalmente enfocados sobre dos modalidades; competencia mecánica y competencia explotativa (Romanovsky y Feniova, 1985; Gilbert, 1988a), y ambas están enfocadas a especies con grandes diferencias en las tallas de sus cuerpos. Generalmente en la de tipo explotativa, especies grandes pueden comer microalga con una tasa mayor que las especies de tamaño pequeño de tal manera que especies grandes pueden vaciar un sistema de fitoplancton más rápido causando una etapa cercana a la de inanición a unas más pequeñas que está compitiendo por los mismos recursos.

De acuerdo con esto se esperaría que especies pequeñas puedan ser eliminadas por las especies grandes, a pesar de que numerosos trabajos en el campo y en condiciones de laboratorio han confirmado esta tendencia (Ooms-Wilms *et al.*, 1999), esto es aparentemente contrario a lo registrado en este trabajo. Una explicación plausible es que deben de existir ciertos niveles mínimos de alimento y tipo de alimento para que la especie grande domine, y en este caso deben de ser niveles mayores a 4.5×10^6 cél/ml (Sarma *et al.*, 1996) ya que concentraciones menores como las utilizadas en este estudio siempre operó que la especie pequeña (*A. fissa*) presentara tasa de reproducción y densidades más altas que *B. havanaensis*. Esta hipótesis es algo ya probada en otro grupo zooplanctónico, los cladóceros. En un estudio relacionado entre dos especies de cladóceros de tamaño semejante Sarma *et al.*, (2002) detectaron que en alguna combinación de alimento y densidad inicial de las especies pueden coexistir juntas por un largo tiempo.

Considerando que la diferencia entre los tamaños de las especies seleccionadas son pequeñas la competencia por el alimento entre ellos puede ser explotativa pero no intensiva. Por otro lado, cuando una especie grande esta compitiendo con una especie pequeña, los movimientos de las patas de las especies grandes pueden causar la mortandad de especies pequeñas y de esta manera la competición sería de tipo mecánico (Gilbert, 1988 a).

Gilbert (1985) observo por primera vez que *Daphnia* causaba una mortalidad significativa tanto para los huevos como para lo neonatos de *Keratella* durante un experimento bajo condiciones de laboratorio, estudios posteriores a los de Gilbert (1988 a y b) sugieren que la competencia mecánica es de gran importancia en la comunidad de zooplancton de aguas naturales, a pesar de esto, hay pocos trabajos donde el tamaño del cuerpo de los competidores sea semejante. De las tres especies seleccionadas en el estudio dos no presentan espinas, ni anteriores ni posteriores (*A. fissa* y *B. angularis*), a pesar de que *B. havanaensis* tiene espinas estas pueden reducirse con la ausencia de depredador (como se aprecio en el presente trabajo), por lo que, se descarta que la competencia sea mecánica.

Independientemente de las especies seleccionadas en este estudio la mayoría de los rotíferos tienen en general una tendencia oportunista, dado que en condiciones favorables crecen muy rápido exhibiendo una corta etapa de aclimatación y una gran etapa de fase exponencial con una fase estacionaria muy pequeña, en la que la población disminuye muy rápido. Esta tendencia fue observable con las tres especies de rotíferos (figuras 1-9), sin embargo, el patrón de crecimiento puede cambiar dependiendo de la disponibilidad del alimento, normalmente la mayoría de las especies zooplanctónicas crecen con disponibilidad de alimento en el ambiente, presentando una tasa de crecimiento mas alta con mayor cantidad de alga, además de que la abundancia máxima indica el limite en el crecimiento de la población en el intervalo de alimento seleccionado. Entre las diferentes variables tomadas la abundancia máxima y la tasa de crecimiento poblacional son indicadores sensibles a los factores bióticos incluyendo concentración de alimento y la presencia de competidor (Sarma *et al.*, 1996).

Stemberger y Gilbert (1985) encontraron que especies de grandes tallas tienen una tasa de crecimiento más alta que otras más pequeñas, sin embargo, algunos trabajos ponen en duda este criterio (Sarma *et al.*, 2001), en el presente trabajo se encontró una relación inversa en la que dos especies pequeñas presentaron una tasa de crecimiento más alta (tanto en los grupos testigo, como en las interacciones), que una especie más grande, dado que esta especie bajo competencia presentó una tasa de crecimiento negativa.

El rol de limitación de alimento sobre la abundancia y dinámica de las especies de rotíferos han sido revisadas por Rothhaupt (1990). A pesar de esto la densidad de población inicial como un factor decisivo en el resultado de competición entre especies no fue enfatizada. Matveev (1985), sin embargo, mostró una ventaja competitiva de una especie de cladóceros sobre otra dependiendo de sus densidades poblacionales iniciales. Mis resultados también demuestran que las densidades iniciales de inoculo y las concentraciones de alimento interactúan para decidir que y cual especie aparecerá en las altas densidades.

El papel de la competencia explotativa en la reducción del crecimiento poblacional de las especies seleccionadas también debe ser considerado con cierta precaución. Los factores considerados aquí fueron nivel de alimento y la densidad inicial de competencia. Un impacto estadísticamente significativo de estas variables en la tasa de incremento poblacional y las abundancias máximas de las poblaciones de los tres rotíferos (Tabla 1-3), demuestran que la relación del tamaño en la competencia explotativa es una posible explicación para entender las interacciones de competencia entre especies. Los resultados obtenidos en este trabajo, indican que una especie pequeña (*A. fissa*) fue quien alcanzó la más alta tasa de crecimiento poblacional (0.25-0.35) y abundancias máximas (162- 710 ind. ml⁻¹).

Cuando dos o más especies diferentes compiten por los mismos recursos bajo condiciones ambientales estables, una de ellas es eliminada de la competencia, de acuerdo con el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934; Hutchinson, 1961). Basándose de información en el campo Dumont (1994) sugirió que la poca diversidad de zooplancton en el lago Tanganyika es debido a la competencia entre ellos por largos periodos de tiempo. Aunque en algunos trabajos de competición en laboratorio una de las dos especies pierde

bajo competencia, en este experimento solo se cumplió en algunos casos. Esto puede ser explicado en base a que el tiempo de experimentación fue corto y si este fuera más largo una especie dominaría sobre la otra, por otro lado, las especies seleccionadas en el estudio tienen una tasa de crecimiento semejante por lo que no permite que una especie predomine sobre otra fuertemente, sin embargo, es posible que en periodos más largos estas vivirán juntas aunque una presente una densidad máxima menor.

La diferencia de tamaño no fue suficiente para que una especie excluyera de la población a la otra. Este fenómeno se ha observado entre *A. fissa* y *B. calyciflorus* (Sarma *et al.*, 1996) dado que en bajas concentraciones de alimento la primera deprime a la segunda especie en densidades iniciales más o menos iguales, pero sin excluirla del todo, y viceversa en niveles de alimento alto. Lo mismo ocurrió con las especies seleccionadas, especialmente cuando la concentración del alga fue incrementando, en la que *A. fissa* dominó sobre las otras especies independientemente de la densidad inicial.

Esto puede explicarse debido a que cada especie tiene un umbral límite, de alimento, que le permite a un individuo satisfacer solamente sus demandas reproductivas, en cuyo caso la poca energía obtenida se utiliza para reproducirse rápidamente y asegurar su descendencia, o bien, las metabólicas, en cuyo caso su crecimiento y reproducción se detienen (Lampert, 1977). Esta afirmación se contrapone con la hipótesis propuesta por Brooks y Dodson (1965), que plantea que las especies de mayor tamaño, en fenómenos de competencia por alimento, son más eficientes y eliminan a las especies más pequeñas. Ello implica una relación directa entre el tamaño del organismo y la fuerza competitiva entre especies herbívoras. También proponen que en un ambiente libre de depredadores las especies mayores dominan y competitivamente eliminan a las más pequeñas. Sin embargo, en este trabajo que estuvo libre de depredadores no se observó un dominio relevante de *B. havanaensis* sobre *A. fissa* y *B. angularis*.

Los estudios de laboratorio han mostrado que la disponibilidad de alimento por debajo o por encima del nivel umbral de comida provoca fuertes oscilaciones en la dinámica de competencia del zooplancton por un periodo de tiempo. Kreutzer y Lampert (1999) han

demostrado que una quimiostasis controlada de los niveles umbrales de alimento, es un buen pronóstico de la capacidad competitiva de las especies. Sin embargo, la aplicación de esto en estudios de competencia está fuertemente limitada por la organización estricta del diseño experimental, lo que causa frecuentes fallas, al igual que por la poca experiencia con algunos taxones y la inclusión escasa tanto de caracteres físicos como biológicos para calcular la falta de adaptación ante los cambios constantes en los sistemas naturales. Van der Hoeven (1989) revisó varios trabajos sobre dinámica de poblaciones de cladóceros planctónicos concluyendo que las desviaciones debidas a las variaciones en el diseño experimental son más fuertes que las desviaciones esperadas en los modelos de crecimiento en la competencia.

Por ser *A. fissa* la más pequeña de las tres especies experimentales de este estudio, se podría esperar que su umbral límite de alimento fuera más bajo cuando creciera en quimiostasis (Gliwicz, 1990). Las especies con bajos umbrales de alimento normalmente no compiten con las de niveles altos (Kreutzer y Lampert, 1999). Los resultados obtenidos en este trabajo no muestran esta tendencia, aunque el impacto de la densidad inicial de organismos influyó en los resultados. Dado que en densidades iniciales iguales en los tratamientos de competencia, el pico poblacional de *B. havanaensis* y *B. angularis* se redujo mas severamente con la presencia de *A. fissa* en comparación con el grupo control. Mientras que para *A. fissa* en condiciones similares la única reducción severa fue con la presencia de *B. angularis* en la concentración de alimento baja. La habilidad para resistir la presión competitiva con el incremento de la disponibilidad de alimento, en términos del aumento en la tasa de población, fue también más evidente en el caso de *A. fissa*.

Los estudios realizados sobre el papel que tiene la densidad inicial de inoculación de organismos zooplantónicos, han mostrado que este factor puede ser de considerable importancia en la determinación del resultado de la competencia entre especies. Existen varios experimentos acerca de este factor, realizados con rotíferos. Por ejemplo, Sarma *et al.*, (1996) demostraron que el pequeño rotífero *Anuraeopsis fissa* puede competir con *Brachionus calyciflorus* solo en densidades iniciales de inoculación de 100 ind. ml⁻¹ y en bajas concentraciones de alimento (0.5 x 10⁶ cél. ml⁻¹). Sin embargo, también advirtieron

que la competencia que ocurre entre *B. patulus* y *B. calyciflorus* es independiente de la densidad inicial de inoculación. *B. patulus* eventualmente sustituye en el desplazamiento a *B. calyciflorus*. No obstante, el tiempo requerido para llegar a la densidad máxima de población estuvo fuertemente influido por la densidad inoculada inicialmente. Un estudio sobre interacciones competitivas entre *B. patulus* y *Euchlanis dilatata* (Nandini y Sarma, 2002) mostró que el último fue capaz de desplazar al primero, independientemente de los niveles de alimento o de la densidad inicial inoculada. En este experimento se encontró que la capacidad de *A. fissa*, *B. angularis* y *B. havanaensis* para tolerar mejor la presión competitiva estuvo estrechamente relacionada en la mayor proporción de inoculación inicial, así como con el aumento en la concentración de alimento.

Independientemente del tipo de tratamiento, los patrones de las curvas de crecimiento poblacional obtenidos en el estudio fueron típicamente similares a los reportados en la literatura. Por ejemplo, Halbach (1974) y Sarma *et al.*, (1996) mostraron una curva típica de crecimiento poblacional de *Brachionus calyciflorus*, con una fase inicial, fase exponencial, fase de estabilización y una fase de disminución. Todas estas fases las presentan en su mayoría los rotíferos Branquionidos entre los 15 y los 20 días (Sarma y Nandini, 2001; Sarma *et al.*, 2001). Este patrón de curva de crecimiento en el presente estudio se observó en el grupo testigo de las tres especies y en las tres concentraciones de alimento (Figuras 1-9). Sin embargo, la ausencia de los patrones típicos en las curvas de crecimiento de los rotíferos utilizados bajo competencia, podría ser debido a la densidad inicial, así como, con su interacción con el nivel de alimento. Por ejemplo, Nandini y Sarma (2002) mostraron que en especies bajo competencia se producen muchas desviaciones fuertes en los patrones típicos de las curvas de crecimiento de los rotíferos. En este estudio la presencia de competidor también afectó fuertemente el crecimiento típico con respecto de los controles.

En estudios de especies en competencia, el crecimiento poblacional de los organismos implica considerar 3 parámetros como los más importantes; estos son: a) pico de abundancia poblacional, b) el día en que se alcanzó el pico de población y c) la tasa de crecimiento poblacional. En el presente estudio se tomaron en cuenta todas estas variables, para calcular los valores de abundancia, se consideró la mayor densidad de cada una de las replicas de los tratamientos (Sarma *et al.*, 1996). Independientemente de los tratamientos,

las grandes especies, generalmente tienen un bajo número de abundancia, aunque sean en concentraciones de alimento semejantes. En el presente estudio esta tendencia también es visible. De las tres especies probadas, *B. havanaensis* es la de mayor longitud. Por lo tanto, tiene una baja abundancia numérica con respecto de las otras especies de rotíferos bajo condiciones comparables. Generalmente el grupo de los Brachionidos son muy pequeños (menos de 400μ) y por lo tanto pueden superar fácilmente los 100 ind. ml^{-1} . Lo que también fue observado en el presente trabajo. Dentro de las especies seleccionadas *A. fissa* alcanza los valores de abundancia poblacional más altos que las otras dos especies. Independientemente del tipo de tratamiento, los valores de abundancia poblacional de *A. fissa* se observan dentro del rango reportado en la literatura ($> 2000 \text{ ind. ml}^{-1}$, Dumont *et al.*, 1995).

El día donde se alcanzó el pico de densidad poblacional solo vario dependiendo de las concentración del alimento y la taxa de los rotíferos utilizados en este estudio, generalmente las grandes especies alcanzan su pico de abundancia máxima más temprano que los de tamaño pequeño, con respecto de la concentración de alimento. En el presente estudio esta tendencia también es visible. En donde *B. havanaensis* y *B. angularis* (una especie mediana y una grande) tardaron menos de dos semanas para alcanzar su abundancia máxima, mientras que *A. fissa* tardo todo el tiempo de experimentación.

La tasa de crecimiento poblacional (r) es variable y sensible a otras dos variables: a) incremento en la densidad poblacional y b) el tiempo requerido para lograrlo. Debido a que estas variables influyen, la tasa de crecimiento poblacional es comúnmente utilizada para medir el impacto de competencia en el ámbito poblacional. Independiente de las especies seleccionadas, algunos representantes de la familia Brachionidae presentan las siguientes tasa de crecimiento: Dumont *et al.* (1995) y Sarma *et al.*, (1996) en estudios separados reportan una valor muy semejante de r de 0.45-0.86 para *A. fissa*, Walz (1993) reporta un valor de 0.58 para *B. angularis*, Sarma *et al.* (1996) indican valores de 0.79-1.49 para *B. calicyflorus*, Sarma y Rao (1991) un valor de 0.12 a 0.24 para *B. patulus*, Rothhaup (1990) e Iyer y Rao (1993) en estudios separados reportan una tasa de 0.80 y 0.79 respectivamente para *B. rubens*. De acuerdo con estos investigadores, los valores positivos de r de los Brachionidos varían desde 0.1 a 1.5, aunque en la mayoría de los casos, el valor es menor

de 1 por día. Mi estudio indica que el valor de r de las especies seleccionadas en este trabajo se encuentra en el rango de los valores reportados en la literatura para la familia Brachionidae (figuras 16-18).

Como se ha observado en otros trabajos (Smith y Gilbert 1995; Dumont *et al.*, 1995) la concentración de alimento tiene una gran influencia en la tasa de crecimiento poblacional y abundancia máxima, en el presente trabajo el aumento en la concentración de alimento influyó de manera positiva en la tasa de crecimiento poblacional de las especies si bien esto fue más evidente en *A. fissa*.

Aunque en el presente estudio los niveles de alimento seleccionado aumentaron al doble, la tasa de crecimiento no guardó esta relación con respecto de cantidad de alimento disponible, lo que indica que la población no está creciendo en las etapas iniciales en relación a la proporción de alimento. Cuando el crecimiento de una especie en competición es baja, su valor de r es mucho más bajo que el observado en condiciones de ausencia de competencia, lo que indica que la presencia del competidor afecta significativamente, la baja concentración y una alta densidad inicial del competidor influyeron en la disminución de la tasa de crecimiento para cualquiera de las especies compitiendo (Sarma *et al.*, 1996).

El resultado de las interacciones competitivas entre las especies de rotíferos seleccionados varió considerablemente. Independientemente del nivel de alimento *A. fissa* fue capaz de reducir la abundancia máxima y tasa de crecimiento de *B. havanaensis* más severamente que *B. angularis*. Sarma *et al.* (1996) indican que la ventaja competitiva de un pequeño rotífero sobre uno grande dependió de sus densidades de inoculación inicial así como de las bajas concentraciones de alimento, en donde la mayor proporción inicial causó la más severa disminución de la otra especie, en este estudio las bajas y altas densidades de inoculación de las especies compitiendo también tuvieron un rol decisivo en el resultado de competencia, en general, la más alta proporción inicial y la más baja concentración de alimento tuvo el más fuerte efecto de disminución poblacional sobre la otra especie con menor número de individuos iniciales, sin embargo este efecto fue menor en la más alta concentración de alimento en donde las especies coexistieron juntas por más tiempo.

10. CONCLUSIONES

El presente estudio demostró que el resultado de experimentos de competición en especies de rotíferos herbívoros, dependió de la densidad de inoculación inicial y concentración de alimento y de la interacción de estos dos factores, debido a que las curvas de crecimiento poblacional de las tres especies de rotíferos mostraron una tendencia de crecimiento que dependió de estos factores.

En este trabajo *A. fissa* fue la más pequeña de las especies, y quien alcanza la más alta abundancia con 700 ind. ml⁻¹ en 0.8 x 10⁶ cél. ml⁻¹ de *Chlorella*, en condiciones comparables *B. angularis* y *B. havanaensis* alcanzaron menos de la mitad del valor de *A. fissa* (340 ind. ml⁻¹ y 90 ind. ml⁻¹ respectivamente) en 0.8 x 10⁶ cél. ml⁻¹ de *Chlorella*.

Mi estudio demostró que en el intervalo de concentración de alimento seleccionado *B. angularis* fue un buen competidor con *A. fissa* solo en la concentración baja de alimento, mientras que *B. havanaensis* fue un pobre competidor contra *A. fissa* o *B. angularis*, especialmente en las bajas concentraciones de alimento.

IZT.

En la mayoría de los casos, los niveles de alimento y densidades iniciales favorecieron a una mas alta abundancia máxima de *A. fissa* que las otras especies, lo que sugiere que en la naturaleza un pequeño rotífero como *A. fissa* podría colonizar cuerpos de agua oligotróficos con más éxito que *Brachionus* más grandes.



11. REFERENCIAS

- Allan, J. D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110: 165-180
- Anonymus. 1985. Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organism. US Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013.
- Arora, H. C. 1961. Rotifer as indicators of pollution. *Bulletin Central Public Health Engineering Research Institute, NAGPUR.*(3)4:24
- Barnabé, G. 1991. *Acuicultura*. Ed. Omega, Barcelona, 1: 1-478
- Barnes, R.D. 1987. *Zoología de los invertebrados*. Interamericana MacGraw-Hill. México. 258-270
- Barth, R. 1982. *The invertebrate world*. Sounders College Publishing. United States of America. 173-178
- Bengtsoon, J. 1987. Competitive dominance among Cladóceras: are single factor explanations enough? *Hidrobiologia*. 145: 245-257
- Boraas M.E, Seale, D.B. y Horton J.B. 1990. Resource competition between two rotifer species (*Brachionus rubens* and *B. calyciflorus*): an experimental test of mechanistic model. *J Plankton Res.* 12:77-87
- Borowitzka, M. A. y Borowitzka, L. J. 1998. *Micro-algal biotechnology*. Cambridge University Press, London.
- Brooks, J. L. y Dodson, S. I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Castellanos, P., Garza, M., Marañón, H. 1999. Aislamiento, caracterización biológica y cultivo de rotíferos *Brachionus plicatilis* (O.F. Muller). UAM Xochimilco, México D.F., pp 9-20
- Coll, M. J. 1991. *Acuicultura marina animal*. Ed. Omega Mundi prensa. Madrid
- DeMott, W.R. 1989. The role of competition in zooplankton success. In U. Sommer (ed.), *Plankton ecology: succession in plankton communities*. Springer-Verlag, Berlin:195-252
- Dodson, S. I. y Frey, D. G. 1991. Cladocera and Other Branchiopoda. In JH Thorp Covich (Eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press. San Diego. pp. 732-776.
- Dumont, H. J. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia* 272: 27-38.

Dumont, H. J., y Sarma, S.S.S. 1995. Demography and population growth of *Asplanchna girodi* (Rotifera) as a function of prey (*Anuraeopsis fissa*) density. *Hidrobiologia*, 306:97-107

Dumont, H. J., Sarma, S.S.S. y Ali, J.A., 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density. *Freshwater Biology* 33: 39-46

Flores, B. J. 1997. Tesis de licenciatura: Estudio sobre los rotíferos como indicadores de calidad de agua. UNAM campus Iztacala.

Gause, G. J. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins. Baltimore

Gerritsen, J. y Kou, J. 1985. Food limitation and body size. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 21:173-184

Gilbert, J. J. 1985. Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology* 66: 1943-1950.

Gilbert, J. J. 1988 a. Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826-1838.

Gilbert, J. J. 1988 b. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1286-1303

Gliwicz, Z. M. 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.

González de Infante A. 1998. El plancton de las aguas continentales. Serie de Biología #33. Secretaria General de la organización de los Estados Americanos. Programa regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 130pp

Grover, J. P. 1997. *Resource competition*. Chapman & Hall, New York, pp. 375.

Halbach, U y Halbach-Keup, G. 1974. Quantitative Beziehungen zwischen Phytoplankton und populationsdynamik des Rotators *Brachionus calyciflorus* Pallas. Befunde aus Laboratoriumsexperimenten und Freilanduntersuchungen. *Arch. Hydrobiol.* 73: 273-309

Herzig, A., 1987. The analysis of planktonic population: a plan for long term investigation. *Hidrobiologia*, 147:163-180

Hurtado, M.D., Nandini, S. y Sarma, S.S.S. 2002. Combined effects of food level and inoculation density on competition between *Brachionus patulus* (Rotifera) and the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa*. *Hydrobiologia*, 468:13-22

Hutchinson, E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*

King, C.E. 1967. food, age, and the dynamics of laboratory population of rotifers. *Ecology*, 48: 111-128

Kirk, K. L. 1997. Life-history responses to variable environments: Starvation and reproduction in planktonic rotifers. *Ecology* 78: 434-441

Kreutzer, C. y Lampert, W. 1999. Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. *Ecology* 80: 2348-2357.

Lampert T, W. 1977. Studies on Carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. I. Methodological problems of the use of ¹⁴C for the measurement of carbon assimilation. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 48:287-309

Lamper T, W. y Muck, P. 1985. Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia-Eudiaptomas* example. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 21:311-322

Lampert T, W. y Sommer, U. 1997. *Limnology: The ecology of lakes and streams.* Oxford University Press, New York pp. 382.

Lutz, P. 1986. *Invertebrate zoology.* The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. United States of America. 212-217

Lynch, M. 1978. Complex interactions between natural co-exploiters- *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology* 59: 552-564.

Margalef, R. 1983. *Limnología.* Ed. Omega, España, p 1110

Marshall, A. 1980. *Zoología de invertebrados.* Editorial Reverté. Barcelona. 298-305

Matveev, V. 1985. Delayed density dependence and competitive ability in two cladocerans. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 453-459.

Meglitsch, P. 1978. *Invertebrate zoology.* Oxford University Press. United States of America. 216-226

Nandini, S. y Sarma, S.S.S. 2002. Competition between the Rotifers *Brachionus patulus* and *Euchlanis dilatata*: Effect of algal Food Level and Relative Initial Densities of Competing Species. *Ecology*, 3(4):291-295

Nandini, S., Sarma, S. S. S. y Rao, T. R. 1998. Effect of co-existence on the population growth of rotifers and cladocerans. *Russ. J. Aquatic Ecol.* 7:1-10

Nogrady, T.R.L., Wallace y Snell, T. 1993. *Rotifera, Biology, Ecology y Systematics* Guides to the identifications of the microinvertebrates of de continental waters of the world, spb Academic Publishing. Netherlnads. p 142

Ooms-Wilms, A.L., Postema, G., y Gulati, R.D. 1999. Population dynamics of planktonic rotifers in Lake Loosdrecht, the Netherlands, in relation to their potential food and predators. *Freshwater Biol* 42: 77-97

Romanovsky, Y. E. y Feniova, I. Y. 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. *Oikos* 44: 243-252

Rothhaupt, K.O. 1988. Mechanistic resource competition theory applied to laboratory experiments with zooplankton. *Nature* 333:660-662.

Rothhaupt, K.O. 1990. Resource competition of herbivorous zooplankton : a review of approaches and perspectives . *Arch. Hydrobiol* 118:1-29

Rusell-Hunter, W. 1979. A life of vertebrates. Macmillan Publishing Co., Inc. New York. 160-161

Ruttner-Kolisko, A. 1974. Planktonic Rotifers. Biology and Taxonomy. *Die Binnengewasser* (suplement) 26:1-146

Sarma, S.S.S., Elguea, S.B. y Nandini, S. 2002. Effect of salinity on competition between the rotifers *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff and *Hexarthra jenkiniae* (De Beauchamp) (Rotifera). *Hydrobiologia*, 474:183-188

Sarma, S.S.S., Fernandez, M.A. y Nandini, S. 1999. Competition between *Brachionus calyciflorus* Pallas and *Brachionus patulus* (Muller) (Rotifera) in relation to algal food concentration and initial population density. *Ecology, aquatic*, 33:339-345

Sarma, S.S.S., Iyer, N. y Dumont, H. J. 1996, Competitive interactions between herbivorous rotíferos: importance of food concentration and initial population density. *Hidrobiologia*, 331: 1-7

Sarma S.S.S. y Nandini S. 2001. Life table demography and population growth of *Brachionus variabilis* Hampel, 1986 in relation to algal (*Chlorella vulgaris*) density. *Hidrobiologia* 446/447, 75-83

Sarma S.S.S., Larios-Jurado P.S., y Nandini, S. 2001. Effect of three food types on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *Rev. Biol. Trop.* 49:75-82

Smith, V. 1991. Competition between consumers *Limnol. Oceanogr.* 36:820-823

Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1981. *Biometry*, 2nd edn, W.H. Freeman and Company, San Francisco

Stemberger, R.S. y Gilbert, J.J. 1985. Assessment of threshold food levels and populations growth in planktonic rotifers. *Ecology* 66:1151-1159

Storer, T. W., Usinger, R.L., Stebbins, R.C., Nybakken, J.W. 1975. Zoología general. Ediciones Omega. España.416-420

Tessier A. J. y Goulden, C. E. 1982. Estimating food limitation in cladoceran populations. Limnol. Oceanogr. 27: 707-717.

Threlkeld, S.T. 1976. Starvation and the size structure of zooplankton communities. Freshwat. Biol. 6:489-496

Van der Hoeven, N. 1989. The population dynamics of *Daphnia* at constant food supply: a review, re-evaluation and analysis of experimental series from the literature. Netherlands J. Zool. 39: 126-155.

Ville, C. A. Walker, W. F. Smith, F.E. 1970. Zoología. Nueva Editorial Interamericana. México. 191-195

Wetzel G. R., 1981. Limnología, Ed. Omega, Barcelona, p 679

12. APENDICES

12.1 Apéndice 1

Filo ROTIFERA

Clase DIGONONTA

Orden SEISONIDEA

BDELLOIDEA

Clase MONOGONONTA

Orden COLLTHECACEA

Familia ARTOCHIDAE

COLLOTHECIDAE

Orden FLORUSCULARIACEA

Familia CONOCHILIDAE

FILINIDAE

FLOSCULARIIDAE

HEXARTHRIIDAE

TESTUDINELLIDAE

TROCHOSPHAERIDAE

Orden PLOIMIDA

Familia ASPLANCHNIDAE

BIRGEIDAE

BRACHIONIDAE

CLARIIDAE

COLURELLIDAE

DICRANOPHORIDAE

EIPHANIDAE

EUCHLANIDAE

Familia GASTROPODIDAE

LECANIDAE

LINDIIDAE

MICROCODONIDAE

MYTILINIDAE
NOTOMMATIDAE
PROALIDAE
SYNCHAETIDAE
TRICHOCERCIDAE
TRICHOTRIIDAE

12.2 Apéndice 2

El medio Bold se compone mezclando 3 ml de cada uno de los siguientes elementos traza: KH_2PO_4 , EDTA + KOH, CaCl_2 , H_3BO_3 , K_2HPO_4 , MgSO_4 , FeSO_4 , NaCl, NaNO_3 . La solución resultante tiene un color azul claro, lo que indica que la mezcla fue hecha correctamente. Cabe mencionar que es preferible que los elementos se agreguen en orden ascendente.

12.3 Apéndice 3

El medio EPA se prepara disolviendo 95 mg de NaHCO_3 , 60 mg CaSO_4 , 60 mg de MgSO_4 Y 4 mg de KCl por litro de agua destilada.

12.4 Apéndice 4

Datos obtenidos durante el experimento para los factores, abundancia máxima, día de abundancia máxima y tasa de crecimiento poblacional, a diferentes densidades de inoculación inicial y niveles de alimento 0.2×10^6 , 0.4×10^6 y 0.8×10^6 cél⁻¹ de *Chlorella*.

	Abundancia Máxima (ind/ml)			Día de abundancia máxima			Tasa de crecimiento (r)		
	Nivel de alimento			Nivel de alimento			Nivel de alimento		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>fissa</i> (Af) con <i>angularis</i> (Ba)									
100% Af	162	434	710	18	19	19	0.262	0.290	0.34
75% Af + 25% Ba	14.5/55	396/28	628/38	8/15	18/13	20/10	0.022/0.15	0.281/0.08	0.267/0.02
50% Af + 50% Ba	15.3/56	269/47	524/73	11/15	20/18	20/10	0.022/0.17	0.213/0.10	0.260/0.08
25% Af + 75% Ba	11/27	247/55	315/64	9/7	20/8	20/12	0.027/0.08	0.196/0.03	0.22/0.12
100% Ba	79	147	339	12	16	12	0.21	0.24	0.33
<i>fissa</i> con <i>havanaensis</i> (Bh)									
100% Af	162	434	710	18	19	19	0.262	0.290	0.34
75% Af + 25% Bh	158/7	285/13	591/19	19/9	19/12	19/19	0.23/-0.014	0.252/-0.01	0.31/0.07
50% Af + 50% Bh	138/14	263/28	303/58	19/11	19/11	19/19	0.220/-0.001	0.24/-0.13	0.23/0.17
25% Af + 75% Bh	139/7	292/27	365/48	18/8	20/11	19/13	0.21/0.00	0.22/0.08	0.24/0.19
100% Bh	41	83	125	12	11	16	0.12	0.19	0.2
<i>angularis</i> con <i>havanaensis</i>									
100% Ba	79	147	39	12	16	12	0.21	0.24	0.33
75% Ba + 25% Bh	27/20	55/38	64/21	7/10	8/14	12/15	0.08/0.04	0.03/0.08	0.12/0.06
50% Ba + 50% Bh	29/34	44/46	54/28	9/10	8/9	9/10	0.06/0.04	0.02/0.11	0.11/0.08
25% Ba + 75% Bh	12/36	40/55	56/30	8/10	8/12	13/8	0.04/0.04	0.02/0.13	0.021/0.12
100% Bh	41	83	125	12	11	16	0.12	0.19	0.25